© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at
Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich 140 (2003): 35–41

Positive Interaktionen (Facilitation) bei alpinen Pflanzen am Beispiel von *Persicaria vivipara*

Katharina Bardy, Andreas Hilpold, Heidrun Hochwallner, Örjan Klappert, Sigrid Knechtel, Vera Lehmwald, Peter Schönswetter & Gerald M. Schneeweiss

Positive gegenseitige Beeinflussung (Facilitation) spielt in pflanzlichen Ökosystemen unter extremen Standortsbedingungen eine wesentlich größere Rolle als Konkurrenz. Ziel dieser Arbeit ist der Nachweis von Facilitation durch häufigeres gemeinsames Auftreten einer Zielart (*Persicaria vivipara*, Polygonaceae) mit anderen Arten. In drei Höhenstufen (subalpin, unteralpin, oberalpin) wurden die unmittelbaren Begleitarten von *P. vivipara* festgestellt. Dabei zeigte sich, dass diese Art in der oberalpinen Höhenstufe deutlich häufiger mit Dicht- und Lockerpolster bildenden Arten, besonders mit *Silene exscapa* (Caryophyllaceae), vergesellschaftet ist. Die Wuchsform des Polsters der Begleitarten bietet *P. vivipara* in größeren Höhen offensichtlich günstigere Bedingungen. Das gehäufte gemeinsame Vorkommen mit *Primula minima* (Primulaceae) in der oberalpinen Stufe dürfte weniger durch gegenseitige Förderung als durch Facilitation beider Arten durch *S. exscapa* begründet sein.

Bardy K., Hilpold A., Hochwallner H., Klappert Ö., Knechtel S., Lehmwald V., Schönswetter P. & Schneeweiss G. M., 2003: Positive interactions (facilitation) among plants: *Persicaria vivipara* as a case study.
Positive interaction among plants (facilitation) outweighs competition under extremely harsh environmental conditions. This study investigates the importance of facilitation for an alpine plant, *Persicaria vivipara* (Polygonaceae), by means of above-average co-occurrence with associated taxa. In three altitudinal belts (subalpine, lower alpine, upper alpine), direct neighbours of individuals of *P. vivipara* were recorded. The results show that in the upper alpine belt this species is above-average frequently associated with plants that form loose or dense cushions, in particular with *Silene exscapa* (Caryophyllaceae). The growth form of a cushion apparently offers more suitable habitats in high altitudes. The frequent co-occurrence with *Primula minima* (Primulaceae) is probably not due to mutual positive interaction but to facilitation of both taxa by *S. exscapa*.

Keywords: *Persicaria vivipara*, facilitation, alpine plants.

Einleitung

Entgegen der bisherigen Meinung, dass pflanzliche Interaktionen ausschließlich durch Konkurrenz bestimmt werden (Grime 1977, Connell 1983), ist seit kurzem bekannt, dass unter extremen Bedingungen positive gegenseitige Beeinflussung (Facilitation) die negative Wirkung der Konkurrenz bei weitem überwiegt (Callaway et al. 2002). Unter günstigen klimatischen Bedingungen und reichlichem Nährstoffangebot spielt Facilitation hingegen kaum eine Rolle (Callaway & Walker 1997).

Callaway et al. (2002) konnten in einer breit angelegten Studie, die sich auf Daten aus vielen Hochgebirgen der Erde stützt, nachweisen, dass Wachstum, Biomasse und Reproduktion von alpinen Pflanzen größer sind, wenn sie in Gesellschaft anderer wachsen. Besonders Arten der hochalpinen Stufe profitieren unter anderem von Windschutz oder akkumulierten Nährstoffen ihrer Nachbarn.

In dieser Untersuchung soll der Versuch gemacht werden, Facilitation nicht experimentell, also z. B. durch neighbour-removal-Experimente, sondern über überdurchschnitt-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

lich häufiges gemeinsames Auftreten einer Zielart mit anderen Arten nachzuweisen. Bei der Auswahl der Zielart schien es zweckmäßig, auf eine häufige Art mit großer Höhenamplitude zurückzugreifen. Da in verschiedenen Teilen der Alpen oftmals beobachtet werden konnte, dass der Knöllchen-Knöterich (*Persicaria vivipara*) sich anscheinend in zunehmender Höhe vermehrt mit polsterbildenden Arten oder Arten ähnlicher Wuchsform vergesellschaftet, sollte versucht werden, diese qualitative Beobachtung auch quantitativ zu belegen, ob also die Art tatsächlich mit bestimmten Arten bevorzugt gemeinsam auftritt.

Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden im Zuge eines Studentenpraktikums des Instituts für Botanik der Universität Wien in der ersten Juliwoche 2002 durchgeführt. Das Untersuchungsobjekt *Persicaria vivipara* ist eine zirkumpolar verbreitete, krautige, ausdauernde Art (BAUERT 1996) und kommt in der arktischen Tundra und in höheren Lagen nordhemisphärischer Gebirge mit großer Höhenamplitude (subalpin bis subnival) über Kalk und Silikat in verschiedenen Pflanzengesellschaften vor. *Persicaria vivipara* bildet keine Ausläufer, vermehrt sich apomiktisch oder verbreitet sich über Bulbillen, die im unteren Teil der Infloreszenz gebildet werden (BAUERT 1996).

Das Untersuchungsgebiet liegt in der Großfragant (Goldberggruppe, Hohe Tauern, Kärnten, Österreich). Um Homogenität der Flächen zu gewährleisten, beschränkten wir uns auf Vorkommen über sauren Silikaten (quarzreicher Phyllit, quarzreicher Glimmerschiefer, Paragneis; KÜPPER 1962). In der subalpinen Stufe lagen die Untersuchungsflächen in Quellfluren (Montio-Cardaminetea, 2040 m, 46°56'40"N, 13°00'50"E). Die unteralpinen Untersuchungsflächen befanden sich in schneebetonten Rasen (Agrostion schraderianae, 2300 m, 46°56'50"N, 12°59'44"E), die der oberalpinen Höhenstufe im Übergangsbereich von alpinen Caricion curvulae-Rasen zu Androsacion alpinae-Schuttfluren (2520–2600 m, 46°56'50"N, 12°59'20"E). Es wurden möglichst homogene, quadratische Untersuchungsflächen mit einer Seitenlänge von 1 m ausgewählt („Großfläche"), sieben in der subalpinen, acht in der unteralpinen und neun in der oberalpinen Stufe. Die Deckung der Arten (Abundanz) wurde in 10%-Schritten (Klassen 1–10) aufgenommen. Innerhalb der Flächen wurden 5 bis 35 kreisförmige Flächen („Kleinflächen") mit einem Durchmesser von 8 cm so gewählt, dass sich in deren Zentrum Blattrosetten von *Persicaria vivipara* befanden. Für jede Kleinfläche wurde eine Artenliste mit Präsenz/Absenz erstellt. In der Auswertung wurde für jede Art die Frequenz (Vorkommen in Kleinflächen/aufgenommene Kleinflächen) bestimmt.

Im Zuge der Auswertung wurden die Arten Wuchsformen zugeordnet. Die Erstellung der Graphiken erfolgte mit SPSS (NORUSIS 1992).

Ergebnisse

Die Gesamtartenzahl der Großflächen nimmt von der subalpinen (57) über die unteralpine (62) bis zur oberalpinen Stufe (71) zu. Die durchschnittliche Anzahl der Arten pro Großfläche beträgt in der subalpinen Stufe 21,57 (SD = 2,99), in der unteralpinen 26,25 (SD = 5,73) und in der oberalpinen 21,67 (SD = 8,72). Jene pro Kleinfläche beträgt 4,84 (SD = 1,68), 6,17 (SD = 2,47) und 5,20 (SD = 1,59). Von insgesamt 84 Arten (exklusive Kryptogamen) kommen 45 in nur einer Höhenstufe vor. Dies sind in der subalpinen Höhenstufe *Agrostis schraderiana*, *Arnica montana*, *Avenella flexuosa*, *Calluna vulga-*

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ris, *Campanula barbata*, *Cardamine amara*, *Carex stellulata*, *Cerastium cerastoides*, *Crocus albiflorus*, *Epilobium anagallidifolium*, *Festuca nigrescens*, *Juncus filiformis*, *Juncus triglumis*, *Luzula sudetica*, *Pseudorchis albida*, *Solidago virgaurea*, *Trifolium badium*, *Vaccinium vitis-idaea* und *Viola palustris*; in der unteralpinen Stufe *Cardamine resedifolia*, *Carex bipartita*, *Cerastium fontanum*, *Dianthus glacialis*, *Diphasium alpinum*, *Sagina saginoides*, *Saxifraga oppositifolia* und *Saxifraga paniculata* sowie in der oberalpinen Stufe *Cerastium uniflorum*, *Festuca pseudodura*, *Huperzia selago*, *Kobresia myosuroides*, *Lloydia serotina*, *Loiseleuria procumbens*, *Luzula spicata*, *Minuartia sedoides*, *Oreochloa disticha*, *Pedicularis aspleniifolia*, *Phyteuma globulariifolium*, *Phyteuma hemisphericum*, *Poa laxa*, *Pulsatilla alpina*, *Ranunculus glacialis*, *Saxifraga androsacea*, *Saxifraga moschata* und *Senecio incanus* subsp. *carniolicus*. *Leontodon hispidus*, *Phleum alpinum* agg., *Phyteuma orbiculare*, *Primula glutinosa*, *Rhododendron ferrugineum*, *Saponaria pumila*, *Saxifraga aizoides*, *Saxifraga bryoides*, *Saxifraga stellaris*, *Soldanella alpina* und *Vaccinium gaultherioides* kommen in weniger als 5% der Kleinflächen vor. Arten beider Kategorien wurden in der weiteren Auswertung nicht mehr berücksichtigt.

Tab. 1: Abundanz (A; mit Standardabweichung) und Frequenz (F; mit Standardabweichung) jener Begleitarten von *Persicaria vivipara*, die in mindestens zwei Höhenstufen und in > 5% der Kleinflächen vorkommen. SA, subalpin; UA, unteralpin; OA, oberalpin. – Abundance (A; with standard deviation) and frequency (F; with standard deviation) of those associated taxa of *Persicaria vivipara*, which occur in at least two altitudinal belts. SA, subalpine; UA, lower alpine; OA, upper alpine.

	A: SA	A: UA	A: OA	F: SA	F: UA	F: OA
Agrostis alpina	0,43±0,53	0,50±0,76	0,11±0,33	2,68	9,59	0,74
Agrostis rupestris	–	0,50±0,76	0,78±1,30	0,00	1,37	7,41
Anthoxanthum alpinum	1,00±0,58	0,75±0,46	0,22±0,44	16,96	9,59	1,48
Bartsia alpina	0,29±0,49	0,25±0,71	–	0,89	0,68	0,00
Campanula scheuchzeri	0,57±0,53	0,63±0,52	0,56±0,73	1,79	27,40	14,81
Carex curvula	–	0,50±0,53	1,67±1,66	0,00	3,42	18,52
Carex frigida	0,14±0,38	0,13±0,35	0,11±0,33	1,79	0,68	2,22
Carex nigra	1,57±0,79	1,13±1,13	0,22±0,44	55,36	22,60	1,48
Carex parviflora	–	0,63±0,74	0,67±1,12	0,00	12,33	5,19
Crepis aurea	–	1,00±0,76	0,67±1,00	0,00	29,45	19,26
Deschampsia cespitosa	1,86±1,07	2,38±1,77	0,56±0,88	51,79	34,93	9,63
Erigeron uniflorus	–	0,13±0,35	0,11±0,33	0,00	0,68	0,74
Euphrasia minima	–	0,13±0,35	0,44±0,53	0,00	3,42	4,44
Festuca picturata	0,43±0,79	0,88±0,83	0,11±0,33	0,89	8,22	0,00
Gentiana bavarica	–	0,50±0,53	0,33±0,50	0,00	4,11	2,22
Geum montanum	0,71±0,49	1,00±0,53	0,22±0,44	0,89	7,53	0,00
Gnaphalium supinum	–	0,25±0,46	0,44±0,53	0,00	8,22	2,22
Homogyne alpina	0,71±0,49	1,13±0,83	0,33±0,50	28,57	13,01	0,74
Leontodon helveticus	0,71±0,76	0,75±0,71	0,33±0,50	37,50	7,53	0,74
Leucanthemopsis alpina	0,14±0,38	0,38±0,52	0,56±0,73	0,89	6,16	6,67
Ligusticum mutellina	0,86±0,69	1,38±0,52	0,56±1,13	25,00	59,59	21,48
Luzula alpinopilosa	0,57±0,53	0,50±0,53	0,44±0,53	4,46	7,53	7,41
Luzula multiflora	0,86±0,38	0,38±0,52	–	12,50	4,11	0,00
Nardus stricta	1,86±0,69	3,00±1,20	0,89±1,45	49,11	48,63	11,11
Poa alpina	0,14±0,38	0,75±0,46	0,33±0,50	0,00	6,85	3,70
Potentilla aurea	1,00±0,82	1,50±0,53	0,89±1,36	18,75	39,73	25,93

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

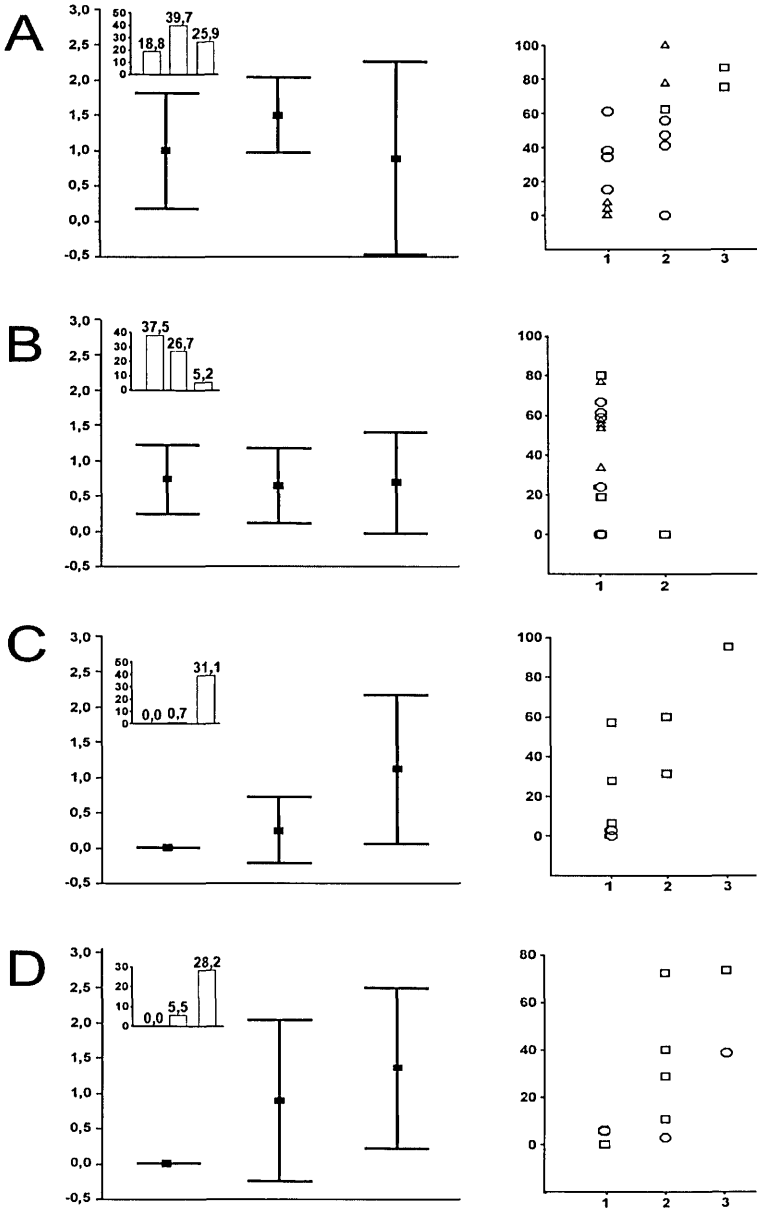


Abb 1: „Reaktionsmuster" ausgewählter Begleiter von *Persicaria vivipara*. (A) *Potentilla aurea*, (B) *Soldanella pusilla*, (C) *Primula minima*, (D) *Silene exscapa*. Links: Mittelwert ± Standardfehler der Abundanz pro Höhenstufe. Inset: Frequenz pro Höhenstufe. Rechts: Streudiagramm von Abundanzen gegen Frequenzen in Großflächen. Dreiecke: subalpine Stufe, Kreise: unteralpine Stufe, Quadrate: oberalpine Stufe. – „Reaction patterns" of selected associated taxa of *Persicaria vivipara*. (A) *Potentilla aurea*, (B) *Soldanella pusilla*, (C) *Primula minima*, (D) *Silene exscapa*. Left: mean ± standard error of abundance per altitudinal zone. Inset: frequency per altitudinal zone. Right: scatter plot of abundance against frequency of large plots. Triangles, subalpine zone; circles, lower alpine zone; squares, upper alpine zone.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

	A: SA	A: UA	A: OA	F: SA	F: UA	F: OA
Primula minima	–	0,25±0,46	1,11±1,05	0,00	0,68	31,11
Ranunculus montanus	0,14±0,38	0,50±0,53	0,11±0,33	1,79	1,37	0,74
Salix herbacea	0,29±0,49	0,75±0,71	1,33±0,50	1,79	13,01	43,70
Saxifraga aizoides	0,71±0,49	0,75±0,71	0,22±0,67	10,71	6,16	0,74
Selaginella selaginoides	0,14±0,38	0,63±0,52	0,33±0,50	3,57	17,81	11,11
Sibbaldia procumbens	–	0,63±0,52	0,44±0,73	0,00	10,27	8,89
Silene exscapa	–	0,88±1,13	1,33±1,12	0,00	5,48	28,15
Soldanella pusilla	0,71±0,49	0,63±0,52	0,67±0,71	37,50	26,71	5,19
Taraxacum alpinum agg.	0,14±0,38	0,13±0,35	0,44±0,73	0,00	1,37	2,96
Vaccinium myrtillus	0,71±0,95	0,25±0,46	–	0,89	0,68	0,00
Veronica alpina	0,43±0,53	0,88±0,35	0,33±0,50	0,89	19,18	4,44
Viola biflora	0,29±0,49	0,50±0,76	0,22±0,44	8,93	22,6	6,67

Die meisten der 39 verbleibenden Arten zeigen wie *Potentilla aurea* einen deutlichen Zusammenhang zwischen Abundanz und Frequenz: je größer ihre Abundanz in den Großflächen ist, desto höher die Frequenz in den Kleinflächen (Tab. 1, Abb. 1 A). Wenige Arten wie *Soldanella pusilla* zeigen einen negativen Zusammenhang in der Form, dass trotz gleichbleibender Abundanz die Frequenz abnimmt (Abb. 1 B). Eine dritte Form des Zusammenhanges zeigen *Primula minima* und *Silene exscapa*. Das Vorkommen dieser Arten in den Kleinflächen ist verglichen mit der Abundanz in den Großflächen stark erhöht (Abb. 1 C, D).

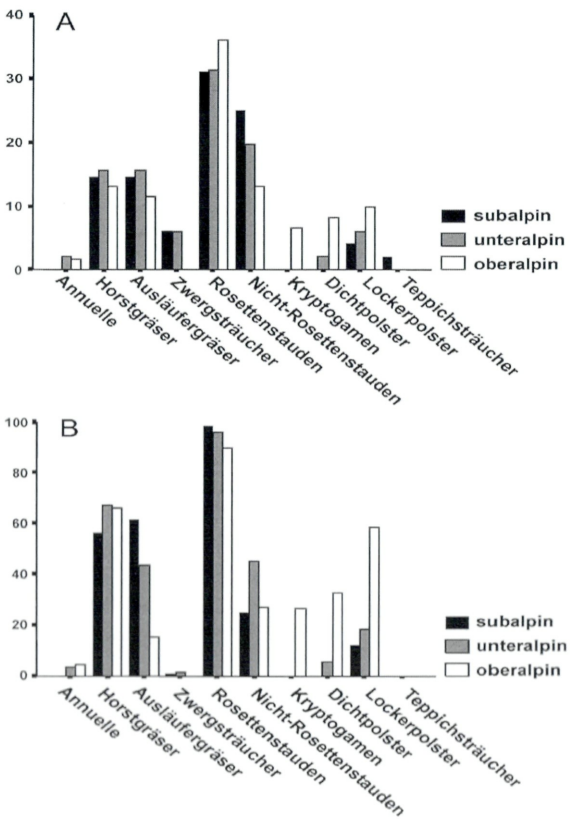


Abb. 2: Wuchsformen der Begleiter von *Persicaria vivipara* (A) in Prozent der Großflächen; (B) in Prozent der Kleinflächen. – Growth forms of associated taxa of *Persicaria vivipara* (A) in percent of the large plots; (B) in percent of the small plots.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die Verteilung der Wuchsformen in den Höhenstufen weicht in manchen Fällen von denen in den Kleinflächen ab (Abb. 2). Ausläufergräser zeigen zwischen den Höhenstufen kaum Änderungen, nehmen aber innerhalb der Kleinflächen mit steigender Höhe stark ab. Umgekehrt nehmen die Dicht- und v. a. Lockerpolster in den Kleinflächen mit größerer Höhe sehr viel stärker zu als in den Großflächen.

Diskussion

Die Zunahme der Gesamtartenzahl von der unter- zur oberalpinen Höhenstufe ist erstaunlich. Sie kann damit erklärt werden, dass in der oberalpinen Stufe im Untersuchungsgebiet auch basische Silikate vorkommen, die eine reichere Flora ermöglichen. Dadurch und durch die Gratlage wird ein Standortsmosaik geschaffen, das sich günstig auf die Gesamtartenzahl auswirkt. Bestätigt wird dies auch dadurch, dass in der unteralpinen Stufe trotz einer geringeren Gesamtartenzahl die durchschnittliche Artenzahl pro Großfläche höher ist als die der oberalpinen Stufe. Das weist auf eine große Ähnlichkeit der Flächen in der unteralpinen Stufe und eine stärkere Differenzierung jener der oberalpinen Stufe hin. Dieselben Tendenzen zeigen sich auch in den Kleinflächen.

Allgemein kann man an der Verteilung der Wuchsformen sehen, dass Rosettenstauden von subalpin nach oberalpin in ihrer Häufigkeit nur wenig zunehmen, wohingegen die Polsterpflanzen deutlich zunehmen (Abb. 2 A). Dies ist eine mit zunehmender Höhe häufig zu beobachtende Verschiebung im Wuchsformenspektrum (ELLENBERG, 1996). Ein Vergleich der Wuchsformenspektren der Kleinflächen mit denen der Großflächen zeigt in einigen Fällen Unterschiede (Abb. 2). Die Abnahme von Ausläufergräsern in den Kleinflächen weist darauf hin, dass *Persicaria vivipara* mit zunehmender Höhe nicht gerne in lockeren Rasen vorkommt.

Potentilla aurea (Abb. 1 A) steht als Beispiel für den bei weitem größten Anteil der untersuchten Arten. Die Frequenz verhält sich parallel zur Abundanz, das heißt eine Art mit hoher Deckung ist auch in den Kleinflächen häufiger vertreten. Es ist hier demnach nicht auf Facilitation zu schließen. Bei *Soldanella pusilla* (Abb. 1 B) nimmt im Gegensatz dazu die Frequenz bei gleichbleibender Abundanz mit zunehmender Höhe ab. Dies ist wohl damit zu erklären, dass diese Art in kleinen, länger schneebedeckten Mulden vorkommt, welche von *Persicaria vivipara* gemieden werden.

Bei *Silene exscapa* (Abb. 1 D) und *Primula minima* (Abb. 1 C) ist die Zunahme der Frequenz in den Kleinflächen von subalpin bis oberalpin im Verhältnis zur Zunahme der Abundanz in den Großflächen deutlich größer. Dieses überdurchschnittlich häufige gemeinsame Auftreten von *Persicaria vivipara* mit diesen zwei Arten ließe sich als Facilitation interpretieren. *Silene exscapa*, bei der wir den stärksten Facilitation-Effekt beobachten konnten, ist im Untersuchungsgebiet wie auch sonst in den Alpen einer der mächtigsten Bildner von Dichtpolstern, die bis zu einem halben Quadratmeter erreichen können. Diese bieten *Persicaria vivipara* offensichtlich günstigere Bedingungen, wie Windschutz, Verdunstungsschutz, Erosionsschutz, Schutz vor Kryoturbation, günstigere Wärmeverhältnisse. In diesem Sinne kann auch das deutlich häufigere Auftreten mit Dicht- und Lockerpolster bildenden Arten in den Kleinflächen (Abb. 2 B) interpretiert werden. Das häufige gemeinsame Vorkommen von *Primula minima* mit *Persicaria vivipara* in den Kleinflächen könnte auf Facilitation zurückzuführen sein, da *Primula minima* lockere Polster bilden kann und so das Vorkommen von *Persicaria vivipara* begünstigen könnte. Eine alternative, in unseren Augen wahrscheinlichere Hypothese ist, dass

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

beide Arten unabhängig voneinander von *Silene exscapa* profitieren und in denselben Kleinststandorten zusammengedrängt werden.

Diese Arbeit ist als Voruntersuchung anzusehen. Sie diente vor allem dazu, aus der reichen Flora im Untersuchungsgebiet jene Arten herauszufiltern, die sich auf unsere Modellart *Persicaria vivipara* begünstigend auswirken könnten. Weiterführende Untersuchungen mit einer verfeinerten Methodik, die sich auf die alpine und die subnivale Höhenstufe beschränken werden, sollen weitere Klärung bringen.

Literatur

BAUERT M. R., 1996: Genetic diversity and ecotypic differentiation in arctic and alpine populations of *Polygonum viviparum*. Arctic and Alpine Research 28, 190–195.

CALLAWAY R. M. & WALKER L. R., 1997: Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. Ecology 78, 1958–1965.

CALLAWAY R. M., BROOKER R. W., CHOLER P., KIKVIDZE Z., LORTIE C. J., MICHALET R., PAOLINI L., PUGNAIRE F. I., NEWINGHAM B., ASCHEHOUG E. T., ARMAS C., KIKODZE D. & COOK B. J., 2002: Positive interactions among alpine plants increase with stress. Nature 417, 844–848.

CONNELL J. H., 1983: On the prevailance and relative importance of interspecific competition: evidence from field-experiments. American Naturalist 122, 661–696.

ELLENBERG, H., 1996: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl. Ulmer, Stuttgart.

GRIME, J. P., 1977: Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. American Naturalist 111, 1169–1194.

KÜPPER H., 1962: Geologische Karte der Sonnblickgruppe. Geologische Bundesanstalt, Wien.

NORUSIS M. J., 1992: SPSS for windows. Professional Statistics, Release 6.0. SPSS Inc., Chicago.

Manuskript eingelangt: 2003 03 21

Anschrift:
Katharina BARDY, Sigrid KNECHTEL, Institut für Ökologie und Naturschutz, Althanstraße 14, A-1090 Wien, Österreich.
Andreas HILPOLD, Institut für Botanik der Universität Innsbruck, Sternwartestraße 15, A-6020 Innsbruck, Österreich.
Heidrun HOCHWALLNER, Örjan KLAPPERT, Mag. Dr. Peter SCHÖNSWETTER, Mag. Gerald M. SCHNEEWEISS, Institut für Botanik der Universität Wien, Rennweg 14, A-1030 Wien, Österreich.
Vera LEHMWALD, E-Mail: vera_lehmwald@gmx.at.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: 140

Autor(en)/Author(s): Hilpold Andreas, Schönswetter Peter, Schneeweiss Gerald M., Bardy Katharina, Hochwallner Heidrun, Klappert Örjan, Knechtel Sigrid, Lehmwald Vera

Artikel/Article: Positive Interaktionen (Facilitation) bei alpinen Pflanzen am Beispiel von Persicaria vivipara. 35-41