

DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

Konkurrenz und Begünstigung in kalkalpinen Rasengesellschaften

angestrebter akademischer Grad

Magister der Naturwissenschaften (Mag. rer.nat.)

Verfasser: Matrikel-Nummer: Studienrichtung /Studienzweig: Betreuer:

Bernhard Kirchheimer 0008772 Biologie/Ökologie PD Mag. Dr. Stefan Dullinger

Wien, im November 2008

Keine Wirkung in der Natur ist ohne Vernunftgrund. Erkenne den Vernunftgrund, und du bedarfst nicht des Experiments.

Leonardo da Vinci

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei all jenen bedanken, die zum Gelingen dieser Arbeit durch ihre fachliche Unterstützung beigetragen haben.

Mein besonderer Dank gebührt meinem Betreuer Herrn PD Mag. Dr. Stefan Dullinger. Er stand mir im Rahmen dieser wissenschaftlichen Arbeit, wann immer ich Anleitung bedurfte, mit Rat und Tat zur Seite.

Für die grammatikalische und syntaktische Durchsicht bedanke ich mich herzlich bei Stefanie Anna Maria Rechnitzer und Mag. Johannes Kirchheimer.

INHALTSVERZEICHNIS

Danksagung	I
Inhaltsverzeichnis	II

TEIL I

1. Einleitung und Fragestellung1
2.1. Arbeitsgebiet
2.1.1. Geologie und Klima4
2.2. Standorte
2.2.1. Lage
2.2.2. Standortsbedingungen5
2.2.3. Pflanzensoziologische Charakterisierung
2.3. Versuchsarten
2.3.1. Achillea clavennae6
2.3.2. Erigeron glabratus subsp. glabratus6
2.3.3. Dianthus alpinus6
2.4. Aufbau des Experiments7
2.4.1. Präparationen der Plots7
2.4.2. Wahl der Versuchsindividuen8
2.4.2.1. Adulte Individuen8
2.4.2.2. Samen
2.4.3. Künstliche Struktur (Nachbarersatz)9
2.5. Pflanzenreaktionen9
2.5.1. Adulte Individuen
2.5.2. Samen/Keimlinge9
2.6. Statistische Analyse
2.6.1. Nullhypothese
2.6.2. Wachstum
2.6.2.1. Erhobene Responsevariablen 10
2.6.2.2. Berechnete Responsevariablen 10
2.6.2.3. Analyse der Responsevariablen 11
2.6.2.4. In RR-Index

2.6.3. Überleben
2.6.3.1. Responsevariable und Analyse
2.6.4. Keimerfolg/Regeneration12
2.6.4.1. Responsevariable und Analyse
3. Ergebnisse
3.1. Pflanzensoziologische Charakterisierung - Line Pointing
3.2. Überleben
3.2.1. Analysis of Deviance
3.3. Wachstum
3.3.1. Analyse der erhobenen Responsevariablen
3.3.1.1. Analysis of Deviance
3.3.1.2. Analyse der In RR-Werte 16
3.3.2. Analyse der errechneten Responsevariablen
3.3.2.1. Trockengewichtszuwachs
3.3.2.2. HKA-Differenz erhobener Wachstumsvariablen
3.4. Keimung/Regeneration
3.4.1. Analysis of Deviance
3.4.2. Analyse der In RR-Werte
4. Diskussion und Conclusio
5. Literaturverzeichnis
6. Bildquellen
7. Abbildungsverzeichnis
8. Tabellenverzeichnis
ANHANG
Zusammenfassung
TEIL II
Title1
Abstract1
Keywords

Methods	4
Field site and species	4
Experiment	5
Statistical Analysis	7
Results	9
Survival	9
Growth	0
Germination	5
Discussion	7
Acknowledgments 2	0
References	0

Lebenslauf

1. Einleitung und Fragestellung

Der Wunsch vieler Ökologen war und ist es Muster in der Natur zu erkennen und zu erklären, wie diese zustande kommen bzw. welche Faktoren dabei eine Rolle spielen. Für Vegetationsökologen bedeutet diese Frage: Was ist das Wesen von Pflanzengesellschaften? Sind es nur zufällige Assoziationen von Populationen mit ähnlichen Umweltansprüchen, die unabhängig von einander auftreten, wie es Gleason (1926) in *The Individualistic Concept of the Plant Association* beschreibt. Oder trifft das holistische Modell von Frederick Clements (1916) zu, welches Pflanzengesellschaften mit einem Organismus vergleicht (als Ganzheit betrachtet), in dem die einzelnen Arten untereinander vernetzt sind, sich dadurch bedingen und die Zusammensetzung daher nicht willkürlich ist.

Der Versuch, das Wesen von Pflanzengesellschaften modellhaft zu erklären, wurde seit der Publizierung dieser beiden ersten Modelle des 20. Jahrhunderts, die sich diametral gegenüberstehen, bis zum heutigen Tag fortgeführt. Die Modelle von Clements und Gleason wurden dabei laufend abgewandelt, erweitert und neue Modelle kamen hinzu (zB Tansley, 1935; Whittaker, 1953; Odum, 1969; Grime, 1977), aber erst in den letzten Jahrzehnten wird als entscheidender Faktor, welcher Gesellschaften strukturiert, neben Konkurrenz auch die gegenseitige Begünstigung von Individuen beachtet. Dadurch konnte in etlichen empirischen und experimentellen Studien gezeigt werden, dass Begünstigungen nicht nur bei der Abfolge von Sukzessionsstadien eine wichtige Rolle spielen (zB Clements, 1916; Bertness & Shumway, 1993; Chapin et al., 1994), sondern auch in stabilen Pflanzengesellschaften (zB Hunter & Aarssen, 1988; Carlsson & Callaghan, 1991; Callaway & Pennings, 2000; Callaway et al., 2005). Diese Ergebnisse haben die Bemühungen angeregt, zusätzlich zu den negativen Interaktionen und abiotischen Faktoren, positive Interaktionen zwischen Pflanzen in ein konzeptionelles Modell einzubauen (Bruno et al., 2003) und führten zur vieldiskutierten Stress-Gradienten-Hypothese (SGH; Bertness & Callaway, 1994).

Die SGH sagt im allgemeinen aus, dass sich die meisten Interaktionen zwischen Pflanzen sowohl aus negativen als auch positiven Komponenten zusammensetzen und dass sich das Netto-Ergebnis dieser entgegengesetzten Einflüsse entlang ökologischer Gradienten ändert. Genauer gesagt, behauptet die SGH, dass konkurrierende Einflüsse in Habitaten mit geringem abiotitschen und/oder

1

biotischem Stress bedeutender oder zumindest stärker (Brooker et al., 2005) sind, als in Habitaten mit hohem Stress, wo die positiven Interaktionen überwiegen.

Die Hypothese wurde bereits einige Male getestet und oft bestätigt (zB Choler et al., 2001; Callaway et al., 2002; Freestone, 2006). Drei aktuelle Meta-Analysen (Maestre et al., 2005; Lortie & Callaway, 2006; Maestre et al., 2006), die eine große Auswahl solcher Interaktionsexperimente berücksichtigten, brachten jedoch widersprüchliche Ergebnisse und die allgemeine Gültigkeit der SGH ist daher noch immer umstritten (Brooker et al., 2008). Die Überprüfung der SGH erfolgte meist in der Art und Weise, dass entlang eines ökologischen Gradienten (Stressgradienten) das Verhalten/Wachstum von Individuen einer oder mehrerer Arten mit und ohne umgebender Vegetation ("Neighbour-Removal-Experiment") beobachtet wurde.

Viele der bisher durchgeführten Studien haben einige Schwächen gemeinsam. Erstens begründen viele Experimente, die im Zusammenhang mit der SGH durchgeführt wurden, ihre Schlussfolgerungen alleine auf der Wachstumsrate adulter Individuen (Goldberg et al., 1999). Dabei wird nicht beachtet, dass sich Lebenszyklus das Ausmaß der während des Interaktionen sowie die Konkurrenzstärke der verschiedenen Taxa ändern können und vom gewählten Response-Parameter abhängig sind (DeSteven, 1991; Howard & Goldberg, 2001; Travis et al., 2005). Das Ergebnis solcher Experimente kann sich deshalb je nach Lebensstadium und Pflanzenleistungsindikator ändern (Goldberg et al., 1999; Maestre et al., 2005) und Schlussfolgerungen, die daraus gezogen werden, sind nicht zuverlässig oder zumindest hinterfragungswürdig. Zweitens wurden für viele Neighbour-Removal-Experimente entlang des gewählten Stressgradienten verschiedene Ziel-Arten verwendet (zB Choler et al., 2001; Callaway et al., 2002). Da physiologische und ökologische Optima und die Toleranz von Arten stark variieren können, können bestimmte Bedingungen manche Arten unter Stress setzen, während andere sich evolutionär an solche Bedingungen angepasst haben (Körner, 1999, 2003). Choler et al. (2001) haben dazu herausgefunden, dass die Reaktion alpiner Pflanzen auf die Entfernung der Nachbarn davon abhängig ist, wo das Experiment im Vergleich zur ökologischen Nische der Art positioniert ist: Begünstigungen durch Nachbarn waren üblich an der oberen Höhenverbreitungsgrenze einer Art, wohingegen die Entfernung der Nachbarn im Verbreitungszentrum oder darunter sich positiv auf das Wachstum auswirkte und auf eine Verringerung der Konkurrenz hinwies (siehe Liancourt et al., 2005). Drittens verändern sich

2

entlang eines ökologischen Gradienten die Identität und Eigenschaften der Nachbarpflanzen. Sie haben eine unterschiedliche Größe, Dichte, Biomasse und Artenzusammensetzung und damit variieren auch ihre Interaktionsmöglichkeiten und Reaktionsmöglichkeiten. Die Konkurrenz um Licht ist zB bei niederwüchsigen alpinen Pflanzen wahrscheinlich weniger stark als bei hochwüchsigen Arten in subalpinen Rasen (zB Kikvidze et al., 2001). Deshalb könnte die, in vielen Experimenten zu beobachtende, abnehmende Bedeutung der Konkurrenz mit zunehmender Seehöhe nur eine indirekte Folge der "harten" Umweltbedingungen am höhergelegenen Standort sein und nicht die Folge der unterschiedlichen Umweltbedingungen zwischen dem höher- und tiefergelegenen Standort *per se.* Aber die selektiven Einflüsse auf den verfügbaren Artenpool und die sich verändernden konkurrierenden und fördernden Fähigkeiten dieser verschiedenen Taxa können, zumindest teilweise, für die Veränderung des Netto-Ergebnisses der Interaktion(en) verantwortlich sein (vgl. Goldberg et al., 1999).

Um solche indirekten Effekte auf die Netto-Interaktionen, die auf den harten Umweltbedingungen beruhen, auszuschließen, müssen sowohl die untersuchten Arten als auch die Identität der Nachbarpflanzen entlang des untersuchten Stressgradienten konstant gehalten werden. In der vorliegenden Studie wurde versucht diese Anforderungen zu erfüllen, indem die Leistung von drei alpinen Pflanzenarten an Standorten im Zentrum und am Rand ihres ökologischen Verbreitungsgebietes verglichen wurde. Die Standardisierung der Nachbareigenschaften wurde versucht dadurch zu erreichen, dass die natürlichen Nachbarn der untersuchten Individuen durch künstliche Strukturen ersetzt wurden (zB Holzapfel et al., 2006). Um die Abhängigkeit der Ergebnisse vom untersuchten Lebensstadium zu ermitteln, wurden an diesen Standorten sowohl adulte Individuen transplantiert, als auch Samen der untersuchten Arten gesät.

Folgende Fragen wurden dabei speziell gestellt: (1) Werden die Vorhersagen der SGH von Neighbour-Removal-Experimenten bestätigt, wenn sowohl die Identität der untersuchten Arten als auch die Identität der Nachbarschaft konstant gehalten werden? (2) Zeigen das Wachstum adulter Pflanzen und die Keimung bzw. Keimlingsetablierung vergleichbare interaktive Reaktionen auf die angewendeten Stresslevels?

2. Methodik

2.1. Arbeitsgebiet

Das Experiment wurde auf der Rax, einem Kalkbergstock der östlichen Ausläufer der Alpen, durchgeführt. Dieser Gebirgsstock ist Teil der Nördlichen Kalkalpen und liegt an der Grenze der österreichischen Bundesländer Steiermark und Niederösterreich (siehe Abbildung 1). Mit 2007 m ü. Adria ist die Heukuppe die höchste Erhebung.



Abbildung 1: Lage des Arbeitsgebietes (Rax).

2.1.1. Geologie und Klima

Aus geologischer Sicht ist der Plateau-Bereich, wo das Experiment durchgeführt wurde, von Wettersteinkalken dominiert (Mandl et al., 1994). Dies spiegelt sich auch in den typischen hohen und steilen Flanken des Bergmassivs wider. Die jährliche Niederschlagsmenge liegt im Durchschnitt zwischen 1500 und 2000 mm (Walter & Lieth, 1960) und die durchschnittliche Jahrestemperatur beträgt ca. 2 °C (Pavuza et al., 1993).

2.2. Standorte

Für das Experiment wurden zwei Standorte gewählt, einer befand sich im Zentrum und der andere am Rand des ökologischen Verbreitungsgebietes der verwendeten Arten (zB Dirnböck et al., 1999).

2.2.1. Lage

Der Standort, welcher das ökologische Verbreitungszentrum repräsentierte, befand sich auf 1901 m ü. Adria in einem Südost exponierten Hang in der Pflanzengesell-schaft *Seslerio-Caricetum sempervirentis* (SCS; Braun-Blanquet & Jenny, 1926) mit den Koordinaten 47° 42' 31,806" N, 15° 43' 16,314" O. Der zweite Standort befand sich am Rande des ökologischen Verbreitungsgebietes, in einem Nordwest exponierten Hang auf ca. 1938 m ü. Adria mit den Koordinaten 47° 41' 57,948" N, 15° 42' 31,704" O in der Pflanzengesellschaft *Caricetum firmae* (CF; Rübel, 1912).

2.2.2. Standortsbedingungen

Die Umweltbedingungen an den beiden Standorten unterscheiden sich hauptsächlich durch den vorhandenen bzw. fehlenden Schneeschutz während der Wintermonate. Aufgrund der vorherrschenden, oft starken, NW-Winde ist der CF-Standort meist schneefrei geweht. Die Vegetation ist dadurch völlig ungeschützt den tiefen Temperaturen und mechanischen Schäden durch vorbeiwehende Eiskristalle während der Wintermonate und Schäden durch Frosthebung und Spätfrösten im Frühjahr ausgesetzt. Im Gegensatz dazu ist der an der Lee-Seite gelegene SCS-Standort normalerweise vom Spätherbst bis ins Frühjahr hinein von Schnee bedeckt (vgl. Abbildung 2) und bietet der Vegetation Schutz vor den oben genannten Schäden. Aufgrund dieser Gegebenheiten unterscheiden sich die Artenpools der beiden Pflanzengesellschaften relativ stark (Grabherr & Mucina, 1993), obwohl sie sich auf annähernd derselben Seehöhe befinden.



Abbildung 2: Temperaturen der obersten Bodenschicht während des Experiments (10/2006 - 06/2007). Gemessen im Zentrum der jeweiligen Versuchsfläche an den beiden Stressstandorten (CF und SCS).

2.2.3. Pflanzensoziologische Charakterisierung

Zur besseren Charakterisierung der Pflanzengesellschaften an den beiden Standorten wurde ein "Line-Pointing" der Vegetation durchgeführt. Entlang der Diagonalen der rechteckigen Versuchsflächen wurden pro Standort 100 Punkterhebungen gemacht. Aufgenommen wurden alle Arten bzw. Individuen, die mit einem Pflanzenorgan den senkrecht auf die Bodenoberfläche aufgesetzten Metallstab (Länge 0,4 m, \emptyset 0,04 m) berührten. Entlang jeder Diagonale wurden so 50 gleichmäßig verteilte Aufnahmepunkte gewählt.

2.3. Versuchsarten

Die für das Experiment verwendeten Arten waren *Achillea clavennae* L. (Asteraceae), *Erigeron glabratus* subsp. *glabratus* HOPPE & HORNSCH. EX BLUFF & FINGERH. (Asteraceae) und *Dianthus alpinus* L. (Caryophyllaceae) (siehe Abbildung 3). Diese Arten wurden gewählt, weil die Pflanzengesellschaft SCS in ihren Verbreitungsschwerpunkten liegt und weil ihre Abundanz im Untersuchungsgebiet relativ hoch ist (vgl. Grabherr & Mucina, 1993; Dirnböck & Greimler, 1996; Dirnböck et al., 1999).

2.3.1. Achillea clavennae

A. clavennae (AC) ist eine perenne Pflanze, deren Verbreitung sich auf die östlichen und südlichen Kalkalpen (vom Achen- und Luganersee ostwärts bis Niederösterreich und zum Karst) und die illyrischen Gebirge (bis Kroatien, Dalmatien und Albanien) erstreckt. Vorzufinden ist die Art an Kalkfelsen, im Felsschutt und auf steinigen Weiden zwischen ca. 1500 und 2500 m ü. Adria. (Hegi, 1929).

2.3.2. Erigeron glabratus subsp. glabratus

E. glabratus subsp. glabratus (EG) ist eine ausdauernde Pflanze, die von den Pyrenäen über die Alpen, das Jura, den Apenninen, den Balkan bis zu den Karpaten verbreitet ist. Häufig ist die Art auf kurzrasigen Wiesen, steinigen Stellen und Felsen zwischen 1000 und 2500 m ü. Adria. ausschließlich über Kalk zu finden (Hegi, 1918).

2.3.3. Dianthus alpinus

D. alpinus (DA) ist ein Endemit der nordöstlichen Alpen und seine Verbreitung erstreckt sich vom Toten Gebirge bis zum Semmering. Die Art ist relativ häufig in steinigen Grasheiden und Zwergstrauchheiden auf kalkreichen, basisch bis

neutralen Böden oberhalb der Waldgrenze bis fast 2400 m ü. Adria. anzutreffen (Hegi, 1979). Die Nomenklatur folgt Fischer et al. 2005.

2.4. Aufbau des Experiments

Das Experiment wurde zwischen dem 9. und 19. August 2006 eingerichtet. An beiden Standorten wurden, jeweils auf einer Fläche von ca. 6 m x 6 m, die "Plots" präpariert.

2.4.1. Präparationen der Plots

Die Plots hatten ähnlich wie bei anderen Neighbour-Removal-Experimenten eine Größe von ca. 0,25 m x 0,25 m (zB Kikvidze et al., 2001; Callaway et al., 2002) und wurden schachbrettartig in der natürlichen Vegetation angeordnet (siehe Abbildung 4). Alle Plots wurden wie folgt präpariert: die oberirdische Biomasse der Pflanzen wurde oberhalb des Wurzelhalses abgeschnitten und im Zentrum jedes Plots wurde zusätzlich ein offenerdiger Kreis mit ca. 0,13 m Durchmesser geschaffen, wo der O-Horizont entfernt wurde. Die so präparierten Plots sollten die Bedingungen ohne Nachbarn simulieren, obwohl die umgebenden Pflanzen außerhalb der Plots auf einige Parameter, wie zB Sonneneinstrahlung oder Windgeschwindigkeit, noch immer Einfluss nehmen konnten. Auf diese Art und Weise



Abbildung 3: Die drei Versuchsarten. a) Achillea clavennae, b) Erigeron glabratus subsp. glabratus, c) Dianthus alpinus.

wurden an beiden Standorten pro Art 20 Plots für die adulten Individuen und zehn Plots für die Samen bzw. Keimlinge angelegt. In das Zentrum der Plots wurden die adulten Individuen transplantiert bzw. die Samen gesät. Wie bei den meisten anderen vergleichbaren Neighbour-Removal-Experimenten (zB Callaway et al., 2002; Kikvidze et al., 2001) wurde die unterirdische Biomasse außerhalb des Zentrum des Plots (\emptyset 0,13 m) nicht zerstört oder entfernt. Mitte Juli 2007 wurde die nachgewachsene Vegetation um die Transplantate und Samenflächen ein zweites Mal zurückgeschnitten.

2.4.2. Wahl der Versuchsindividuen

2.4.2.1. Adulte Individuen

Für das Experiment wurden Individuen verwendet, die in der näheren Umgebung

des SCS-Standortes zu finden waren. Bei der Wahl der zu transplantierenden Pflanwurde zen darauf geachtet, dass ihr optisches Erscheinungsbild möglichst ähnlich war und dass sie keine Rameten haben. Eventuell vorhandene Rameten wurden bei der Transplantation abgetrennt. Mögliche Unterschiede in der unterirdischen Biomasse wurden bei der Auswahl nicht berücksichtigt, weil die Gefahr einer Verletzung zu groß war.



Abbildung 4: Schematische Anordnung der Plots an den beiden Standorten. Großbuchstaben kennzeichnen Plots für adulte Individuen, Kleinbuchstaben kennzeichnen Samenflächen. A, a = Achillea clavennae; B, b = Dianthus alpinus; C, c = Erigeron glabratus subsp. glabratus.

2.4.2.2. Samen

Die verwendeten Samen der drei Arten wurden währende der Sommermonate 2006 in der näheren Umgebung des SCS-Standortes gesammelt und bei Zimmertemperatur getrocknet. Ende September 2006 wurden je 50 Samen in das Zentrum der präparierten Plots gesät.

2.4.3. Künstliche Struktur (Nachbarersatz)

Jeweils die Hälfte der 20 transplantierten Individuen und 10 Samenflächen je Art

und Standort wurde von einer künstlichen Struktur umgeben. Bei der künstlichen Struktur handelte es sich um einen handelsüblichen lichtundurchlässigen Plastik-Hygrokulturtopf, bei dem der ausgeschnitten Boden wurde (siehe Abbildung 5). Die so präparierten Töpfe wurden mit Heringen im Boden befestigt. Diese künstlichen Strukturen boten Schutz vor Wind und Abrasion durch Eisschliff, erhöhten die Umgebungstemperatur, aber verringerten auch das verfügbare Licht und schufen daher eine



Abbildung 5: Künstliche Struktur, als standardisierter Ersatz für die natürlichen pflanzlichen Nachbarn. Höhe = 0,12 m, Ø unten = 0,13 m, Ø oben = 0,11 m.

Mikrohabitat wie in dichter Vegetation, ähnlich den Verhältnissen am SCS-Standort.

2.5. Pflanzenreaktionen

2.5.1. Adulte Individuen

Zum Zeitpunkt der Transplantation wurde von jedem Individuum die Länge des Längsten Blattes, die Anzahl der Blätter an der Hauptrosette und an den Nebenrosetten, die Anzahl der Nebenrosetten, die Länge des Blühtriebes und die Anzahl der Blüten erhoben. Am Ende des Experiments, Anfang August 2007, wurden dieselben Variablen aller überlebenden Individuen erneut erhoben und die (diesjährige) oberirdische Biomasse geerntet. Nach siebenwöchiger Trocknungszeit bei 60 °C wurde das Trockengewicht bestimmt (SATORIUS, Messgenauigkeit: 0,1 mg).

2.5.2. Samen/Keimlinge

Der Einfluss der Nachbarn bzw. der künstlichen Struktur auf die Regeneration (Keimung) wurde als Anzahl der lebenden Keimlinge zum Ende des Experiments erhoben.

2.6. Statistische Analyse

Der Focus der Studie und der statistischen Analyse war auf die Interaktionen zwischen "Treatment" (mit oder ohne künstliche Nachbarn) und Stressgradienten (die zwei Standorte) gerichtet.

2.6.1. Nullhypothese

Die entsprechende Nullhypothese sagt aus, dass die Interaktion zwischen Treatment und Standort am CF-Standort kleiner oder gleich ist wie am SCS-Standort. Dass also der Unterschied zwischen den erhobenen Responsewerten (Wachstum, Überleben, Keimerfolg) mit und ohne künstliche Struktur am CF-Standort kleiner oder gleich ist wie am SCS-Standort.

2.6.2. Wachstum

2.6.2.1. Erhobene Responsevariablen

Als Responsewerte zur Analyse der Pflanzenleistung wurden die Differenzen der Endwerte minus der Anfangswerte der folgenden erhobenen Wachstumsvariablen verwendet: Länge des längsten Blattes, Anzahl der Blätter an der Hauptrosette, Anzahl der Blätter an der Nebenrosette, Anzahl der Nebenrosetten, Länge des Blühtriebes und Blütenanzahl.

2.6.2.2. Berechnete Responsevariablen

Trockengewichtszuwachs

Zusätzlich zu den erhobenen Variablen wurde als weitere Responsevariable noch die Differenz des Trockengewichts am Ende (End-TG) und am Anfang (Anfangs-TG) des Experiments ermittelt. Dazu war es notwendig das Anfangs-TG mathematisch zu ermitteln.

Ermittlung

Zur Ermittlung des Anfangs-TG war es vorerst notwendig für jede Art jenes lineare Modell zu finden, welches die ermittelten Werte für das End-TG anhand der erhobenen Variablen am besten beschreibt. Dazu wurden lineare Regressions-Modelle mit allen möglichen Variablenkombinationen getestet. Jenes Modell mit dem höchsten Bestimmtheitsmaß (= Anteil der erklärten Varianz des Zusammenhangs) wurde verwendet, um anhand der am Beginn des Experiments erhobenen Variablenwerte ein entsprechendes Anfangs-TG zu errechnen.

<u>Differenzen der Anfangs- und Endwerte aus der Hauptkomponentenanalyse</u> erhobener Wachstumsvariablen

Zusätzlich sollten die Informationen aller erhobenen Wachstumsvariablen in eine Zusammengefasst werden, um dann aus der Differenz der Anfangs- und Endwerte eine weitere Responsevariable zu erhalten.

Ermittlung

Mittels Hauptkomponentenanalyse (HKA) wurden die Informationen aller erhobenen Wachstumsvariablen – sowohl Anfangs- als auch Endwerte – in eine Variable zusammengefasst. Anhand der dadurch ermittelten Werte der 1. Hauptachse der HKA wurde für jedes Individuum die Differenz ermittelt, welche sich durch Subtraktion des HKA-Wertes am Ende minus HKA-Wert am Anfang ergab. Zur Überprüfung der Anwendbarkeit dieser Differenzen als Responsevariable wurden die Werte der 1. Hauptachse der HKA auf ihre Korrelation (Pearsons Produkt-Moment-Korrelation) mit dem gemessenen Trockengewicht getestet.

2.6.2.3. Analyse der Responsevariablen

Die oben erwähnten Differenzen der erhobenen Wachstumsvariablen und der Trockengewichtszuwachs wurden mittels "Analysis of Deviance for Generalized Linear Model fit" analysiert, wobei die Differenzen als Response verwendet wurden, während Treatment und Standort sowie deren Interaktion als Prädiktoren fungierten. Das entsprechende GL-Modell: Response ~ Treatment*Standort. Die Signifikanz der Prädiktoren wurde anhand des Vergleichs der Null-Deviance mit der Residual-Deviance mittels F-Test ermittelt, wenn der Response normalverteilt war und mittels Chi²-Test, wenn der Response anders (binomial, Poisson) verteilt war. Entsprechend der Vorhersagen der SGH erwartete ich eine signifikante Interaktion zwischen Treatment und dem Stressgradienten, mit einem positiveren Einfluss des Treatments am Standort mit dem höheren abiotischen Stress.

2.6.2.4. In RR-Index

Zusätzlich wurde der Einfluss des Treatments auf alle am Ende des Experiments erhobenen Variablenwerte mit dem häufig verwendeten "In RR-Index" (Gurevitch et al., 1992) ermittelt. Dieser Index errechnet sich nach folgender Formel

$$\ln RR = \ln RR (T/C),$$

wobei T und C für die am Ende des Experiments erhobenen Responsewerte der Individuen ohne natürliche Nachbarn, aber mit künstlicher Struktur (T) bzw. für die Responsewerte der Individuen ohne natürliche Nachbarn und künstliche Struktur (C) stehen. Die Werte des In RR-Index streuen symmetrisch um 0, wobei positive Werte einen positiven Effekt des Treatments auf die Leistung anzeigen und negative Werte einen negativen Effekt.

Paarbildung

Der In RR-Index wurde von gepaarten Individuen jeder Art pro Standort berechnet. Die Paare wurden nach ihrer Ähnlichkeit am Anfang des Experiments gebildet. Dazu wurde eine HKA mit allen am Anfang erhobenen Variablenwerten gerechnet. Die Individuen einer Art mit und ohne künstliche Struktur wurden dann entsprechend der Werte der ersten Hauptachse gereiht und Individuen mit demselben Rang wurden gepaart. Im Falle, dass nicht dieselbe Anzahl an Individuen mit und ohne künstliche Struktur überlebt hat, wurden jene Individuen mit dem ähnlichsten Wert auf der ersten Hauptachse der HKA miteinander gepaart.

Analyse In RR-Werte

Die In RR-Werte von jeder Art an den beiden Standorten wurden mittels Welch-t-Test gegen die Null-Hypothese getestet, wenn die Daten normalverteilt waren bzw. mittels Wilcoxon-Rangsummen-Test getestet, wenn die Daten nicht normalverteilt waren.

2.6.3. Überleben

2.6.3.1. Responsevariable und Analyse

Zur Analyse der Überlebensrate wurde als Responsewert die Anzahl der überlebenden Individuen verwendet und ebenso wie bei der Analyse der Pflanzenleistung mittels "Analysis of Deviance for GLM fit" (GLM: Überleben ~ Treatment*Standort) analysiert und auf Signifikanz der Prädiktoren getestet.

2.6.4. Keimerfolg/Regeneration

2.6.4.1. Responsevariable und Analyse

Die Anzahl der lebenden Keimlinge am Ende des Experiments wurden für die Analyse des Keimerfolges bzw. der Regeneration verwendet. Wie bei der Analyse der Pflanzenleistung wurden auch hier die Responsewerte für eine "Analysis of Deviance for GLM fit" verwendet.

Zusätzlich wurde der In RR-Index für jede Art und beide Standorte berechnet. Die Plotpaare wurden dabei so gewählt, dass sie räumlich möglichst nahe zueinander Iagen. Die Werte des In RR-Index der drei Arten an den beiden Standorten wurden mittels Welch-t-Test gegen die Null-Hypothese getestet. Für sämtliche statistischen Analysen wurde R (Version 2.6.1, R Development CoreTeam, 2007) verwendet.

3. Ergebnisse

3.1. Pflanzensoziologische Charakterisierung - Line Pointing

Anhand des durchgeführten Line-Pointing konnte gezeigt werden, dass die häufigsten Arten in den Versuchsflächen der beiden Standorte (SCS, CF) mit den dominanten Arten der jeweiligen Pflanzengesellschaften (Grabherr & Mucina, 1993) übereinstimmen (siehe Tabelle 1).

Standort	Art	Häufigkeit
<u>SCS</u>	Carex sempervirens*	71/100
	Sesleria albicans*	49/100
	Festuca pumila cf.*	25/100
	Nardus stricta	23/100
	Potentilla aurea	18/100
	Viola biflora	15/100
	Homogyne discolor	13/100
	Leontodon hispidus	13/100
	Ligusticum mutellina	10/100
	Helianthemum glabrum	4/100
	Lotus corniculatus	4/100
	Phleum hirsutum	4/100
	Campanula scheuchzeri	3/100
	Phyteuma orbiculare	2/100
	Salix retusa	2/100
	Vaccinium vitis-idaea	2/100
	Androsace chamjasme*	1/100
	Crepis aurea	1/100
	Helianthemum alpestre*	1/100
	Hieracium villosum*	1/100
	Pedicularis rostrato-capitata*	1/100
	Persicaria vivipara	1/100
	Scabiosa lucida*	1/100
	Vaccinium myrtilis	1/100

Tabelle 1: Line-Pointing der Versuchsflächen.

Fortsetzung Tabelle 1

Standort	Art	Häufigkeit
<u>CF</u>	Carex firma*	90/100
	Dryas octopetala*	18/100
	Festuca pumila*	13/100
	Helianthemum alpestre*	2/100
	Primula auricula*	2/100
	Bartsia alpina	1/100
	Viola biflora	1/100

Anmerkung: Die Häufigkeit zeigt, an wie vielen der 100 Aufnahmepunkten die jeweilige Art angetroffen wurde. Dominante und konstante Begleitarten, laut Grabherr & Mucina (1993), sind mit * gekennzeichnet.

3.2. Überleben

Am Ende der ersten Vegetationsperiode war kein Individuum aufgrund der Transplantation oder anderer natürlicher Gründe tot, nur jeweils ein Individuum von AC und DA am CF-Standort wurde abgefressen oder ausgerissen vorgefunden und aus dem Experiment entfernt. Dadurch verringerte sich die Gesamtanzahl an Versuchspflanzen von 120 auf 118.

Am Ende des Experiments (während der zweiten Vegetationsperiode) waren am SCS-Standort und am CF-Standort jeweils vier Individuen tot. Die Verteilung der toten Individuen nach Art, Treatment und Standort zeigt die nachfolgende Abbildung.



Abbildung 6: Verteilung der toten und lebenden Individuen am Ende des Experiments. AC = Achillea clavennae, DA = Dianthus alpinus, EG = Erigeron glabratus subsp. glabratus. SCS-Standort = Standort mit geringem abiotitschen Stress; CF-Standort = Standort mit hohem abiotitschen Stress. Treatment = natürliche Vegetation entfernt und ohne künstliche Struktur; Kontrolle = natürliche Vegetation entfernt, mit künstlicher Struktur.

3.2.1. Analysis of Deviance

Die Analysis of Deviance der überlebenden und gestorbenen Individuen der drei getesteten Arten zeigte keinen signifikanten Unterschied in der Interaktion von Treatment und Standort (siehe Tabelle 2). Standort und Treatment beeinflussten das Überleben von DA signifikant, nicht jedoch die anderen beiden Arten AC und EG. Da jedoch nur sehr wenige Individuen während des Experiments gestorben sind, hat der Test eine sehr geringe Teststärke und die Ergebnisse sind kaum zuverlässig interpretierbar.

Tabelle 2: Analysis of Deviance for GLM angepasst an das Überleben der adulten Individuen der drei getesteten Arten.

	Standort			Treatment			Treatment x Standort		
		Residual			Residual			Residual	
	df	Deviance	р	df	Deviance	р	df	Deviance	р
AC	37	7,9406	0,2434	36	6,5017	0,2303	35	6,5017	1,0000
DA	37	16,5742	0,0324	36	11,4573	0,0237	35	11,4573	0,9999
EG	38	24,8490	0,2820	37	24,8490	1,0000	36	23,0114	0,1752

Anmerkung: p zeigt die Signifikanz der Prädiktoren (Standort, Treatment) und deren Interaktion (Treatment x Standort) anhand des Vergleichs der Beziehung von Null Deviance und Residual Deviance mit einer χ^2 -Verteilung mit den entsprechenden Freiheitsgraden (df). GL-Model: binomial, link: logit. AC = Achillea clavennae, DA = Dianthus alpinus, EG = Erigeron glabratus subsp. glabratus.

3.3. Wachstum

3.3.1. Analyse der erhobenen Responsevariablen

3.3.1.1. Analysis of Deviance

Die Ergebnisse der Analyse der erhobenen Wachstumsvariablen der drei getesteten Arten sind in Tabelle 3 zusammengefasst.

Für AC zeigten die Analysen entgegen den Erwartungen, dass der SCS-Standort einen signifikant negativeren Einfluss auf die Variablen Länge des längsten Blattes, Anzahl Nebenrosetten, Blattzahl Hauptrosetten und Blattzahl Nebenrosetten hatte als der CF-Standort. Das Treatment und die Interaktion von Treatment und Standort hatten keinen signifikanten Einfluss auf die erhobenen Variablen.

Am SCS-Standort bildeten die Individuen von DA signifikant mehr Nebenrosetten als am CF-Standort. Für die Responsevariable "Blattzahl Hauptrosette" war der Einfluss des Standortes entgegen den Erwartungen: Die Blattzahl an den Hauptrosetten war am CF-Standort signifikant höher. Die Präsenz der künstlichen Struktur hatte auf die Responsevariable Länge des längsten Blattes (von DA und EG) einen signifikant positiven Einfluss. Die einzige Responsevariable, deren Reaktion mit der SGH kompatibel war, war die "Länge des längsten Blattes" bei EG, wo die Präsenz der künstlichen Struktur am CF-Standort einen signifikant positiveren Effekt auf die Länge des längsten Blattes hatte als am SCS-Standort (siehe auch Abbildung 7)



Abbildung 7: Boxplot von der "Länge des längsten Blattes" von *Erigeron glabratus* subsp. *glabratus* an den zwei Standorten. Die Linie innerhalb der Boxplots zeigt den Median, das obere und untere Ende der Boxplots das erste und dritte Quartil. Die Fehlerbalken zeigen den unteren "Whisker" (kleinster dargestellter Wert > erstes Quartil - 1,5 * Interquartilsabstand) und den oberen "Whisker" (größter dargestellter Wert < drittes Quartil + 1,5 * Interquartilsabstand). Ausreißer sind als Kreise dargestellt.

3.3.1.2. Analyse der In RR-Werte

Die Ergebnisse der Analyse der In RR-Werte aller erhobenen Variablen sind für die drei Versuchsarten in Tabelle 4 dargestellt. Die getestete Null-Hypothese konnte bei AC und EG nur für eine (Länge des längsten Blattes) von fünf Variablen abgelehnt werden (AC: p=0,0429; EG: p=0,0114). Auch bei DA zeigte nur eine Variable (Blattzahl Nebenrosetten) einen statistisch signifikanten Hinweis, dass die Null-Hypothese abzulehnen ist (p=0,0376).

	Treatment				Standort		Treatment x Standort		
	AC	DA	EG	AC	DA	EG	AC	DA	EG
Länge des längstes Blattes	df=35 F=0,2217 p=0,6408	df=33 F=6,4430 p=0,0162	df=33 F=32,0181 p=2,924 ⁻⁰⁶	df=36, F=54,4095 p=1,499 ⁻⁰⁸	df=34, F=0,4124 p=0,5253	df=34 F=0,0488 p=0,8266	df=34 F=0,4771 p=0,4944	df=32 F=0,0417 p=0,8394	df=32 F=8,2131 p=0,0073
Anzahl Nebenrosetten	df=35 F=0,0281 p=0,8679	df=33 F=0,0853 p=0,7721	df=33 F=0,0792 p=0,7802	df=36 F=21,8065 p=4,585 ⁻⁰⁵	df=34 F=9,9469 p=0,0035	df=34 F=0,0010 p=0,9751	df=34 F=0,6214 P=0,4360	df=32 F=0,6442 p=0,4281	df=32 F=0,6973 p=0,4099
Blattzahl Hauptrosette	df=35 F=0,0016 p=0,9687	df=33 F=1,3326 p=0,2569	df=33 F=0,4599 p=0,5025	df=36 F=22,6993 p=3,464 ⁻⁰⁵	df=34 F=4,2430 p=0,0476	df=34 F=0,0777 p=0,7822	df=32 F=2,0719 p=0,1592	df=33 F=1,8746 p=0,1805	df=32 F=0,2577 p=0,6152
Blattzahl Nebenrosetten	df=35 F=0,0152 p=0,9025	df=33 F=1,6785 p=0,2044	df=33 F=0,0219 p=0,8833	df=36 F=27,0386 p=9,453 ⁻⁰⁶	df=34 F=1,2863 p=0,2652	df=34 F=3,018 ⁻⁰⁵ p=0,9957	df=34 F=0,1500 p=0,7010	df=32 F=1,2106 p=0,2794	df=32 F=0,1221 p=0,7291
Länge des Blühtriebes	df=35 F=1,8852 p=0,1787	df=33 F=0,5946 p=0,4463	df=33 F=0,1395 p=0,7113	df=36 F=2,3786 p=0,1323	df=34 F=0,6114 p=0,4400	df=34 F=1,4281 p=0,2409	df=34 F=1,8836 p=0,1789	df=32 F=3,3569 p=0,0763	df=32 F=0,1180 p=0,7335

Tabelle 3: Analysis of Deviance for GLM angepasst an die gemessenen Wachstumsvariablen der drei getesteten Arten.

Anmerkungen: F ist der Wert der F-Statistik mit den entsprechenden Freiheitsgraden (df) und p zeigt die Signifikanz der Prädiktoren (Standort, Treatment) und deren Interaktion (Treatment x Standort). GL-Model: gaussian, link: identity. AC = Achillea clavennae, DA = Dianthus alpinus, EG = Erigeron glabratus subsp. glabratus.

	AC				DA			EG		
	df	t- oder W-Wert	p-Wert	df	t- oder W-Wert	p-Wert	df	t- bzw. W-Wert	p-Wert	
End-Trockengewicht		44	0,3981	13,823	1,0636	0,1529	14,992	0,1719	0,4329	
Länge des längstes Blattes	15,837	1,8319	0,0429	8,035	0,1523	0,5587	12,476	2,5958	0,0114	
Blattzahl Hauptrosette	12,989	0,5806	0,7143	13,993	-0,8527	0,7959		31,5	0,686	
Blattzahl Nebenrosetten		34	0,2679		40	0,0376			DIV/0	
Anzahl Nebenrosetten	6,857	1,4261	0,0989		32	0,2198			DIV/0	
Länge des Blühtriebes			DIV/0			DIV/0			DIV/0	

Tabelle 4: Analyse der In RR-Werte mittels Welch t-Test bzw. Wilcoxon-Rangsummentest.

Anmerkungen: Null-Hypothese = Mittelwert (Welch t-Test) bzw. Median (Wilcoxon-Rangsummentest) von CF-Standort ist kleiner oder gleich dem Mittelwert bzw. Median vom SCS-Standort. Werte des Wilcoxon-Rangsummentests sind kursiv, jene des Welch t-Tests normal dargestellt. AC = Achillea clavennae, DA = Dianthus alpinus, EG = Erigeron glabratus subsp. glabratus. DIV/0 = Berechnung nicht möglich aufgrund von 0-Werten.

3.3.2. Analyse der errechneten Responsevariablen

3.3.2.1. Trockengewichtszuwachs

Regressionsanalyse der linearen Modelle

Für die jeweiligen linearen Modelle, welche das erhobene End-TG und die erhobenen Variablenwerte am Ende in Beziehung setzen sollten (siehe Tabelle 5), zeigten die Regressionsanalysen für *D. alpinus* und *E. glabratus subsp. glabratus* einen hohen Wert des Bestimmtheitsmaßes (Korrigiertes R²) und für *A. clavennae* einen zufrieden stellenden Wert. Die Signifikanz (p) der errechneten Prüfgröße (F) für die Güte des Gesamtmodells war für alle drei Arten < 0,05 (siehe Tabelle 6). Die linearen Modelle waren deshalb geeignet, anhand der erhobenen End-Variablenwerte das jeweilige End-TG, in guter Näherung zu errechnen.

Tabelle 5: Modelle zur Beschreibung des linearen Zusammenhangs zwischen dem End-Trockengewicht und den Wachstumsvariablen.

	Lineare Modell
AC	Trockengewicht ~ Länge des längstes Blattes + Anzahl Nebenrosetten + Blattzahl Nebenrosetten + Anzahl Blüten
DA	sqrt(Trockengewicht) ~ Länge des längstes Blattes + Länge des Blühtriebes + Blattzahl
EG	sqrt(Trockengewicht) ~ Länge des längstes Blattes + Blattzahl Nebenrosetten + Blätter Hauptrosette + Länge des Blühtriebes

Anmerkungen: Die Modelle sind in der Syntax des verwendeten Computerprogramms (R) dargestellt. AC = Achillea clavennae, DA = Dianthus alpinus, EG = Erigeron glabratus subsp. glabratus. sqrt = Quadratwurzel.

Tabelle 6: Regressionsanalyse des erhobene Endtrockengewichts und der am Ende des Experiments erhobenen Variablenwerte.

Regressionsanalyse	AC	DA	EG
df	33	32	31
Korrigiertes R ²	0,5317	0,8659	0,8874
F	11,5	76,31	69,96
P(F)	5,884 ⁻⁰⁶	1,138 ⁻¹⁴	4,538 ⁻¹⁵

Anmerkungen: F ist der Wert der F-Statistik mit den dazugehörigen Freiheitsgraden (df) und P(F) ist der p-Wert des Regressionskoeffizienten. Das korrigierte R^2 (= adjusted R^2) zeigt die Anpassungsgüte der linearen Modelle. AC = Achillea clavennae, DA = Dianthus alpinus, EG = Erigeron glabratus subsp. glabratus.

Korrelationsanalyse zwischen errechnetem und gemessenem End-TG Die Korrelationsanalyse zwischen dem anhand der linearen Modelle errechneten End-TG und dem tatsächlich gemessenen End-TG ergab für alle Arten einen hohen signifikanten Zusammenhang (siehe Tabelle 7). Die linearen Modelle wurden daher verwendet, um das Anfangs-TG anhand der Anfangswerte der erhobenen Variablen zu errechnen und die Differenz aus dem End- und Anfangs-TG als Responsevariable zu verwenden.

Korrelationsanalyse	AC	DA	EG	
df	36	34	34	
t	7,0844	16,8105	22,1653	
r	0,7631	0,9448	0,9671	
q	2,545 ⁻⁰⁸	< 2,2 ⁻¹⁶	< 2,2 ⁻¹⁶	

Tabelle 7: Korrelationsanalyse zwischen dem errechneten Endtrockengewicht und dem tatsächlich gemessenen Endtrockengewicht.

Anmerkungen: r zeigt den Pearson Korrelationskoeffizienten (und damit den Grad des linearen Zusammenhangs zwischen dem errechneten und tatsächlich gemessenen Endtrockengewicht). t ist der Wert der t-Statistik mit den dazugehörigen Freiheitsgraden (df) und p zeigt die statistische Signifikanz der Korrelation. AC = Achillea clavennae, DA = Dianthus alpinus, EG = Erigeron glabratus subsp. glabratus.

Analysis of Deviance

Der Trockengewichtszuwachs der Versuchspflanzen – gemessen als das erhobene TG am Ende minus dem errechneten TG am Anfang – war durch die Präsenz der künstlichen Nachbarschaft nicht signifikant beeinflusst (siehe Tabelle 8). Der Standort tendierte dazu, den Trockengewichtszuwachs in der erwarteten Art und Weise zu beeinflussen; der Trockengewichtszuwachs war also am SCS-Standort höher als am CF-Standort. Entgegen den Voraussagen der SGH zeigte die Analyse des Trockengewichtszuwachses jedoch bei keiner Art einen signifikanten Unterschied in der Interaktion zwischen Treatment und Standort (siehe auch Abbildungen 8 - 10).

		Treatment			Stando	ort	Tre	Treatment x Standort			
	df	F	р	df	F	р	df	F	р		
AC	36	0,0152	0,9026	35	5,8513	0,0211	34	0,6357	0,4308		
DA	34	0,7853	0,3821	33	2,1768	0,1499	32	0,1335	0,7172		
EG	34	2,6997	0,1102	33	2,9615	0,0949	32	0,0620	0,8049		

Tabelle 8: Analysis of Deviance for GLM angepasst an den Trockengewichtszuwachs der drei getesteten Arten.

Anmerkungen: F ist der Wert der F-Statistik mit den entsprechenden Freiheitsgraden (df) und p zeigt die Signifikanz der Prädiktoren (Treatment, Standort) und deren Interaktion (Treatment x Standort). GL-Model: gaussian, link: identity. AC = Achillea clavennae, DA = Dianthus alpinus, EG = Erigeron glabratus subsp. glabratus.



Abbildung 8: Boxplots des Trockengewichtszuwachses von Achillea clavennae an den zwei Standorten (CF = hoher Stress, SCS = geringer Stress) und für Individuen ohne Nachbarn und ohne künstliche Struktur und für Individuen ohne Nachbarn und mit künstlicher Struktur. Die Linie innerhalb der Boxplots zeigt den Median, das obere und untere Ende der Boxplots das erste und dritte Quartil. Die Fehlerbalken zeigen den unteren "Whisker" (kleinster dargestellter Wert > erstes Quartil - 1,5 * Interquartilsabstand) und den oberen "Whisker" (größter dargestellter Wert < drittes Quartil + 1,5 * Interquartilsabstand).



Abbildung 9: Boxplots des Trockengewichtszuwachses von *Dianthus alpinus* an den zwei Standorten (CF = hoher Stress, SCS = geringer Stress) und für Individuen ohne Nachbarn und ohne künstliche Struktur und für Individuen ohne Nachbarn und mit künstlicher Struktur. Die Linie innerhalb der Boxplots zeigt den Median, das obere und untere Ende der Boxplots das erste und dritte Quartil. Die Fehlerbalken zeigen den unteren "Whisker" (kleinster dargestellter Wert > erstes Quartil - 1,5 * Interquartilsabstand) und den oberen "Whisker" (größter dargestellter Wert < drittes Quartil + 1,5 * Interquartilsabstand).



Abbildung 10: Boxplots des Trockengewichtszuwachses von *Erigeron glabratus* subsp. *glabratus* an den zwei Standorten (CF = hoher Stress, SCS = geringer Stress) und für Individuen ohne Nachbarn und ohne künstliche Struktur und für Individuen ohne Nachbarn und mit künstlicher Struktur. Die Linie innerhalb der Boxplots zeigt den Median, das obere und untere Ende der Boxplots das erste und dritte Quartil. Die Fehlerbalken zeigen den unteren "Whisker" (kleinster dargestellter Wert > erstes Quartil - 1,5 * Interquartilsabstand) und den oberen "Whisker" (größter dargestellter Wert < drittes Quartil + 1,5 * Interquartilsabstand).

3.3.2.2. HKA-Differenz erhobener Wachstumsvariablen

Korrelationsanalyse

Die Korrelationsanalyse der HKA-Werte der 1. Hauptachse, welche die Werte aller erhobenen Responsevariablen (außer "Anzahl Blüten") zusammenfasste, mit dem End-TG zeigte für EG eine große (r = 0,9230, t = 13,9866, df = 34, p-Wert = $1,110^{-15}$) und für AC (r = 0,6450, t = 5,0639, df = 36, p-Wert = $1,236^{-05}$) und DA (r = 0,5804, t = 4,1563, df = 34, p-Wert = 0,0002) eine zufriedenstellende positive Korrelation. Deshalb wurden die Werte, die sich aus den Differenzen der End- und Anfangswerte der 1. Hauptachse der HKA ergaben, als weitere Responsevariable für das Wachstum verwendet.

Analysis of Deviance

Die Analyse der Differenzen aus den HKA-Werten mittels Analysis of Deviance for GLM ergab, wie Tabelle 9 zeigt, für die Interaktion zwischen Treatment und Standort keine signifikanten Unterschiede.

Tabelle 9: Analysis of Deviance for GLM angepasst an die Differenzen der End- und Anfangswerte der 1. Hauptachse der Hauptkomponentenanalyse der erhobenen Responsevariablen

	Treatment				Stando	ort	Tre	Treatment x Standort			
	df	F	р	df	F	р	df	F	р		
AC	36	4,5500	0,0402	35	4,5412	0,0404	34	3,2275	0,0813		
DA	34	0,7730	0,3859	33	4,9189	0,0338	32	3,7749	0,0609		
EG	34	4,1308	0,0505	33	0,3932	0,5351	32	0,0148	0,9039		

Anmerkungen: F ist der Wert der F-Statistik mit den entsprechenden Freiheitsgraden (df) und p zeigt die Signifikanz der Prädiktoren (Treatment, Standort) und deren Interaktion (Treatment x Standort).GL-Model: gaussian, link: identity. AC = Achillea clavennae, DA = Dianthus alpinus, EG = Erigeron glabratus subsp. glabratus.

3.4. Keimung/Regeneration

3.4.1. Analysis of Deviance

An beiden Standorten war der Keimerfolg der drei getesteten Arten signifikant höher, wenn die Samenflächen von der künstlichen Struktur umgeben waren (siehe Tabelle 10, Abbildungen 11 - 13). Etwas unerwartet war die Anzahl der Keimlinge am Standort mit dem hohen abiotischen Stress (= CF-Standort) für alle drei Arten signifikant höher als am Standort mit dem geringen abiotischen Stress (= SCS-Standort). Für zwei der drei Arten (*D. alpinus* und *E. glabratus* subsp. *glabratus*) war der positive Einfluss der künstlichen Struktur auf den Keimerfolg am SCS-Standort signifikant höher als am CF-Standort (DA: p = 0,018; EG: $p = 6,087^{-05}$) und damit entgegen den Erwartungen laut SGH.

	A	2	DA	4	EG		
	Residual Deviance	р	Residual Deviance	р	Residual Deviance	р	
Treatment	56,222	7,234 ⁻¹¹	38,404	3,813 ⁻⁰⁸	87,561	7,847 ⁻⁰⁷	
Standort	98,676	3,540 ⁻⁰⁹	68,647	2,203 ⁻⁰⁸	111,957	5,612 ⁻⁰⁶	
Treatment x Standort	55,626	0,440	32,818	0,018	71,486	6,087 ⁻⁰⁵	

Tabelle 10: Analysis of Deviance for GLM angepasst an den Keimerfolg der drei getesteten Arten

Anmerkungen: p zeigt die Signifikanz der Prädiktoren (Standort, Treatment) und deren Interaktion (Treatment x Standort) anhand des Vergleichs der Beziehung von Null Deviance und Residual Deviance mit einer χ^2 -Verteilung. GL-Model: poisson, link: log. df: Standort 18, Treatment 17, Treatment x Standort 16. AC = Achillea clavennae, DA = Dianthus alpinus, EG = Erigeron glabratus subsp. glabratus.



Abbildung 11: Boxplots der lebenden Keimlinge von *Achillea clavennae* an den zwei Standorten (CF = hoher Stress, SCS = geringer Stress) und für Keimlinge ohne Nachbarn und ohne künstliche Struktur und für Keimlinge ohne Nachbarn und mit künstlicher Struktur. Die Linie innerhalb der Boxplots zeigt den Median, das obere und untere Ende der Boxplots das erste und dritte Quartil. Die Fehlerbalken zeigen den unteren "Whisker" (kleinster dargestellter Wert > erstes Quartil - 1,5 * Interquartilsabstand) und den oberen "Whisker" (größter dargestellter Wert < drittes Quartil + 1,5 * Interquartilsabstand).



Abbildung 12: Boxplots der lebenden Keimlinge von *Dianthus alpinus* an den zwei Standorten (CF = hoher Stress, SCS = geringer Stress) und für Keimlinge ohne Nachbarn und ohne künstliche Struktur und für Keimlinge ohne Nachbarn und mit künstlicher Struktur. Die Linie innerhalb der Boxplots zeigt den Median, das obere und untere Ende der Boxplots das erste und dritte Quartil. Die Fehlerbalken zeigen den unteren "Whisker" (kleinster dargestellter Wert > erstes Quartil - 1,5 * Interquartilsabstand) und den oberen "Whisker" (größter dargestellter Wert < drittes Quartil + 1,5 * Interquartilsabstand).



Abbildung 13: Boxplots der lebenden Keimlinge von *Erigeron glabratus* subsp. *glabratus* an den zwei Standorten (CF = hoher Stress, SCS = geringer Stress) und für Keimlinge ohne Nachbarn und ohne künstliche Struktur und für Keimlinge ohne Nachbarn und mit künstlicher Struktur. Die Linie innerhalb der Boxplots zeigt den Median, das obere und untere Ende der Boxplots das erste und dritte Quartil. Die Fehlerbalken zeigen den unteren "Whisker" (kleinster dargestellter Wert > erstes Quartil - 1,5 * Interquartilsabstand) und den oberen "Whisker" (größter dargestellter Wert < drittes Quartil + 1,5 * Interquartilsabstand).

3.4.2. Analyse der In RR-Werte

Die berechneten In RR-Werte von der Anzahl der lebenden Keimlinge am Ende des Experiments zeigten, in der laut SGH angenommenen Art und Weise, keinen signifikant unterschiedlichen Einfluss der Präsenz der künstlichen Struktur auf den Keimerfolg an den beiden Standorten (AC: t = 0,3085, df = 5,711, p-Wert = 0,3843; DA: t = -1,4697, df = 6,321, p-Wert = 0,9052; EG: t = -2,0275, df = 7,213, p-Wert = 0,9595).

4. Diskussion und Conclusio

Insgesamt zeigen die Ergebnisse des vorliegenden Experiments keine Trends, welche die Vorhersagen der SGH unterstützen würden. Nur in einem von 24 Fällen (8 Reaktionsvariablen x 3 Ziel-Arten) waren die Ergebnisse im Einklang mit den Erwartungen der SGH ("Länge des längsten Blattes" für die EG). Zusätzlich waren die Keimungsraten für zwei der drei untersuchten Arten, auf den ersten Blick, sogar entgegengesetzt zu den Erwartungen der SGH.

Kritik (und Einschränkungen) an der allgemeinen Gültigkeit der SGH wurden bereits in anderen Studien geäußert (zB Olofsson et al., 1999; Maestre & Cortina, 2004; Maestre et al., 2005) und es konnten mehrere Faktoren identifiziert werde, welche das Ergebnis von solchen Experimenten entscheidend beeinflussen können (siehe Goldberg et al., 1999; Brooker et al., 2008). In diesem Experiment wurde besonderer Wert darauf gelegt, etliche dieser Faktoren zu berücksichtigt.

Mehrere Studien haben belegt, dass die Wahl der Reaktionsvariable (DeSteven, 1991; Goldberg et al., 1999; Howard & Goldberg, 2001) und des beobachteten Lebensstadiums (zB Holzapfel & Mahall, 1999; Kitzberger et al., 2000; Miriti, 2006; Schiffers & Tielbörger, 2006) maßgeblichen Einfluss auf das Ergebnis (ob nun negative oder positive Interaktionen vorherrschen) von Experimenten haben können. Um diesen Schwachpunkt zu vermeiden, wurden in der vorliegenden Studie acht verschiedene Reaktionsvariablen erhoben und analysiert. Von den gewählten Variablen wurde der Keimerfolg verwendet, um die Phase der Regeneration zu untersuchen und die anderen sieben Variablen dienten zur Untersuchung der erwachsenen Lebensphase der drei getesteten Arten. Die Verwendung des Parameters Trockengewichtszuwachs ermöglichte es auch die ursprüngliche Biomasse zu berücksichtigen, deren Nichtbeachtung die Wahrscheinlichkeit der Entdeckung von Einflüssen reduzieren kann (Kikvidze et al., 2006). Die direkte Bestimmung der ursprünglichen Biomasse der Versuchspflanzen ist meist schwierig oder unmöglich, wenn zB (wie in unserem Experiment) Trockenmasse als Maß verwendet wird. Ich habe versucht dieses Problem zu lösen, indem ich ein Modell entwickelte, welches auf Grundlage der erhobenen Wachstumsvariablen (Länge des längsten Blattes, ...) die Berechnung der ursprünglichen Trockenmasse mit guter Näherung ermöglichte. Zusätzlich habe ich fünf morphologische Variablen zur Beschreibung des Größenwachstums der erwachsenen Pflanzen verwendet. Die Verwendung von erwachsenen Pflanzen sowie Samen/Keimlingen ermöglichte es die Ergebnisse unseres Experiments auf die erwachsene Lebensphase und Regeneration auszuweiten und zu konkretisieren. Wie bereits eingangs erwähnt, waren die Ergebnisse der erhobenen Parameter recht einheitlich und zeigten keine Unterstützung für die SGH.

Als weiteren Einflussfaktor für Experimente entlang von Produktivitätsgradienten haben Goldberg & Barton (1992) das Problem der unterschiedlichen Biomasse von Nachbarn erwähnt, was dazu führt, dass durch die Beseitigung von Nachbarn am Standort mit der hohen Produktivität tendenziell größere Auswirkungen und damit auch höhere Konkurrenzintensität zu finden sind als am Standort mit geringer Produktivität. Dieser Punkt wurde aber bis jetzt in Studien zur SGH kaum berücksichtigt. Durch die Verwendung von künstlichen Strukturen anstatt der natürlichen Nachbarn wurden die Nachbareigenschaften (und damit auch die Biomasse der Nachbarn) entlang des Gradienten konstant gehalten. Der Einsatz der künstlichen Strukturen hätte die Umweltbedingungen für die getesteten Individuen am CF-Standort viel stärker verbessern sollen als die natürlichen Nachbarn, die nur einen flachen Rasen ausbilden. Die negativen oberirdische Einflüsse dieses nur wenige Zentimeter hohen Rasens sind zwar geringer als jene der künstlichen Struktur, die natürlichen Nachbarn bieten aber auch einen wesentlich geringeren Schutz vor Stressfaktoren wie Wind und Abrieb durch Eiskristalle. Trotzdem war der Netto-Einfluss am CF-Standort nicht signifikant positiver oder weniger negativ als am SCS-Standort. Die Resultate dieser Studien verdeutlichen, dass die Identität der Nachbarn eine wichtige Rolle bei Nachbar-Entfernungs-Experimenten spielt. Die in vielen anderen Studien gefundene Dominanz der positiven Interaktionen an Niedrig-Stress-Standorten liegt möglicherweise daran, dass sich die negativen Einflüsse des standortsspezifischen Artenpools stärker unterschieden als positiven ihre Potentiale.

27

Ein Faktor, der Veränderungen des Netto-Interaktions-Ergebnisses verschleiern kann, ist eine unzureichende Gradientenlänge (zB Lortie & Callaway 2006). In diesem Experiment wurden die Standorte so gewählt, dass der Stressgradient vom Verbreitungszentrum der untersuchten Arten (SCS-Standort) bis an deren Rand der Verbreitung (CF-Standort) reichte. Dies sollte eine ausreichende Gradientenlänge garantieren. Zusätzlich gibt es Überlegungen, wonach sich begünstigende Interaktionen gerade in solchen Habitaten am Rande der realisierten Nische am deutlichsten zeigen, da sie eine Ausweitung der realisierten Nische über die fundamentale Nische hinaus ermöglichen (Bruno, 2003; Michalet et al., 2006). In der vorliegenden Studie konnten jedoch keine Ergebnisse gefunden werden, welche diese Annahmen unterstützen. Dies deutet darauf hin, dass positive Interaktionen doch ein geringeres Potential als angenommen haben, um die Verbreitung von Arten über ihre ökologische Nische hinaus auszudehnen.

Neben diesen Störfaktoren gibt es noch weitere Probleme, welche die Interpretation von Nachbar-Entfernungs-Experimenten erschweren (vgl. Brooker 2008). Eines dieser Probleme, welches für das vorliegende Experiment von besonderer Bedeutung sein könnte, ist die relativ kurze Laufzeit von nur zwei Vegetationsperioden, obgleich dieser Einwand auch für die Mehrheit der Studien gilt, welche die SGH unterstützen (Goldberg et al., 1999). Bei mehrjährigen Pflanzen, wie allen in unserem Experiment verwendeten Arten, besteht die Möglichkeit, dass die in den Wurzeln der Individuen gespeicherten Ressourcen Einschränkungen und Schäden durch höheren Stress über kurze Zeitperioden ausgleichen können (Canadell & López-Soria, 1998; Hochwender et al., 2000; Fang et al. 2008). Längere Laufzeiten wären deshalb vielleicht notwendig um solche kompensatorische Effekte auszuschließen,

Zusätzlich war der Winter während des Experiments, verglichen mit den langjährigen klimatischen Mittelwerten außergewöhnlich mild. Am CF-Standort fielen die Temperaturen in der obersten Bodenschicht nur für wenige Tage unter -5 °C (siehe Abbildung 1). Die Bedeutung des durch tiefe Temperaturen verursachten Stresses war deswegen während des Experiments möglicherweise ungewöhnlich gering. Die Schneedecke am SCS-Standort, welche Temperaturen unter 0 °C in der obersten Bodenschicht verhinderte, war deshalb für diesen Stressfaktor von geringerer Bedeutung. Der Stressgradient zwischen den beiden Standorten war dennoch

28

vorhanden, weil andere Stressfaktoren wie starker Wind und Schnee-Eis Abrieb am CF-Standort viel stärker ausgeprägt waren als am schneebedeckten SCS-Standort.

Obwohl große Achtsamkeit beim Entwurf des Studiendesigns an den Tag gelegt wurde, kann nicht ausgeschlossen werden, dass während des Experiments interagierende Stressoren als Störfaktor auftraten (vgl. Kawai & Tokeshi, 2007; James et al., 2005; Fynn et al., 2005). Vermutlich haben solche Interaktionen zwischen Stressoren auch das Ergebnis des Keimexperiments beeinflusst. Bezüglich der Regeneration durch Samen könnte Schneeschutz im Winter des ersten Jahres ein wenig effektiver Stressgradient gewesen sein. Viele Samen von alpinen Pflanzen haben eine obligatorische Dormanz und benötigen Einflüsse wie tiefen Frost, um die Keimruhe zu brechen (vgl. Amen, 1966; Kaye, 1997; Shimono & Kudo, 2005). Daher ist wahrscheinlich ein erheblicher Anteil der gesäten Samen nicht vor dem Beginn der zweiten Vegetationsperiode gekeimt. Für die Keimlinge, welche erst in der zweiten Vegetationsperiode keimten, waren die Standortbedingungen während anschließenden Sommers wahrscheinlich viel entscheidender als der des Schneeschutz im ersten Winter. Unter den Standortbedingungen könnte ein Unterschied in der Sonneneinstrahlung eine wichtige Rolle gespielt haben. Es ist bekannt, dass hohe Sonneneinstrahlung die obersten Schichten humusreicher und dunkler alpiner Böden erheblich erhitzen und austrocknen kann (zB Körner, 1999; Isard 1986). Die in unserem Experiment verwendeten künstlichen Strukturen bewirken eine Reduzierung der Sonneneinstrahlung und damit auch eine Verbesserung der Wasserverfügbarkeit während des Sommers. Für die flach wurzelnden Keimlinge kann die Verfügbarkeit von Wasser auch im feuchten Klima Nordost-Alpen einen wichtigen Stressor darstellen und dadurch den der angenommenen Stressgradienten im Sommer umgekehrt haben. Diese Verbesserung der Standortbedingungen war am Südost exponierten SCS-Standort eventuell wirksamer als am Nordwest exponierten CF-Standort. Dies würde erklären, warum zwei der drei Versuchsarten am SCS-Standort signifikant positiver auf die Anwesenheit von Nachbarn reagierten als am CF-Standort. Wenn diese Interpretationen richtig sind, lässt sich daraus schließen, dass unsere Ergebnisse mit den Aussagen der SGH übereinstimmen und sie zeigen auch deutlich, dass für die verschiedenen Lebensphasen einer Pflanze am selben Ort unterschiedliche Stressgradienten wirksam werden können (vgl. Kitzberger et al., 2000).

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass in dieser Studie etliche Schwachpunkte von Neighbour-Removal-Experimenten (Goldberg, 1999; Brooker et. al., 2008) behoben wurden. Es hat sich jedoch gezeigt, dass die Berücksichtigung sämtlicher Stör- oder Einflussfaktoren eine große Herausforderung ist. Trotz aller Vorkehrungen im Studiendesign fällt es schwer, anhand der im Experiment ermittelten Ergebnisse, die allgemeine Gültigkeit der SGH zu unterstützen. Es konnten deutliche Hinweise gefunden werden, dass verschiedene Lebensphasen einer Art am selben Standort unterschiedlich auf das Entfernen von Nachbarn reagieren. Vor allem jedoch haben die Ergebnisse unseres Experiments gezeigt, dass die sich ändernde Identität der Nachbarn - ein bis jetzt noch kaum beachteter Faktor in SGH-Studien - eine wichtige Rolle bei möglichen Verschiebungen der Bilanz von positiven und negativen Interaktionen entlang von Stressgradienten spielen kann. Dies legt nahe, die theoretische Interpretation solcher Verschiebungen dahingehend zu verändern, dass der Einfluss von Stressfaktoren weniger direkt, sondern eher indirekt über die Selektion verschiedener Artenpools erfolgt.

5. Literaturverzeichnis

- Alpert, P. & Mooney, H.A. 1986. Resource sharing among ramets in the clonal herb, *Fragaria chiloensis*. Oecologia, 70: 227-233.
- Amen, R.D. 1966. Extent and role of seed dormancy in alpine plants. Quarterly Review of Biology, 41: 271-281.
- Bertness, M.D. & Shumway, S.W. 1993. Competition and facilitation in marsh plants. American Naturalist, 142:718-724.
- Bertness, M.D. & Callaway, R.M. 1994. Positive interactions in communities. Trends in Ecology and Evolution, 9:191-193.
- Braun-Blanquet, J. & Jenny, J. 1926. Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden. Gesellschaft, Zürich, 63: 183-349.
- Brooker, R., Kikvidze, Z., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., Choler, P., Lortie, C.J. & Michalet, R. 2005. The importance of importance. Oikos, 109: 63-70.
- Brooker, R.W., Maestre F.T., Callaway, R.M., Lortie, C., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielborger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. Journal of Ecology, 96: 18-34.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. Trends in Ecology and Evolution, 18: 119-125.
- Callaway, R.M. & Pennings, S.C. 2000. Facilitation may buffer competitive effects: indirect and diffuse interactions among salt marsh plants. American Naturalist, 156:416-424.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortiek, 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.
- Callaway, R.M., Kikodze, D., Chiboshvili, M. & Khetsuriani, L. 2005. Unpalatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. Ecology, 86:1856-1862.
- Canadell, J. & López-Soria, L. 1998. Lignotuber reserves support regrowth following clipping of two Mediterranean shrubs. Functional Ecology, 12: 31-38.
- Carlsson, B.A. & Callaghan, T.V. 1991. Positive plant interactions in tundra vegetation and the importance of shelter. Journal of Ecology, 79: 973-983.
- Chapin, F.S., Walker, L.R., Fastie, C.L. & Sharman, L.C. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. Ecological Monographs, 64:149-175.
- Choler, P., Michalet, R. & Callaway, R.M. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. Ecology, 82: 3295-3308.
- Clements, F.E. 1916. Plant Succession: an Analysis of the Development of Vegetation. Publication 242, Carnegie Institute Washington. Washington DC. 512 pp.

- De Steven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: Seedling survival and growth. Ecology, 72: 1076-1088.
- Dirnböck, T. & Greimler, J. 1996. Die subalpine und alpine Vegetation des Rax-Plateaus. Erläuterung zur Vegetationskarte der Rax. Bericht, im Auftrag der Stadt Wien, Magistratsabteilung 31, Wien.
- Dirnböck, T. & Greimler, J. 1997. Subalpin-alpine Vegetationskartierung der Raxalpe, nordöstliche Kalkalpen, Vegetationskarte 1:12500. Linzer biologische Beiträge. 29: 299-339 und 623-640.
- Dirnböck, T., Dullinger, S., Gottfried, M. & Grabherr, G. 1999. Die Vegetation des Hochschwab (Steiermark) – Alpine und Subalpine Stufe. Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereins der Steiermark, 129: 111-251.
- Fang, X.W., Li, J.H., Xiong, Y.C., Xu, D.H., Fan, X.W. & Li, F.M. 2008. Responses of *Caragana korshinskii* Kom. to shoot removal: mechanisms underlying regrowth. Ecological Research, 23: 863-871.
- Fischer, M.A., Adler, W. & Oswald, K. 2005. Exkursionsflora für Österreich, Lichtenstein und Südtirol. 2. verbesserte und erweiterte Aufl. Land Oberösterreich, Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen, Linz. 1380 pp.
- Freestone, A.L. 2006. Facilitation drives local abundance and regional distribution of a rare plant in a harsh environment. Ecology, 87: 2728-2735.
- Fynn, R.W.S., Morris, C.D. & Kirkman, K.P. 2005. Plant strategies and trait tradeoffs influence trends in competitive ability along gradients of soil fertility and disturbance. Journal of Ecology, 93: 384-394.
- Gleason, H.A. 1926. The Individualistic Concept of the Plant Association. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 53: 7-26.
- Goldberg D.E., Rajaniemi T., Gurevitch J. & Stewart-Oaten A. 1999. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: Competition and facilitation along productivity gradients. Ecology, 80: 1118-1131.
- Goldberg, D.E. & Barton, A.M. 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities a review of field experiments with plants. American Naturalist, 139: 771-801.
- Grabherr G. & Mucina L. 1993. Die Pflanzengesellschaften Österreichs, Teil 2: Natürliche waldfreie Vegetation. Gustav Fischer Verlag, Jena. 523 pp.
- 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.
- Gurevitch, J., Morrow, L.L., Wallace, A. & Walsh, J.S. 1992. A meta-analysis of competition in field experiments. American Naturalist, 140: 539-572.
- Hegi, G. 1918. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band VI, 1. Hälfte. J. F. Lehmanns, München, 442- 443.
- Hegi, G. 1929. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band VI, 2. Hälfte. J. F. Lehmanns Verlag, München, 559-561.
- Hegi, G. 1979. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band III, 2. Teil. Paul Parey, Berlin und Hamburg, 1003-1004.

- Holzapfel, C. & Mahall, B.E. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. Ecology, 80: 1747-1761.
- Holzapfel, C., Tielbörger, K., Parag, H.A., Kigel, J. & Sternberg, M. 2006. Annual plant-shrub interactions along an aridity gradient. Basic and Applied Ecology, 7: 268-279.
- Howard, T.G. & Goldberg, D.E. 2001. Competitive response hierarchies for germination, growth and survival and their influences on abundance. Ecology, 82: 979-990.
- Hunter, A.F. & Aarssen, L.W. 1988. Plants helping plants. BioScience, 38: 34-40.
- Isard, S.A. 1986. Factors influencing soil moisture and plant community distribution on Niwot Ridge, Front Range, Colorado, U.S.A. Arctic and Alpine Research, 18: 83-96.
- James, J.J., Tiller, R.L. & Richards J.H. 2005. Multiple resources limit plant growth and function in a saline-alkaline desert community. Journal of Ecology, 93: 113-126.
- Kawai, T. & Tokeshi, M. 2007. Testing the facilitation-competition paradigm under the stress-gradient hypothesis: decoupling multiple stress factors. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 274: 2503-2508.
- Kaye, T.N. 1997. Seed dormancy in high elevation plants: Implications for ecology and restoration. Conservation and Management of Native Plants and Fungi. Native Plant, pp. 115-120.
- Kikvidze, Z., Armas, C. & Pugnaire, F.I. 2006. The effect of initial biomass in manipulative experiments on plants. Functional Ecology, 20: 1-3.
- Kikvidze, Z., Khetsuriani, L., Kikodze, D. & Callaway, R.M. 2001. Facilitation and interference in subalpine meadows of the central Caucasus. Journal of Vegetation Science, 12: 833-838.
- Kitzberger, T., Steinaker, D.F. & Veblen, T.T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. Ecology, 81: 1914-1924.
- Körner, C. 1999. Alpine plants: stressed or adapted? In: Press, M.C., Scholes, J.D. & Barker, M.G. (eds), Physiological plant ecology. Blackwell Scientific Publications, pp. 297-311.
- Körner, C. 2003. Limitation and stress always or never? Journal of Vegetation Science, 14: 141-143.
- Liancourt, P., Callaway, R.M. & Michalet, R. 2005. Stress tolerance and competitive response ability determine the outcome of biotic interactions. Ecology, 86: 1611-1618.
- Lortie C.J. & R.M. Callaway. 2006. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. Journal of Ecology, 94: 7-16.
- Maestre, F.T., Cortina, J. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? - A test from a semi-arid steppe. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences, 271: S331-S333.

- Maestre, F.T., Valladares, F., Reynolds, J.F. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. Journal of Ecology, 93: 748-757.
- Maestre, F.T., Valladares, F. & Reynolds, J.F. 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: Further insights from arid environments. Journal of Ecology, 94: 17-22.
- Mandl G.W., Moser M. & Pavlik W. 1994. Erstellung moderner geologischer Karten als Grundlage für karsthydrologische Spezialuntersuchungen im Einzugsbereich der Wiener Hochquellenleitungen zwischen Hochschwab und Schneeberg. Unpublished Report Geologische Bundesanstalt Wien.
- Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., Valiente-Banuet, A. & Callaway, R.M. 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? Ecology Letters, 9:767-773.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of the ecosystem development. Science, 164: 262-270.
- Olofsson, J., Moen, J., Oksanen, L. 1999. On the balance between positive and negative plant interactions in harsh environments. OIKOS, 86: 539-543.
- Pavuza W., Fink M.H. & Stumer G. 1993. Karstverbreitungs- und Karstgefährdungskarte Scheeberg-Rax. Unpublished Endbericht der Karst- und Höhlenkundlichen Abteilung des Naturhistorischen Museums Wien.
- Pennings, S.C. & Callaway, R.M. 2000. The advantages of clonal integration under different ecological conditions: a community-wide test. Ecology, 81: 709-716.
- R Development Core Team. 2007. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.
- Rübel, E. 1912. Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. W. Engelmann, Leipzig. 615 pp.
- Schiffers, K. & Tielbörger, K. 2006. Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. Journal of Ecology, 94: 336-341.
- Shimono, Y., Kudo, G. 2005. Comparisons of germination traits of alpine plants between fellfield and snowbed habitats. Ecological Research, 20: 189-197.
- Tansley, A.G. 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. Ecology, 16: 284-307.
- Travis, J.M.J., Brooker, R.W. & Dytham, C. 2005. The interplay of positive and negative interactions across an environmental gradient: insights from an individual-based simulation model. Biology Letters, 1: 5-8.
- Walter, H. & Lieth H. 1960. Klimadiagramm-Weltatlas. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Whittaker, R.H. 1953. A Consideration of Climax Theory: the Climax as a population and pattern. Ecological Monographs, 23: 41-78.

6. Bildquellen

Abbildung 3: Aufnahmen a) und b) von Benutzer Tigerente, aus der freien Enzyklopädie Wikipedia. GNU-Lizenz für freie Dokumentation: http://www.gnu.org/copyleft/fdl.html.

7. Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Lage des Arbeitsgebietes (Rax)4
Abbildung 2: Temperaturen der obersten Bodenschicht während des Experiments (10/2006 – 06/2007)
Abbildung 3: Die drei Versuchsarten7
Abbildung 4: Schematische Anordnung der Plots an den beiden Standorten8
Abbildung 5: Künstliche Struktur als standardisierter Ersatz für die natürlichen pflanzlichen Nachbarn
Abbildung 6: Verteilung der toten und lebenden Individuen am Ende des Experiments
Abbildung 7: Boxplot von der "Länge des längsten Blattes" von <i>Erigeron glabratus</i> subsp. <i>glabratus</i> an den zwei Standorten
Abbildung 8: Boxplots des Trockengewichtszuwachses von Achillea clavennae an den zwei Standorten
Abbildung 9: Boxplots des Trockengewichtszuwachses von <i>Dianthus alpinus</i> an den zwei Standorten
Abbildung 10: Boxplots des Trockengewichtszuwachses von <i>Erigeron glabratus</i> subsp. glabratus an den zwei Standorten
Abbildung 11: Boxplots der lebenden Keimlinge von <i>Achillea clavennae</i> an den zwei Standorten
Abbildung 12: Boxplots der lebenden Keimlinge von <i>Dianthus alpinus</i> an den zwei Standorten
Abbildung 13: Boxplots der lebenden Keimlinge von <i>Erigeron glabratus</i> subsp. <i>glabratus</i> an den zwei Standorten

8. Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Line-Pointing der Versuchsflächen.	13
Tabelle 2: Analysis of Deviance for GLM angepasst an das Überleben der adultenIndividuen der drei getesteten Arten.	15
Tabelle 3: Analysis of Deviance for GLM angepasst an die gemessenenWachstumsvariablen der drei getesteten Arten.	17
Tabelle 4: Analyse der In RR-Werte mittels Welch t-Test bzw. Wilcoxon- Rangsummentest.	18

Tabelle 5: Modelle zur Beschreibung des linearen Zusammenhangs zwischen demEnd-Trockengewicht und den Wachstumsvariablen.19
Tabelle 6: Regressionsanalyse des erhobene Endtrockengewichts und der am Ende des Experiments erhobenen Variablenwerte.19
Tabelle 7: Korrelationsanalyse zwischen dem errechneten Endtrockengewicht und dem tatsächlich gemessenen Endtrockengewicht.20
Tabelle 8: Analysis of Deviance for GLM angepasst an den Trockengewichtszuwachs der drei getesteten Arten.21
Tabelle 9: Analysis of Deviance for GLM angepasst an die Differenzen der End- und Anfangswerte der 1. Hauptachse der Hauptkomponentenanalyse der erhobenen Responsevariablen
Tabelle 10: Analysis of Deviance for GLM angepasst an den Keimerfolg der drei getesteten Arten 24

ANHANG

Zusammenfassung

Der Versuch Muster in Pflanzengesellschaften zu erklären war lange Zeit vom Faktor Konkurrenz geprägt. Die, Ende des letzten Jahrhunderts entwickelte, Stressgradientenhypothese (SGH) berücksichtigt zur Erklärung dieser Muster zusätzlich die positiven Interaktionen zwischen Pflanzenindividuen. Sie sagt aus, dass mit zunehmendem abiotitschen und/oder biotischen Stress die positiven Interaktionen gegenüber den negativen zunehmen und an Bedeutung gewinnen.

In dieser Arbeit wurde getestet, ob diese Vorhersagen auch dann zutreffen, wenn die Identität der untersuchen Arten und die Eigenschaften der Nachbarschaft entlang eines Stressgradienten konstant gehalten werden. Zusätzlich wurde überprüft, ob die Reaktionen unabhängig von den verschiedenen Lebensphasen sind.

Dazu wurde ein "Neighbour-Removal-Experiment" in zwei kalkalpinen Rasengesellschaften in den Nord-Ost Alpen durchgeführt. Der Stressgradient zwischen den beiden Standorten ergibt sich vor allem durch den vorhandenen bzw. fehlenden Schneeschutz während der Wintermonate. Adulte Individuen und Samen der drei untersuchten Arten wurden in Plots transplantiert bzw. gesät. Die oberirdische Biomasse an diesen Plots wurde entfernt. Um die Präsenz von Nachbarn zu simulieren, wurde die Hälfte aller Individuen bzw. Samenflächen von einer künstlichen Struktur umgeben, welche standardisierte Nachbareigenschaften garantieren sollte. Die laut SGH zu erwartenden Trends konnten im Allgemeinen weder anhand der Überlebensrate noch anhand der sechs erhobenen Wachstumsvariablen bestätigt werden. Zusätzlich waren die Keimungsraten für zwei der drei untersuchten Arten, auf den ersten Blick, sogar entgegengesetzt zu den Erwartungen. Die Interpretation dieses Ergebnisses ist allerdings schwierig, weil die Interaktionen verschiedener Stressgradienten das Resultat eventuell in unerwarteter Weise beeinflusst haben.

Das Experiment hat jedoch deutlich gemacht, dass verschiedene Lebensphasen einer Art am selben Standort unterschiedlich auf das Entfernen von Nachbarn reagieren können. Vor allem konnte gezeigt werden, dass die sich ändernde Identität der Nachbarn, eine wichtige Rolle bei möglichen Verschiebungen der Bilanz von positiven und negativen Interaktionen entlang von Stressgradienten spielen kann.

TEIL II

The importance of neighbourhood identity for the outcome of experiments testing for the stress-gradient hypothesis

BERNHARD KIRCHHEIMER[†] and STEFAN DULLINGER[†][‡]

[†]Department of Conservation Biology, Vegetation Ecology and Landscape Ecology, University of Vienna, 1030 Vienna, Austria [‡]Vienna Institute for Nature Conservation and Analyses, 1090 Vienna, Austria

Abstract

The importance of positive interactions as a structuring force of plant communities has already been demonstrated in several studies and has given rise to the stress gradient hypothesis. This hypothesis suggests that competitive effects are more important, or at least more intense, in relatively benign, low stress environments, whereas facilitative effects prevail under abiotically severe conditions.

In this study we evaluated whether these predictions hold true even if the identity of the investigated species and the properties of the neighbourhood along a stress gradient are kept constant. Additionally, we assessed if different life stages show consistent interactive responses along a given stress gradient.

We performed a neighbour removal experiment in two alpine plant communities of Northeastern Calcareous Alps of Austria. The stress gradient between the two locations arises mainly from the differential build-up of a protective snow cover during the winter months. Adult individuals and seeds of three different target species were transplanted or sown into plots, where the surrounding natural vegetation has been removed. To mimic the presence of neighbours, half of the individuals and seed areas were surrounded by an artificial structure which should guarantee identical neighbour properties.

The expected trends were generally not confirmed for target plant survival and growth. In addition, germination rates were, at first glance, contrary to expectations for two of the three species. However, the interpretation of this finding was difficult because the interactions of different stress gradients could have influenced the outcome in unexpected ways.

Our experiment has given clear evidence that different life stages of a species may react different on the removal of neighbours, even at the same location. Above all, our results have shown that the changing identity of the neighbours may play an important role for the possible shifts in the balance of positive and negative interactions along stress gradients. This suggests that severity affects the net interaction outcomes in a more indirect way, namely via selection of varied species pools.

Keywords: facilitation, competition, alpine plant community, neighbour removal experiment, plant-plant interaction, life stage, snow cover, germination

Introduction

Facilitation as a structuring factor in plant communities has gained new attention during the last two decades. Observational and experimental studies have shown that facilitation plays an important role during successional change (Clements, 1916; Bertness & Shumway, 1993; Chapin et al., 1994) as well as in stable plant communities (Hunter & Aarssen, 1988; Carlsson & Callaghan, 1991; Callaway & Pennings, 2000; Callaway et al., 2005). These results have also stimulated theoretical reasoning (Bruno et al., 2003) giving rise to the much debated stress gradient hypothesis (SGH, Bertness & Callaway, 1994). The SGH suggests that most plant-plant interactions involve both negative and positive components but that the net outcome of these opposing effects varies along environmental gradients. In particular, the SGH holds that competitive effects are more important, or at least more intense (Brooker et al., 2005), in relatively benign, low stress environments, whereas facilitative effects prevail under abiotically severe conditions. Predictions of the SGH have been explicitly tested and mostly confirmed in several studies (e.g. Choler et al., 2001; Callaway et al., 2002; Freestone, 2006). However, three recent meta-analyses which were built upon a wider array of interaction experiments along stress gradients have produced contradictory results (Maestre et al., 2005; Lortie & Callaway, 2006; Maestre et al., 2006) and the general validity of the SGH is hence still controversial (Brooker et al., 2008).

Explicit empirical tests of the SGH commonly conducted neighbour removal experiments, comparing the seasonal growth of adult individuals of plants with and without neighbours along an ecological gradient (e.g. productivity gradient, stress gradient) (Goldberg et al., 1999). However, these studies have some shortcomings. First, since the overall magnitude of interactions and the relative competitive

abilities of different taxa may change during their life cycles and may additionally depend on the response parameter used (DeSteven, 1991; Howard & Goldberg, 2001; Travis et al., 2005). The results of neighbour removal experiments may hence vary among life stages and plant performance indicators (Goldberg et al., 1999; Maestre et al., 2005) and conclusions based on the sole assessment of adult growth rates of neighbour removal experiments may be unreliable. Second, different target plants were used at high and low stress sites in many common neighbour removal experiments (e.g. Choler et al., 2001; Callaway et al., 2002). However, as physiological and ecological optima and tolerances of species vary widely, respectively, the same site conditions may be stressful for some species but not for others that have evolutionarily adapted to cope with them (Körner, 1999, 2003). Accordingly, Choler et al. (2001) found that the response of an alpine plant species to neighbour removals depends on the relative position of the experimental site in relation to the ecological niche of the species: facilitation by neighbours was common at the upper altitudinal range limit of a species whereas neighbour removals at the centre of its distribution or below suggested a competitive release (see also Liancourt et al., 2005). Third, the identity of neighbours, and hence their size, biomass, their potential interactive effect and response abilities usually also vary along natural productivity or stress gradients. As an example, the competition for light will likely be less intense by low stature alpine taxa than by vigorous subalpine meadow plants (e.g. Kikvidze et al., 2001). Hence, the decreasing importance of competition with increasing elevation might just be an indirect effect of environmental severity and not the difference in environmental conditions per se but their selective effects on the available species pools and the varying competitive and facilitative abilities of these different taxa may, at least in part, be responsible for the change in net interaction outcomes (cf. Goldberg et al., 1999).

In order to exclude such indirect effects of environmental severity on net interactions both target species and neighbour identity have to be kept constant. In this study we aimed for such standardization by comparing the performance of three alpine plant species in central and marginal habitats using artificial structures as neighbour surrogates (e.g. Holzapfel et al., 2006). To evaluate the dependence of the results on the life history stage investigated we both transplanted adult individuals and sowed seeds of the target species into these

habitats. We thereby specifically addressed the following questions: (1) Do neighbour removal experiments corroborate predictions of the SGH, if both target and neighbour identity are hold constant? (2) Do adult growth and germination/seedling establishment show parallel interactive responses to the presumed stress levels?

Methods

Field site and species

The experiment was performed in alpine plant communities of the Rax Mountain (2007 m a.s.l.) in the north-eastern Calcareous Alps of Austria. Geologically, the subalpine and alpine belts of Mt. Rax are dominated by so-called Wetterstein limestone (Mandl et al., 1994). Annual precipitation varies between 1500 and 2000 mm (Walter & Lieth, 1960) and average annual temperature equals 2°C (Pavuza et al., 1993).

Two different sites were chosen for the experiment, one central and one marginal to the distribution of the investigated species (e.g. Dirnböck et al., 1999). The central site was located on a southeastern slope at 1901 m a.s.l. in the plant community *Seslerio-Caricetum sempervirentis* [SCS] (Braun-Blanquet, J. & Jenny, J., 1926) at 47° 42′ 31,806″ N, 15° 43′ 16,314″, the marginal site was situated on a northwest facing slope at 47° 41′ 57,948″ N, 15° 42′ 31,704″ E, 1938 m a.s.l. in the plant community *Caricetum firmae* [CF] (Rübel, 1912). Environmental conditions at the two sites mainly differ with respect to snow protection in winter. Due to the prevailing, often strong north-westerly winds the CF site is mostly blown free of snow during the winter months and the vegetation is hence fully exposed to deep temperature and snow-ice abrasion. In contrast, the leeward SCS site is usually continuously covered by snow until late spring (cf. Figure 1). Therefore, even though occurring at the same altitude, the species pools of the two plant communities are quite distinct (Grabherr et al., 1993).



Figure 1: Temperatures of top soil layer during the experiment (10/2006 - 06/2007) at the high (CF) and low (SCS) stress site.

For the experiment we selected three common species of the study area which have their centre of distribution in the *Seslerio-Caricetum sempervirentis*, but only rarely occur in the *Caricetum firmae* (cf. Grabherr et al., 1993; Dirnböck & Greimler, 1996; Dirnböck et al., 1999), namely *Achillea clavennae* L. (Asteraceae), *Dianthus alpinus* L. (Caryophyllaceae), and *Erigeron glabratus* subsp. *glabratus* Hoppe & Hornsch. ex Bluff & Fingerh. (Asteraceae). All three species are calciphilous perennial herbs. Whereas *D. alpinus* [DA] is endemic to the northeastern Alps, *A. clavennae* [AC] and *E. glabratus* subsp. *glabratus* [EG] are widely distributed across the Alps and the mountains of the Balkan peninsula, EG also in the Pyrenees, the Jura and the Appenines.

Nomenclature follows Fischer et al. 2005.

Experiment

The experiment was set up during August 2006. At each site 20 individuals and 10 x 50 seeds of each species were transplanted or sown, respectively, into prepared plots. The transplants were taken from the vicinity of the SCS-site. Care was taken to select individuals of similar appearance (size, phenological status). Seeds were collected across the subalpine and alpine belts of Mt. Rax in summer 2006 and dried at room temperature.

Experimental plots were 0.25 x 0.25 m in size. All aboveground biomass within the plot area was clipped and for a central circle, of about 0.13 m in diameter, the

O-horizon was removed. Similar to common neighbour removal experiments (e.g. Callaway et al., 2002; Kikvidze et al., 2001) below-ground biomass was not manipu-

lated. At each site, the 90 plots (20 individuals x 3 species + 10 seed plots x 3 species) were arranged in a regular raster with a distance of about 0.25 m between adjacent plots (cf. Figure 2).

Target individuals were transplanted into the centre randomly of selected plots. To mimic the presence of neighbours, half of the transplanted individuals were surrounded by an opaque brown plastic cylinder (0.13 m diameter



Figure 2: Schematic layout of the plots at the two locations. Uppercase letters indicate plots for adult individuals, lowercase letters indicate seed plots. A, a = *Achillea clavennae*; B, b = *Dianthus alpinus*; C, c = *Erigeron glabratus* subsp. *glabratus*.

at the base, 0.11 m diameter at the top, 0.12 m high), the other half was left without any artificial structures. The cylinders conveyed shelter from wind and snow-ice abrasion, increased ambient temperature but reduced available light and hence produced micro-site conditions similar to a dense surrounding vegetation cover.

Ten x 50 seeds of each species were sown into the centre of the remaining 30 plots at the end of September 2006. As with transplants artificial neighbour surrogates were used at half of these plots.

In the middle of July 2007 aboveground re-growth around the transplanted individuals and the seeds area was clipped and weeded.

For each transplanted individual the following variables were recorded at the date of transplantation: length of the longest leaf, the number of secondary rosettes, the number of leaves at both the main rosette and the secondary rosettes, and length of the flowering sprout. At the end of the experiment in early August 2007, the same variables were measured again. Moreover, aboveground-biomass of the surviving transplants was harvested, oven dried at 60 °C for 7 weeks and weighed (SARTORIUS, readability d=0.1 mg).

At the seedling plots, the number of surviving seedlings at the end of the experiment was counted.

Statistical Analysis

<u>Growth</u>

The growth of transplants with and without surrounding artificial structures was analysed in terms of the recorded size variables and in terms of above-ground biomass (i.e. dry weight). As pre-treatment biomass could not be measured undestructively, least-squares regressions were used to describe the relationship between the recorded size variables at the end of the experiment and measured dry weight. Parameterized linear regression models were then used to predict the dry weight of each individual at the beginning of the experiment.

We used two different approaches for comparing the growth of individuals under treatment (i.e. with natural neighbours removed, but with surrounding structures) and controls (with natural neighbours removed and no artificial structures). First, the differences in the recorded size variables, respectively the differences in measured and predicted dry weights at the beginning and at the end of the experiment were analysed by "Analyses of Deviance for Generalized Linear Model Fits" using these differences as response while treatment and site (corresponding to stress level), as well as their interaction, served as predictors. Significance of predictors was evaluated by comparing the relationship between null deviance and residual deviance with an F-distribution with the appropriate degrees of freedom if the response was normally distributed, or with a chi-squared distribution otherwise. In line with the stress-gradient hypothesis, we particularly expected a significant interaction between treatment and stress-level with more positive treatment effects, i.e. increased facilitation, at the high stress site.

Second, we calculated the widely used index In RR (Gurevitch et al., 1992). This is the natural logarithm of the response ratio:

$$\ln RR = \ln(T/C)$$

where T is the performance of individuals under a specific treatment and C the performance of controls. Values of In RR are symmetrical around 0 with positive values indicating a positive effect of the treatment on target performance. Here we defined T as the post-experimental size variables or dry weight, respectively, of transplants surrounded by plastic cylinders and C as these same variables for controls at the bare plots, i.e. with natural neighbours removed and no artificial structures.

Ln RR was calculated from paired individuals of each species at each site. Following the stress-gradient hypothesis, we expected that In RR should be more positive, i.e. transplants should profit from artificial neighbours more pronouncedly, at the high stress site (=CF) than at the low stress site (SCS). Pairs were selected by running separate principal component analyses (PCA) for treatment and control individuals with all recorded growth variables (length of the longest leaf, number of leaves at the main rosette and at secondary rosettes, and length of the flowering sprout) at the beginning of the experiment. The values of the first PCA-axes hence ranked treatment and control individuals according to a composite pre-experimental size attribute. Treatment and control transplants with the same rank on their respective first PCA-axes were defined as experimental pairs. For each species, In RR values at the two experimental sites were compared by means of Student's t-test if normally distributed, and by Wilcoxon rank sum test otherwise.

<u>Survival</u>

Survival rates were used as response for Analysis of Deviance for GLM fit (GLM: survival~treatment*site) and tested for significance of predictors as mentioned above for growth variables.

Germination and seedling establishment

Germination and seedling establishment rates at treatment and control plots were compared in the same way as growth variables. First, seedling numbers at the end of the experiment were used as response in Analysis of Deviance with treatment and site as predictor variables. Second, In RR was calculated for each species at each site with T the number of seedlings that had survived with artificial structures and C the seedling counts at the control plots. Experimental and control plots were paired off in such a way as to combine the plots with the smallest possible spatial distance to each other. Ln RR values at the high and low stress sites were compared by means of Welch's t-tests.

All statistical analyses were done with R (Version 2.6.1, R Development CoreTeam, 2007).

Results

Survival

Mortality among transplants was very low. Only ten out of 120 individuals, six at the CF and four at the SCS site, did not survive the experiment. Of these ten individuals, two already died during the first growing season, probably because of grazing. These two individuals were removed from all further analyses. The remaining eight were found dead in August 2007. Analysis of Deviance results demonstrate that site and treatment affected survival of DA, but not of AC and EG, whereas the interaction among site and treatment was not significant for all three species (cf. Table 1). For DA, survival was higher at the high stress site and with artificial neighbours. However, due to the extremely low mortality rates, these tests had extremely low power and the results are hardly reliably interpretable, at least for AC and EG (cf. Figure 3).



Figure 3: Distribution of dead and alive individuals at the end of the experiment at the high (CF-Site) and low (SCS-Site) stress site when natural neighbours were removed and artificial structures present (Treatment) and without surrounding artificial structures (Control). AC = Achillea clavennae, DA = Dianthus alpinus, EG = Erigeron glabratus subsp. glabratus.

	Table	1:	Analysis	of De	viance	for	GLM	fitted	to	survival	of	the	three	tested	species
--	-------	----	----------	-------	--------	-----	-----	--------	----	----------	----	-----	-------	--------	---------

		Site			Treatme	nt		Treatment x Site			
	Residual				Residual			Residual			
	df	Deviance	р	df	Deviance	р	df	Deviance	р		
AC	37	7.9406	0.2434	36	6.5017	0.2303	35	6.5017	1.0000		
DA	37	16.5742	0.0324	36	11.4573	0.0237	35	11.4573	0.9999		
EG	38	24.8490	0.2820	37	24.8490	1.0000	36	23.0114	0.1752		

Notes: p: significance of predictors (Site, Treatment) and the interaction (Treatment x Site), comparing the relationship between null deviance and residual deviance with an χ^2 -distribution with the appropriate degrees of freedom (df). Model: binomial, link: logit. AC = Achillea clavennae, DA = Dianthus alpinus, EG = Erigeron glabratus subsp. glabratus.

Growth

Linear regression models revealed close correlations between the size variables measured at the end of the experiment and post-experimental dry weight in case of DA and EG, and a fair correlation in case of AC (cf. Table 2).

Table 2: Summarizing	Linear	Model	Fits
----------------------	--------	-------	------

		Analysis of regression									
	adj R ²	F	dfn	dfd	р						
AC	0.5317	11.5	4	33	5.884e-06						
DA	0.8659	76.31	3	32	1.138e-14						
EG	0.8874	69.96	4	31	4.538e-15						

Notes: Analysis of linear regression models between measured size variables at the end of the experiment and post-experimental dry weight. The 'adjusted $R^{2'}$ (adj R^{2}) is showing the goodness of fit of the linear models. F is the value of the F-Statistics with its numerator degrees of freedom (dfn) and denominator degrees of freedom (dfd) and p showing the p-value of the regression coefficient.

Analysis of Deviance results demonstrate that for none of the species biomass accumulation, i.e. the difference between the measured post-experimental and the predicted pre-experimental dry weight, was affected by the presence of artificial neighbours (cf. Table 3). In contrast, all three species grew better at the low stress site, although this trend was only significant for AC. Contrary to predictions of the SGH, there was no interaction between site and treatment effects on biomass accumulation, i.e. artificial neighbours had no significantly different effect at the high and low stress sites, respectively (cf. Figure 4 - 6).

										_	
	Treatment				Site		-	Treatment x Site			
	df	F	р	df	F	р	df	F	р		
AC	36	0.0152	0.9026	35	5.8513	0.0211	34	0.6357	0.4308		
DA	34	0.7853	0.3821	33	2.1768	0.1499	32	0.1335	0.7172		
EG	34	2.6997	0.1102	33	2.9615	0.0949	32	0.0620	0.8049		

Table 3: Analysis of Deviance for GLM fitted to biomass accumulation of the three tested species.

Notes: F is the value of the F-Statistics with the appropriate degrees of freedom (df) and p showing significance of predictors, comparing the relationship between null deviance and residual deviance. Model: gaussian, link: identity. AC = Achillea clavennae, DA = Dianthus alpinus, EG = Erigeron glabratus subsp. glabratus.

In accordance with these results, In RR values for measured post-experimental dry weight were not significantly different between the two sites (AC: Wilcoxon-test W = 44, p = 0.3981; DA: t-test t = 1.0636, df = 13.823, p = 0.1529; EG: t-test t = 0.1719, df = 14.992, p = 0.4329).



Figure 4: Box-plots of biomass accumulation of *Achillea clavennae* at the two different sites (CF = high stress site, SCS = low stress site) and for individuals without neighbours and lacking artificial structure and for individuals with artificial structure. The black line within each box-plot indicates the median value, the lower and upper side of the box the 1st and 3rd quartiles, the error bars the lower adjacent value (smallest observed value > 1st quartile - 1.5 * Interquartile range) and upper adjacent value (largest observed value < 3rd quartile + 1.5 * Interquartile range), and the circles outliers.



Figure 5: Box-plots of biomass accumulation of *Dianthus alpinus* at the two different sites (CF = high stress site, SCS = low stress site) and for individuals without neighbours and lacking artificial structure and for individuals with artificial structure. The black line within each box-plot indicates the median value, the lower and upper side of the box the 1st and 3rd quartiles, the error bars the lower adjacent value (smallest observed value > 1st quartile - 1.5 * Interquartile range) and upper adjacent value (largest observed value < 3rd quartile + 1.5 * Interquartile range), and the circles outliers.



Figure 6: Box-plots of biomass accumulation of *Erigeron glabratus* subsp. *glabratus* at the two different sites (CF = high stress site, SCS = low stress site) and for individuals without neighbours and lacking artificial structure and for individuals with artificial structure. The black line within each box-plot indicates the median value, the lower and upper side of the box the 1st and 3rd quartiles, the error bars the lower adjacent value (smallest observed value > 1st quartile - 1.5 * Interquartile range) and upper adjacent value (largest observed value < 3rd quartile + 1.5 * Interquartile range), and the circles outliers.

Separate analyses of the five recorded size variables largely corroborated the results achieved for biomass accumulation (cf. Table 4). For four and two of these variables growth rates were significantly larger at the low than at the high stress

sites in case of AC and DA, respectively. The presence of neighbours only increased the increment of the longest leaf in case of DA and EG. The interaction between site and treatment was only significant in one out of 15 cases (three species x 5 size variables). This single interaction effect was in line with predictions of the SGH: in case of EG, the increment in the length of the longest leaf was significantly more positively affected by the presence of artificial neighbours at the high than at the low stress site (cf. Figure 7).



Figure 7: Box-plots of the 'length of the longest leaf' of *Erigeron glabratus* subsp. *glabratus* at the two different sites (CF = high stress site, SCS = low stress site) and for individuals without neighbours and lacking artificial structure and for individuals with artificial structure. The line within each box-plot indicates the median value, the lower and upper side of the box the 1st and 3rd quartiles, the error bars the Lower adjacent value (smallest observed value > 1st quartile - 1.5 * Interquartile range) and Upper adjacent value (largest observed value < 3rd quartile + 1.5 * Interquartile range), and the circles outliers.

		Treatment			Site		Treatment x Site			
	AC	DA	EG	AC	DA	EG	AC	DA	EG	
Length of longest leaf	df=35 F=0.2217 p=0.6408	df=33 F=6.4430 p=0.0162	df=33 F=32.0181 p=2.924 ⁻⁰⁶	df=36, F=54.4095 p=1.499 ⁻⁰⁸	df=34, F=0.4124 p=0.5253	df=34 F=0.0488 p=0.8266	df=34 F=0.4771 p=0.4944	df=32 F=0.0417 p=0.8394	df=32 F=8.2131 p=0.0073	
Number of secondary rosettes	df=35 F=0.0281 p=0.8679	df=33 F=0.0853 p=0.7721	df=33 F=0.0792 p=0.7802	df=36 F=21.8065 p=4.585 ⁻⁰⁵	df=34 F=9.9469 p=0.0035	df=34 F=0.0010 p=0.9751	df=34 F=0.6214 P=0.4360	df=32 F=0.6442 p=0.4281	df=32 F=0.6973 p=0.4099	
Number of leafs at mainrosette	df=35 F=0.0016 p=0.9687	df=33 F=1.3326 p=0.2569	df=33 F=0.4599 p=0.5025	df=36 F=22.6993 p=3.464 ⁻⁰⁵	df=34 F=4.2430 p=0.0476	df=34 F=0.0777 p=0.7822	df=32 F=2.0719 p=0.1592	df=33 F=1.8746 p=0.1805	df=32 F=0.2577 p=0.6152	
Number of leafs at secondary rosettes	df=35 F=0.0152 p=0.9025	df=33 F=1.6785 p=0.2044	df=33 F=0.0219 p=0.8833	df=36 F=27.0386 p=9.453 ⁻⁰⁶	df=34 F=1.2863 p=0.2652	df=34 F=3.018 ⁻⁰⁵ p=0.9957	df=34 F=0.1500 p=0.7010	df=32 F=1.2106 p=0.2794	df=32 F=0.1221 p=0.7291	
Length of flowering sprout	df=35 F=1.8852 p=0.1787	df=33 F=0.5946 p=0.4463	df=33 F=0.1395 p=0.7113	df=36 F=2.3786 p=0.1323	df=34 F=0.6114 p=0.4400	df=34 F=1.4281 p=0.2409	df=34 F=1.8836 p=0.1789	df=32 F=3.3569 p=0.0763	df=32 F=0.1180 p=0.7335	

Table 4: Analysis of Deviance for GLM fitted to measured size variables of the three tested species.

Notes: F is the value of the F-Statistics with the appropriate degrees of freedom (df) and p showing significance of predictors, comparing the relationship between null deviance and residual deviance. Model: gaussian, link: identity. AC = *Achillea clavennae*, DA = *Dianthus alpinus*, EG = *Erigeron glabratus* subsp. *glabratus*.

Analysis of the In RR values from the five size variables indicated that for each species (only) one of these variables was - according to the SGH - significantly more positive influenced at the high stress site when surrounded by the artificial structure (Length of longest leaf: AC p = 0.0429, EG p = 0.0114 and Number of leafs at secondary rosettes: DA p = 0.0376).

Germination

For all three species, the number of surviving seedlings was significantly higher at the high stress site and with surrounding artificial neighbours (cf. Table 5, Figures 8 - 10). The interaction between treatment and site was significant in case of DA and EG. However, for both species the sign of the interaction was contrary to expectations based on the SGH: artificial neighbours had a less positive effect on seedling numbers at the high stress than at the low stress site.

	AC		DA		EG	
	Residual Deviance	р	Residual Deviance	р	Residual Deviance	р
Treatment	56.222	7.234 ⁻¹¹	38.404	3.813 ⁻⁰⁸	87.561	7.847 ⁻⁰⁷
Site	98.676	3.540 ⁻⁰⁹	68.647	2.203 ⁻⁰⁸	111.957	5.612 ⁻⁰⁶
Treatment x Site	55.626	0.440	32.818	0.018	71.486	6.087 ⁻⁰⁵

Table 5: Analysis of Deviance for GLM fitted to germination of the three tested species

(df: Site 18, Treatment 17, Treatment x Site 16)

Notes: p showing significance of predictors, comparing the relationship between null deviance and residual deviance with an χ^2 -distribution with the appropriate degrees of freedom (df). Model: poisson, link: log. AC = Achillea clavennae, DA = Dianthus alpinus, EG = Erigeron glabratus subsp. glabratus.



Figure 8: Box-plots of germination success of *Achillea clavennae* at the two different sites (CF = high stress site, SCS = low stress site) and for individuals without neighbours and lacking artificial structure and for individuals with artificial structure. The black line within each box-plot indicates the median value, the lower and upper side of the box the 1st and 3rd quartiles, the error bars the Lower adjacent value (smallest observed value > 1st quartile - 1.5 * Interquartile range) and Upper adjacent value (largest observed value < 3rd quartile + 1.5 * Interquartile range), and the circles outliers.



Figure 9: Box-plots of germination success of *Dianthus alpinus* at the two different sites (CF = high stress site, SCS = low stress site) and for individuals without neighbours and lacking artificial structure and for individuals with artificial structure. The black line within each box-plot indicates the median value, the lower and upper side of the box the 1st and 3rd quartiles, the error bars the Lower adjacent value (smallest observed value > 1st quartile - 1.5 * Interquartile range) and Upper adjacent value (largest observed value < 3rd quartile + 1.5 * Interquartile range), and the circles outliers.



Figure 10: Box-plots of germination success of *Erigeron glabratus* subsp. *glabratus* at the two different sites (CF = high stress site, SCS = low stress site) and for individuals without neighbours and lacking artificial structure and for individuals with artificial structure. The black line within each box-plot indicates the median value, the lower and upper side of the box the 1st and 3rd quartiles, the error bars the Lower adjacent value (smallest observed value > 1st quartile - 1.5 * Interquartile range) and Upper adjacent value (largest observed value < 3rd quartile + 1.5 * Interquartile range), and the circles outliers.

The calculated In RR for germination showed no significant influence of the presence of the artificial structure on the three tested species between the two sites (t-test: AC t = 0.3085, df = 5.711, p = 0.3843; DA t = -1.4697, df = 6.321, p = 0.9052; EG t = -2.0275, df = 7.213, p = 0.9595).

Discussion

The general validity of the SGH is still under debate as empirical studies provided partly contradictory results (Maestre et al., 2005; Lortie & Callaway, 2006; Maestre et al., 2006). A number of factors potentially influencing the outcome of such studies have been identified (cf. Brooker et al., 2008) and several of these factors have been accounted for explicitly in this study.

First, there is ample evidence that the choice of the response variable and the focus on different life history stages may greatly affect the results and interpretation of neighbour removal experiments (DeSteven, 1991; Goldberg et al., 1999; Howard & Goldberg, 2001). Here, we used eight different performance parameters in parallel focussing on both seedlings and adults of target plants. In general, the results were quite consistent among these parameters with only one out of 18 (6 parameters x 3 species) biomass variable results supporting predictions

of the SGH. Additionally, regeneration from seeds at low and high stress plots is, at least at the first glance, just opposite to expectations of the SGH.

Second, Goldberg & Barton (1992) already made the point that increasing neighbour biomass along productivity gradients will likely also increase the probability of finding competitive neighbour effects at high productivity sites. However, in tests of the SGH this problem has hardly been accounted for yet. By using artificial structures in our experiment, we standardized neighbour effects. As opposed to natural neighbours, this standardization has probably changed interaction-driven microsite conditions for targets more drastically at the high than at the low stress site, because the natural vegetation at CF only builds up a flat turf of several centimetres height and hence likely has only weak (above-ground) competitive effects, but, on the other hand, may also provide shelter against climatic stressors less efficiently. Despite this probably enforced interaction intensity at CF, net effects of the artificial structures were generally no more facilitative, or less competitive, than at CS. This result suggests that the identity of neighbours might indeed play a role for the outcome of removal experiments. The prevalence of facilitative interactions at low stress sites might eventually just be due to the fact that competitive effects of the site-specific species pools differ more pronouncedly than their facilitative potentials.

Third, inappropriate gradient length has been argued to potentially mask changes in net interaction outcomes (e.g. Lortie & Callaway, 2006). However, placing low and high stress experimental sites at the centre and margin, respectively, of a species' realized niche, as was done in this study, should be an appropriate means for avoiding such problems with insufficient gradient length. Following theoretical considerations of Bruno (2003) and Michalet et al. (2006) facilitative interactions should most clearly show up in such marginal habitats as they may allow for an expansion of the realized niche beyond the fundamental one, i.e. for the occurrence of species at abiotically unsuitable sites, at least in severe environments. Our results do not corroborate these considerations. This might suggest that facilitation has less than assumed potential to expand species distributions into otherwise, i.e. abiotically, unsuitable habitats; or that even our high stress site is below the severity threshold where facilitation may effectively foster such expansion of the realized niche. However, besides these potentially confounding factors, there are still other problems with neighbour removal experiments along stress gradients which make their interpretation problematic (cf. Brooker et al., 2008). Among those, the relatively short duration of our experiment may be especially relevant. Long-lived perennial plants, like all three of our study species, may store resources in their below-ground organs and effectively use them for short- to mid-term compensation of limitations and damages caused by higher stress (Canadell & López-Soria, 1998; Hochwender et al., 2000; Fang et al., 2008). Long-term experiments would hence be necessary to clearly rule out such compensatory effects. Moreover, weather conditions in the study region differed from long-term climatic means as the winter of 2006/07 was remarkably mild. At the CF site temperature in the top soil layer fell below -5° C for a few days only (see Figure 1). Hence, frost damage risk was probably unusually low at CF during the experimental period. Nevertheless, differences among the sites still remained as the continuously snow-covered SCS site was less exposed to stressors like strong winds and snow-ice abrasion.

An additional problem in interpreting the outcome of neighbour removals along stress gradients is the potentially confounding effect of multiple stressors (cf. Kawai & Tokeshi, 2007; James et al., 2005; Fynn et al., 2005). We suppose that such interactions among stressors have influenced the results of our germination experiments. With respect to regeneration from seeds, snow protection during winter might represent a less effective stress gradient during the first year of observation. Many seeds of alpine plants have an obligatory dormant phase and need cues like deep frost for breaking dormancy (ref. Amen, 1966; Kaye, 1997; Shimono & Kudo, 2005). Hence, a considerable proportion of the sown seeds may not have germinated before the beginning of the second vegetation period. For these second-year seedlings site conditions during the subsequent summer probably were much more critical than snow protection during the first winter. Among these site conditions, differences in solar radiation income might have played an important role. It is well known that high radiation income might heat and dry up the top-layers of humus-rich and dark alpine soils considerably (e.g. Körner, 1999; Isard, 1986). For shallow rooting seedlings, water availability may hence represent an important stressor even in the humid climate of the Northeastern Alps and might have reversed the presumed stress gradient during summer. By reducing radiation income the artificial structures in our experiment would then have ameliorated summer site conditions more effectively at the south-east-oriented SCS than at the north-western CF site. This would explain why two of four experimental species responded more positively to neighbours at the SCS than at the CF site in terms of seedling recruitment. If correct, this interpretation suggests that our germination results are generally in line with expectations of the SGH, and they also clearly illustrate that different life cycles of a plant might respond to different stress gradients at the same site (Kitzberger et al., 2000).

Taken together, the results of our study demonstrate that even with a couple of precautions in the study design the general validity of the SGH is not easily corroborated. Accounting for all the factors that might potentially confound empirical tests of the SGH obviously represents a challenge (Brooker et al., 2008). Most importantly, our findings suggest that the changing identity of neighbours, a factor rarely considered in tests of the SGH as yet, may play an important role for eventual shifts in the balance between competition and facilitation along stress gradients. This may well change the theoretical interpretation of such shifts towards a more indirect effect of severity on net interaction outcomes via selection of varied species pools.

Acknowledgments

We thank Karl Hülber for helping with the study design. We are grateful to the township of Vienna, the owner of the study area, who allowed us to conduct this experiment.

References

- Alpert, P. & Mooney, H.A. 1986. Resource sharing among ramets in the clonal herb, *Fragaria chiloensis*. Oecologia, 70: 227-233.
- Amen, R.D. 1966. Extent and role of seed dormancy in alpine plants. Quarterly Review of Biology, 41: 271-281.
- Bertness, M.D. & Shumway, S.W. 1993. Competition and facilitation in marsh plants. American Naturalist, 142: 718-724.
- Bertness, M.D. & Callaway, R.M. 1994. Positive interactions in communities. Trends in Ecology and Evolution, 9: 191-193.
- Braun-Blanquet, J. & Jenny, J. 1926. Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden. Gesellschaft, Zürich, 63: 183-349.
- Brooker, R., Kikvidze, Z., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., Choler, P., Lortie, C.J. & Michalet, R. 2005. The importance of importance. Oikos, 109: 63-70.

- Brooker, R.W., Maestre F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielborger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. Journal of Ecology, 96: 18-34.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. Trends in Ecology and Evolution, 18: 119-125.
- Callaway, R.M. & Pennings, S.C. 2000. Facilitation may buffer competitive effects: indirect and diffuse interactions among salt marsh plants. American Naturalist, 156: 416-424.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortiek, 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.
- Callaway, R.M., Kikodze, D., Chiboshvili, M. & Khetsuriani, L. 2005. Unpalatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. Ecology, 86: 1856-1862.
- Canadell, J. & López-Soria, L. 1998. Lignotuber reserves support regrowth following clipping of two Mediterranean shrubs. Functional Ecology, 12: 31-38.
- Carlsson, B.A. & Callaghan, T.V. 1991. Positive plant interactions in tundra vegetation and the importance of shelter. Journal of Ecology, 79: 973-983.
- Chapin, F.S., Walker, L.R., Fastie, C.L. & Sharman, L.C. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. Ecological Monographs, 64: 149-175.
- Choler, P., Michalet, R. & Callaway, R.M. (2001) Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. Ecology, 82: 3295-3308.
- Clements, F.E. 1916. Plant Succession: an Analysis of the Development of Vegetation. Publication 242, Carnegie Institute Washington. Washington DC. 512 pp.
- De Steven D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: Seedling survival and growth. Ecology, 72: 1076-1088.
- Dirnböck, T. & Greimler, J. 1996. Die subalpine und alpine Vegetation des Rax-Plateaus. Erläuterung zur Vegetationskarte der Rax. Bericht, im Auftrag der Stadt Wien, Magistratsabteilung 31, Wien.
- Dirnböck, T. & Greimler, J. 1997. Subalpin-alpine Vegetationskartierung der Raxalpe, nordöstliche Kalkalpen, Vegetationskarte 1:12500. Linzer biologische Beiträge. 29: 299-339 and 623-640.
- Dirnböck, T., Dullinger, S., Gottfried, M. & Grabherr, G. 1999. Die Vegetation des Hochschwab (Steiermark) – Alpine und Subalpine Stufe. Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereins der Steiermark, 129: 111-251.
- Fang, X.W., Li, J.H., Xiong, Y.C., Xu, D.H., Fan, X.W. & Li, F.M. 2008. Responses of *Caragana korshinskii* Kom. to shoot removal: mechanisms underlying regrowth. Ecological Research, 23: 863-871.
- Fischer, M.A., Adler, W. & Oswald, K. 2005. Exkursionsflora für Österreich, Lichtenstein und Südtirol. 2. verbesserte und erweiterte Aufl. Land Oberösterreich, Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen, Linz. 1380 pp.
- Freestone, A.L. 2006. Facilitation drives local abundance and regional distribution of a rare plant in a harsh environment. Ecology, 87: 2728-2735.

- Fynn, R.W.S., Morris, C.D. & Kirkman, K.P. 2005. Plant strategies and trait tradeoffs influence trends in competitive ability along gradients of soil fertility and disturbance. Journal of Ecology, 93: 384-394.
- Goldberg, D.E. & Barton, A.M. 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities a review of field experiments with plants. American Naturalist, 139: 771-801.
- Goldberg, D.E., Rajaniemi, T., Gurevitch, J. & Stewart-Oaten, A. 1999. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: Competition and facilitation along productivity gradients. Ecology, 80: 1118-1131.
- Grabherr G. & Mucina L. 1993. Die Pflanzengesellschaften Österreichs, Teil 2: Natürliche waldfreie Vegetation. Gustav Fischer Verlag, Jena. 523 pp.
- Gurevitch, J., Morrow, L.L., Wallace, A. & Walsh, J.S. 1992. A meta-analysis of competition in field experiments. American Naturalist, 140: 539-572.
- Holzapfel, C. & Mahall, B.E. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. Ecology, 80: 1747-1761.
- Holzapfel, C., Tielbörger, K., Parag, H.A., Kigel, J. & Sternberg, M. 2006. Annual plant-shrub interactions along an aridity gradient. Basic and Applied Ecology, 7: 268-279.
- Howard, T.G. & Goldberg, D.E. 2001. Competitive response hierarchies for germination, growth and survival and their influences on abundance. Ecology, 82: 979-990.
- Hunter, A.F. & Aarssen, L.W. 1988. Plants helping plants. BioScience, 38: 34-40.
- Isard, S.A. 1986. Factors influencing soil moisture and plant community distribution on Niwot Ridge, Front Range, Colorado, U.S.A. Arctic and Alpine Research, 18: 83-96.
- James, J.J., Tiller, R.L. & Richards J.H. 2005. Multiple resources limit plant growth and function in a saline-alkaline desert community. Journal of Ecology, 93: 113-126.
- Kawai, T. & Tokeshi, M. 2007. Testing the facilitation-competition paradigm under the stress-gradient hypothesis: decoupling multiple stress factors. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 274: 2503-2508.
- Kaye, T.N. 1997. Seed dormancy in high elevation plants: Implications for ecology and restoration. Conservation and Management of Native Plants and Fungi. Native Plant, pp. 115-120.
- Kikvidze, Z., Khetsuriani, L., Kikodze, D. & Callaway, R.M. 2001. Facilitation and interference in subalpine meadows of the central Caucasus. Journal of Vegetation Science, 12: 833-838.
- Kikvidze, Z., Armas, C. & Pugnaire, F.I. 2006. The effect of initial biomass in manipulative experiments on plants. Functional Ecology, 20: 1-3.
- Kitzberger, T., Steinaker, D.F. & Veblen, T.T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. Ecology, 81: 1914-1924.
- Körner, C. 1999. Alpine plants: stressed or adapted? In: Press, M.C., Scholes, J.D. & Barker, M.G. (eds), Physiological plant ecology. Blackwell Scientific Publications, pp. 297-311.
- Körner, C. 2003. Limitation and stress always or never? Journal of Vegetation Science, 14: 141-143.
- Liancourt, P., Callaway, R.M. & Michalet, R. 2005. Stress tolerance and competitive response ability determine the outcome of biotic interactions. Ecology, 86: 1611-1618.

Lortie C.J. & R.M. Callaway. 2006. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. Journal of Ecology, 94: 7-16.

- Maestre, F.T., Cortina, J. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences, 271: S331-S333.
- Maestre, F.T., Valladares, F., Reynolds, J.F. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. Journal of Ecology, 93: 748-757.
- Maestre, F.T., Valladares, F. & Reynolds, J.F. 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: Further insights from arid environments. Journal of Ecology, 94: 17-22.
- Mandl G.W., Moser M. & Pavlik W. 1994. Erstellung moderner geologischer Karten als Grundlage für karsthydrologische Spezialuntersuchungen im Einzugsbereich der Wiener Hochquellenleitungen zwischen Hochschwab und Schneeberg. Unpublished Report Geologische Bundesanstalt Wien.
- Olofsson, J., Moen, J. & Oksanen, L. 1999. On the balance between positive and negative plant interactions in harsh environments. OIKOS, 86: 539-543.
- Pavuza W., Fink M.H. & Stumer G. 1993. Karstverbreitungs- und Karstgefährdungskarte Scheeberg-Rax. Unpublished Endbericht der Karst- und Höhlenkundlichen Abteilung des Naturhistorischen Museums Wien.
- R Development Core Team. 2007. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.
- Rübel, E. 1912. Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. W. Engelmann, Leipzig. 615 pp.
- Shimono, Y. & Kudo, G. 2005. Comparisons of germination traits of alpine plants between fellfield and snowbed habitats. Ecological Research, 20: 189-197.
- Travis, J.M.J., Brooker, R.W. & Dytham, C. 2005. The interplay of positive and negative interactions across an environmental gradient: insights from an individual-based simulation model. Biology Letters, 1: 5-8.
- Walter, H. & Lieth H. 1960. Klimadiagramm-Weltatlas. Gustav Fischer Verlag, Jena.

Lebenslauf

Bernhard KIRCHHEIMER

geboren 12.01.1978 in Rangersdorf/Kärnten, Österreich

SCHULISCHE AUSBILDUNG

1984 - 1988	Volksschule, Rangersdorf
1988 - 1992	Hauptschule, Winklern
1992 - 1993	Handelsschule, Lienz
1993 - 1998	Handelsakademie, Lienz Abschluss: Matura

PRÄSENZDIENST

1998 - 1999	Türk-Kaserne,	Spittal/Drau
-------------	---------------	--------------

BERUFSERFAHRUNG

1999 - 2000	Steuerberaterkanzlei Huber, Lienz
2000 - 2001	BRVZ GmbH, Spittal/Drau
2007	Biotopkartierung Salzburg

UNIVERSITÄRE AUSBILDUNG

2001	Informatik, Technische Universität Wien
2001 - 2008	Biologiestudium, Universität Wien
	Studienzweig: Ökologie
	Schwerpunkt: Naturschutz und Vegetationsökologie

Wien, im November 2008