



# DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

„Adaption durch Hybridisierung“

Besiedlung eines Gletschervorfelds durch eine ökologisch  
differenzierte Hybrid-Population der Gattung *Salix*

Verfasser

Patrick Sagmeister

angestrebter akademischer Grad

Magister der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Wien, 2012

Studienkennzahl lt. Studienblatt: A 444

Studienrichtung lt. Studienblatt: Diplomstudium Ökologie

Betreuer: Univ.-Ass. PD Dr. Stefan Dullinger

# Inhalt

1 Einleitung .....	4
1.1. Gletschervorfeld .....	6
1.2. Der Rhône-gletscher .....	7
1.3. Klima .....	8
1.4. Vegetation .....	8
1.5. Artenliste .....	10
1.6. Hybridisierung .....	13
1.7. Modell-Arten .....	16
2 Fragestellungen .....	19
3 Material und Methoden .....	21
3.1. Untersuchungsgebiet .....	21
3.2. Freilandarbeit .....	21
3.3. Bodenanalysen .....	23
3.4. Vegetationsaufnahmen .....	25
3.5. Zeigerwerte nach Ellenberg.....	26
3.6. Statistik.....	28
4 Ergebnisse.....	30
4.1. Bodenanalyse .....	31
4.2. Abundanzdichten .....	32
4.3. Nischenüberlappung .....	36
4.4. Mantel-Test .....	37
5 Diskussion .....	38
6 Schlussfolgerungen.....	40
Danksagung .....	41
7 Literatur .....	42
7.1. Literaturverzeichnis .....	42
7.2. Internetquellen.....	47

8 Global warming enhances the formation and establishment of willow ( <i>Salix</i> ) hybrids on emerging glacier forefields.....	49
8.1. Abstract .....	50
Keywords .....	51
8.2. Introduction.....	51
8.3. Material and methods.....	54
8.4. Results .....	58
8.5. Discussion .....	60
8.6. Conclusion .....	62
8.7. Acknowledgments.....	63
8.8. Figures .....	63
8.9. References.....	65
9 Anhang.....	70

## 1 Einleitung

Der Rückzug von Gletschern in Hochgebirgsregionen ist eine der am besten dokumentierten Folgen des globalen Wandels (z.B. Oerlemans, 2005). In den Europäischen Alpen lag der Anstieg der Temperaturen während der letzten 50 Jahre mehr als doppelt so hoch wie der weltweite Durchschnitt (Cannone et al., 2008). Das führt zur Entstehung offener Pionierstandorte, die für viele Pflanzenarten neue ökologische Nischen bieten. Zu den allerersten Besiedlern solcher seit kurzem eisfreien Gletschervorfelder mit frühen Sukzessionsgemeinschaften zählen alpine Weiden (z.B. Cannone et al., 2008). Zudem ist schon seit langem bekannt, dass offene oder gestörte Standorte mit der Entstehung von Hybriden assoziiert sind. Immer wieder wurden intensive Hybridisierungsvorgänge auf Gletschervorfeldern beobachtet (Whittaker, 1993), was diese somit zu potentiellen Hot-Spots für die Bildung und Etablierung von Hybriden macht.

Bei diesem Projekt handelt es sich um eine Pilotstudie über natürliche Populationen eines *Salix*-Hybriden und seiner Elternarten einer natürlichen *Salix*-Population auf einem erst seit kurzem eisfreien Gletschervorfeld in den Schweizer Alpen. Etwa 20 *Salix*-Arten gibt es an diesem Standort, von denen einige in starkem Ausmaß hybridisieren. Ziel dieser Arbeit ist eine Charakterisierung der genetischen Struktur, der morphologischen Besonderheiten, der Fertilität und der Habitatspräferenzen der lokalen Populationen von *Salix helvetica* (VILL.) und *Salix purpurea* (L.) und ihres Hybriden. Diese beiden Elternsippen sind normalerweise ökologisch und geographisch voneinander getrennt, hybridisieren am Gletschboden aber in großem Umfang.

Diese Arbeit richtet einen Fokus auf die Frage, ob die Ausbildung von Hybriden mit Veränderung der ökologischen Nischen verbunden ist und ob im weiteren Sinne eine erfolgreiche Etablierung von Hybriden in neuen oder extremen Habitaten potentiell zur Artbildung führen kann.

Anhand von Bodenuntersuchungen und Vegetationsaufnahmen analysiere ich die Habitat-Präferenzen der Hybrid-Population und stelle sie den Präferenzen der jeweiligen Elternarten gegenüber. Es wird außerdem der Frage nachgegangen, ob die Hybriden Habitate bevorzugen, die intermediär sind zwischen denen der Elternarten, wie z.B. von Anderson

(1948, 1949) beschrieben, oder ob sie in der Lage sind Standorte zu kolonisieren, die relativ zu den Ansprüchen der Elternsippen extremere ökologische Situationen abdecken.

Zusammengefasst sollen also folgende Fragen im gesamten Projekt beantwortet werden:

- Sind die Hybriden häufiger im Untersuchungsgebiet anzutreffen als die Elternarten und beweisen sie somit ein höheres Kolonisierungspotential?
- Sind die Hybriden in genetischer Hinsicht zwischen beiden Eltern intermediär und gibt es neue Allele, die einzig und allein in den Hybriden vorkommen, aber in keiner der Elternarten? Gibt es Hinweise auf Rückkreuzungen und führt die evolutionäre Dynamik letztendlich zur Bildung einer neuen Art?
- Sind Hybriden morphologisch intermediär zwischen den Elternarten oder bilden sie neue Eigenschaften aus?

Meine Diplomarbeit konzentriert sich dabei im Wesentlichen auf die letzte dieser vier Fragen.

## 1.1. Gletschervorfeld

Um das Verhältnis zwischen fortschreitendem Klimawandel (siehe Abbildung 1) und Hybrid-Evolution zu untersuchen, bieten die Gletschervorfelder in den Europäischen Alpen ein interessantes Versuchsfeld. Gletschervorfelder gelten als Extremstandorte aufgrund ihrer geringmächtigen Bodenschicht und Vegetationsdeckung, ihres geringen Nährstoffgehalts und des periodischen Auftretens von Trockenheit. Außerdem sind sie einer gewissen Instabilität durch häufige Lawinenabgänge, Winderosion und Frosthebungen ausgesetzt (Erschbamer et al., 2008). Sie bieten aber die Möglichkeit die Häufigkeit und die Fitness der ersten Hybridgenerationen zu untersuchen, was wichtig ist, um herausfinden zu können, wie hoch das evolutive Potential von eventuell entstehenden Hybriden ist (z.B. Arnold, 1997). Außerdem bieten alpine Standorte ganz allgemein gute Bedingungen, um natürliche Hybridisierungsprozesse zu studieren, da der direkte menschliche Einfluss durch Land- und Forstwirtschaft, sowie durch andere lebensraumzerstörende Aktivitäten hier noch verhältnismäßig gering ausfällt.

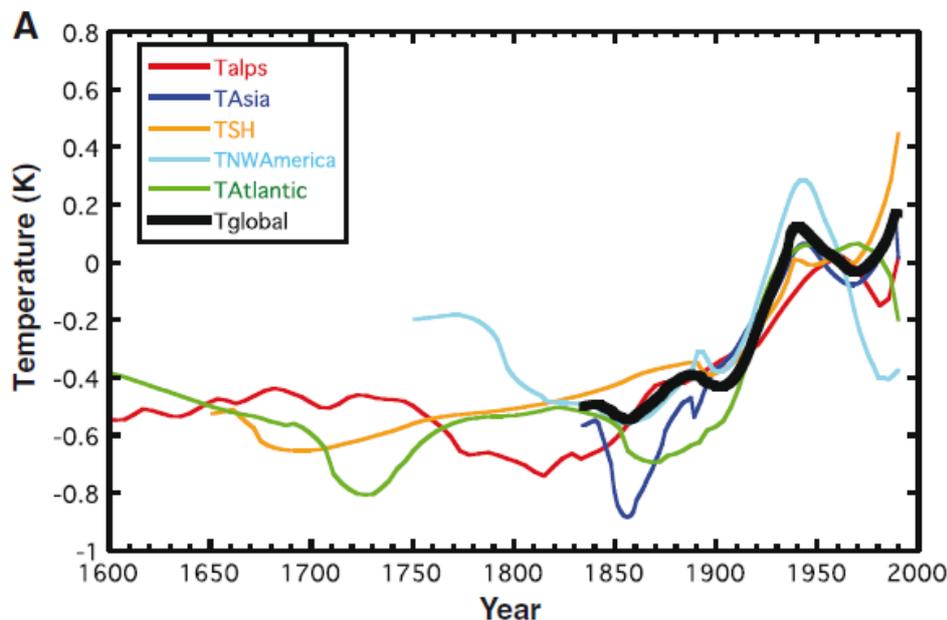


Abbildung 1. Temperatur Rekonstruktion für verschiedene Regionen. Die schwarze Kurve zeigt einen geschätzten globalen Mittelwert. SH=Südliche Hemisphäre (Oerlemans, 2005, Science 308).

## 1.2. Der Rhônegletscher

Der Rhônegletscher ist ein sogenannter Talgletscher mit einem zusammengesetzten Becken (Müller et al., 1980) und befindet sich an der Quelle der Rhône im Nordosten des Kantons Wallis (Schweiz) am Fuß des Gotthardmassivs. Kinzl (1949) definiert das „Gletschervorfeld“ als das Gelände zwischen dem heutigen Gletscherende und den Moränen des Vorstoßes von 1850 und der übrigen nachwärmezeitlichen Gletschervorstöße. Während der Eiszeiten war der Rhônegletscher der größte Gletscher im Gebiet der heutigen Schweiz. Er ist einer der am besten erforschten Gletscher der Alpen, da bereits im Jahr 1874 mit ersten geodätischen Messungen begonnen wurde. „Mitte des 16. Jahrhunderts endete er vermutlich bei der Siedlung Gletsch. In den letzten Jahrhunderten erlebte er mehrere Schwankungen und zog sich weiter zurück. In den Jahren 1780-1810 schmolz er stark ab, stieß 1812-1818 um 420 m vor und erreichte 1856 wieder Gletsch. Ab 1857 schmolz der Gletscher, unterbrochen von kleineren Vorstößen, kontinuierlich ab“ (Summermatter, 2010). Durchschnittlich hat sich der Rhônegletscher seit 1874 jährlich um 8,5 m zurückgezogen und dabei ebenfalls jährlich etwa 25 cm an Eisdicke eingebüßt (siehe Abbildung 2). Im Jahr 2007 war er noch 7,85 km lang und wies eine Fläche von 15,9 km<sup>2</sup>, sowie ein Volumen von 2 km<sup>3</sup> auf“ (Summermatter, 2010).



Abbildung 2. Das Bild links zeigt die Siedlung Gletsch und dahinter den Rhônegletscher in seiner noch mächtigen Ausprägung im Jahr 1900. Das rechte Bild zeigt die gleiche Szene aus gleicher Perspektive im Jahr 2008. (Bilder aus: <http://www.swisseduc.ch/glaciers/alps/Rhônegletscher/Rhônegletscher-00-08-de.html>)

### 1.3. Klima

Das Klima im Gebiet des Rhônegletschers ist rau und niederschlagsreich (Weilenmann, 1979). Es handelt sich um ein typisches Hochgebirgsklima. Die Niederschläge fallen hauptsächlich im Winter und im Frühling, wohingegen die Sommer relativ trocken sind. Abhängig von Schneemenge und Witterung dauert die Abbauphase der Schneedecke in Gletsch bis etwa Anfang Juni (Müller, 1980). Dieser Zeitpunkt markiert in durchschnittlichen Jahren den Beginn der Vegetationsperiode, die nicht länger als viereinhalb bis fünf Monate dauert (Schubiger-Bossard, 1988).

### 1.4. Vegetation

Der Gletschboden am Rhônegletscher dient schon seit vielen Jahrzehnten als beliebtes Untersuchungsgebiet. So gibt es bereits umfangreiche Vegetationsaufnahmen von Coaz (1886), Frey (1922), Friedel (1938) oder Luedi (1945, 1958). Artendichte und Diversität steigen vor allem in den ersten Sukzessionsstadien rasant an und erreichen einen Höhepunkt, bevor sich allmählich eine Balance einstellt (Walker & del Moral, 2003). An Gletschervorfeldern in den Zentralen Alpen erreicht die Diversität nach etwa 40-50 eisfreien Jahren dieses stabile Gleichgewicht (Raffl et al. 2006).

Das Gebiet unterhalb des Rhônegletschers bietet also auf engem Raum eine große Vielzahl an Arten und besticht vor allem durch verschiedene Sukzessionsstadien, die von seiner relativ kurzen Besiedlungszeit herrühren. So beschreibt zum Beispiel Schubiger-Bossard (1988) in ihren Vegetationsökologischen Untersuchungen auf dem gesamten Gletschervorfeld insgesamt 382 höhere Pflanzenarten, was rund 13% der gesamten Schweizer Flora umfasst. Außerdem beschreibt sie über 40 verschiedene Pflanzengesellschaften, die hier ausgebildet sind. Allein innerhalb unserer Versuchsflächen konnten wir das Vorkommen von 257 Arten nachweisen (siehe Artenliste 1.5.).

Unser Untersuchungsgebiet innerhalb des Gletschervorfeldes liegt unterhalb der Waldgrenze in der oberen subalpinen Stufe. Die Klimaxgesellschaft wäre ein lichter Lärchen–Fichten-Mischwald. Die Hänge rund um das Gebiet sind Lawinhänge, daher hat dort wahrscheinlich nie ein geschlossener Wald bestanden. Die Rhône unterteilt das Gebiet in eine breite rechte und eine schmalere linke Talseite. Die Vegetation dieser beiden Seiten ist recht verschieden, was vor allem an der unterschiedlich lang andauernden Schneebedeckung liegt. Das Tal verläuft von Nordost nach Südwest. Dementsprechend haben wir also eine Sonnen- und eine Schattenseite. Die Vegetation der besser besonnten rechten Seite ist von Trockenrasen und Zwergstrauchheiden geprägt, die der schattigeren linken Seite von Frischwiesen und Fettweiden. Das Gebiet ist generell sehr wasserreich, zum einen aufgrund seiner Lage in den niederschlagsreichen Zentralalpen, zum anderen aufgrund der Wasserzufuhr von zwei Gletscherbächen samt zahlreichen Seitenbächen (Schubiger-Bossard, 1988). Des Weiteren muss festgehalten werden, dass im vorderen Bereich extensive Beweidung durch Kühe und Ziegen stattfindet.

## 1.5. Artenliste

Die am Gletschboden innerhalb der 58 Versuchsflächen dokumentierten höheren Pflanzen wurden nach Flora Helvetica (Lauber & Wagner, 2001) bestimmt:

<i>Achillea erba-rotta</i>	<i>Campanula scheuchzeri</i>
<i>Achillea millefolium</i>	<i>Cardamine amara</i>
<i>Achillea nana</i>	<i>Carduus defloratus</i>
<i>Acinos arvensis</i>	<i>Carex bicolor</i>
<i>Adenostyles alliariae</i>	<i>Carex capillaris</i>
<i>Agrostis canina</i>	<i>Carex demissa</i>
<i>Agrostis stolonifera</i>	<i>Carex echinata</i>
<i>Agrostis capillaris</i>	<i>Carex ferruginea</i>
<i>Alchemilla alpina</i>	<i>Carex flava</i>
<i>Alchemilla sect. coriacea</i>	<i>Carex foetida</i>
<i>Alchemilla decumbens</i>	<i>Carex frigida</i>
<i>Alchemilla glabra</i>	<i>Carex nigra</i>
<i>Alchemilla hybrida agg.</i>	<i>Carex pallescens</i>
<i>Alchemilla monticola</i>	<i>Carex sempervirens</i>
<i>Alchemilla splendens</i>	<i>Centaurea scabiosa</i>
<i>Alchemilla straminea</i>	<i>Cerastium arvense</i>
<i>Alchemilla xanthochlora</i>	<i>Cerastium cerastoides</i>
<i>Alnus incana</i>	<i>Cerastium glutinosum</i>
<i>Alnus viridis</i>	<i>Cerastium semidecandrum</i>
<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Chaerophyllum hirsutum</i>
<i>Angelica sylvestris</i>	<i>Chrysanthemum ircutianum</i>
<i>Antennaria dioica</i>	<i>Cicerbita alpina</i>
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Cirsium acaule</i>
<i>Anthyllis vulneraria</i>	<i>Cirsium helenioides</i>
<i>Arabis alpina</i>	<i>Cirsium spinosissimum</i>
<i>Arctostaphylos alpina</i>	<i>Coeloglossum viride</i>
<i>Arnica montana</i>	<i>Convolvulus arvensis</i>
<i>Artemisia vulgaris</i>	<i>Crepis aurea</i>
<i>Aster bellidiastrum</i>	<i>Crepis conyzifolia</i>
<i>Astragalus penduliflorus</i>	<i>Cryptogramma crispa</i>
<i>Athyrium distentifolium</i>	<i>Cynosurus cristatus</i>
<i>Athyrium filix-femina</i>	<i>Dactylis glomerata</i>
<i>Avenella flexuosa</i>	<i>Dactylorhiza maculata</i>
<i>Bartsia alpina</i>	<i>Deschampsia cespitosa</i>
<i>Betula pendula</i>	<i>Dianthus seguieri ssp. seguieri</i>
<i>Biscutella laevigata</i>	<i>Digitalis grandiflora</i>
<i>Botrychium lunaria</i>	<i>Drosera rotundifolia</i>
<i>Briza media</i>	<i>Dryas octopetala</i>
<i>Bupleurum ranunculoides</i>	<i>Dryopteris filix-mas</i>
<i>Calluna vulgaris</i>	<i>Empetrum hermaphroditum</i>
<i>Campanula barbata</i>	<i>Epilobium alpestre</i>

*Epilobium alsinifolium*  
*Epilobium angustifolium*  
*Epilobium collinum*  
*Epilobium fleischeri*  
*Equisetum arvense*  
*Equisetum pratense*  
*Equisetum ramosissimum*  
*Erigeron uniflorus*  
*Euphrasia minima*  
*Euphrasia rostkoviana*  
*Festuca quadrifolia*  
*Festuca rubra*  
*Festuca spectabilis*  
*Festuca valesiaca*  
*Fragaria vesca*  
*Galeopsis tetrahit*  
*Galium anisophyllum*  
*Gentiana nivalis*  
*Gentiana punctata*  
*Gentiana purpurea*  
*Gentiana ramosa*  
*Geranium robertianum*  
*Geranium sylvaticum*  
*Geum montanum*  
*Geum urbanum*  
*Gnaphalium norvegicum*  
*Gymnadenia conopsea*  
*Helianthemum nummularium*  
*Heracleum sphondylium*  
*Hieracium auriculoides*  
*Hieracium angustifolium*  
*Hieracium glaucinum*  
*Hieracium intybaceum*  
*Hieracium lachenalii*  
*Hieracium lactucella*  
*Hieracium murorum*  
*Hieracium pilosella*  
*Hieracium piloselloides*  
*Hieracium prenanthoides*  
*Hieracium staticifolium*  
*Hieracium tomentosum*  
*Hieracium villosum*  
*Hippocrepis comosa*  
*Homogyne alpina*  
*Huperzia selago*  
*Hypochoeris uniflora*  
*Juncus alpinoarticulatus*  
*Juncus jacquinii*

*Juncus trifidus*  
*Juniperus communis ssp. alpina*  
*Larix decidua*  
*Laserpitium halleri*  
*Leontodon autumnalis*  
*Leontodon helveticus*  
*Leontodon hispidus*  
*Leucanthemum vulgare*  
*Lilium martagon*  
*Linaria alpina*  
*Lonicera caerulea*  
*Lotus corniculatus*  
*Luzula desvauxii*  
*Luzula lutea*  
*Luzula multiflora*  
*Luzula sudetica*  
*Luzula sylvatica*  
*Medicago lupulina*  
*Minuartia verna*  
*Myosotis alpestris*  
*Myosotis sylvatica*  
*Nardus stricta*  
*Nigritella nigra*  
*Orobanche minor*  
*Paradisea liliastrum*  
*Parnassia palustris*  
*Pedicularis recutita*  
*Pedicularis tuberosa*  
*Petasites albus*  
*Peucedanum ostruthium*  
*Phleum alpinum*  
*Phyteuma betonicifolium*  
*Phyteuma orbiculare*  
*Picea abies*  
*Picris hieracioides*  
*Pinguicula alpina*  
*Pinguicula leptoceras*  
*Pinguicula vulgaris*  
*Plantago alpina*  
*Plantago lanceolata*  
*Plantago major*  
*Platanthera bifolia*  
*Poa alpina*  
*Poa annua*  
*Poa nemoralis*  
*Poa pratensis*  
*Poa supina*  
*Poa trivialis*

*Polystichum lonchitis*  
*Potentilla aurea*  
*Potentilla erecta*  
*Prunella vulgaris*  
*Pulsatilla alpina* ssp. *apiifolia*  
*Pulsatilla vernalis*  
*Pyrola minor*  
*Ranunculus aconitifolius*  
*Ranunculus acris*  
*Ranunculus grenieranus*  
*Ranunculus kuepferi*  
*Ranunculus montanus*  
*Ranunculus repens*  
*Rhinanthus aristatus* agg.  
*Rhinanthus minor*  
*Rhododendron ferrugineum*  
*Rubus idaeus*  
*Rubus saxatilis*  
*Rumex acetosa*  
*Rumex acetosella*  
*Rumex obtusifolius*  
*Rumex scutatus*  
*Sagina procumbens*  
*Salix appendiculata*  
*Salix daphnoides*  
*Salix foetida*  
*Salix glaucosericea*  
*Salix hastata*  
*Salix hegetschweileri*  
*Salix helvetica*  
*Salix herbacea*  
*Salix myrsinifolia*  
*Salix purpurea*  
*Salix reticulata*  
*Salix retusa*  
*Sanguisorba minor*  
*Saxifraga aizoides*  
*Saxifraga paniculata*  
*Saxifraga rotundifolia*  
*Saxifraga stellaris*  
*Scabiosa lucida*  
*Sedum atratum*  
*Selaginella selaginoides*  
*Sempervivum arachnoideum*  
*Sempervivum montanum*  
*Sempervivum tectorum*  
*Senecio doronicum*  
*Senecio incanus* ssp. *incanus*

*Silene acaulis*  
*Silene dioica*  
*Silene nutans*  
*Silene rupestris*  
*Silene vulgaris*  
*Soldanella alpina*  
*Solidago virgaurea*  
*Sorbus aucuparia*  
*Sorbaria sorbifolia*  
*Thesium alpinum*  
*Thymus praecox* ssp. *polytrichus*  
*Tofieldia calyculata*  
*Trichophorum cespitosum*  
*Trifolium badium*  
*Trifolium pratense* ssp. *nivale*  
*Trifolium repens*  
*Tussilago farfara*  
*Urtica dioica*  
*Vaccinium gaultherioides*  
*Vaccinium myrtillus*  
*Vaccinium vitis-idaea*  
*Valeriana officinalis*  
*Valeriana tripteris*  
*Veratrum album*  
*Veronica bellidioides*  
*Veronica chamaedrys*  
*Veronica fruticans*  
*Veronica officinalis*  
*Vicia cracca*  
*Viola biflora*  
*Viola palustris*

## 1.6. Hybridisierung

Hybridisierung ist ein bedeutender Evolutionsprozess und wichtig bei der Etablierung genetischer Vielfalt bei Blütenpflanzen. Man versteht darunter das Entstehen eines oder mehrerer Individuen, die aus der Kreuzung von Eltern verschiedener Arten oder Unterarten hervorgehen. Hybridisierung verursacht breite Variation, phänotypische Plastizität und vor allem eine neue Kombination von Merkmalen, was wiederum das adaptive Potential erhöht. Normalerweise sind präzygotische Kreuzungsbarrieren zwischen verschiedenen Arten bedeutender für reproduktive Isolation als postzygotische (Rieseberg & Willis, 2007). Darunter versteht man vor allem geographische oder ökologische Isolation, aber auch unterschiedliche Blütezeiten oder unterschiedliche Bestäuber, die dazu beitragen, dass Bestäubung und Befruchtung oft schon von vornherein verhindert werden.

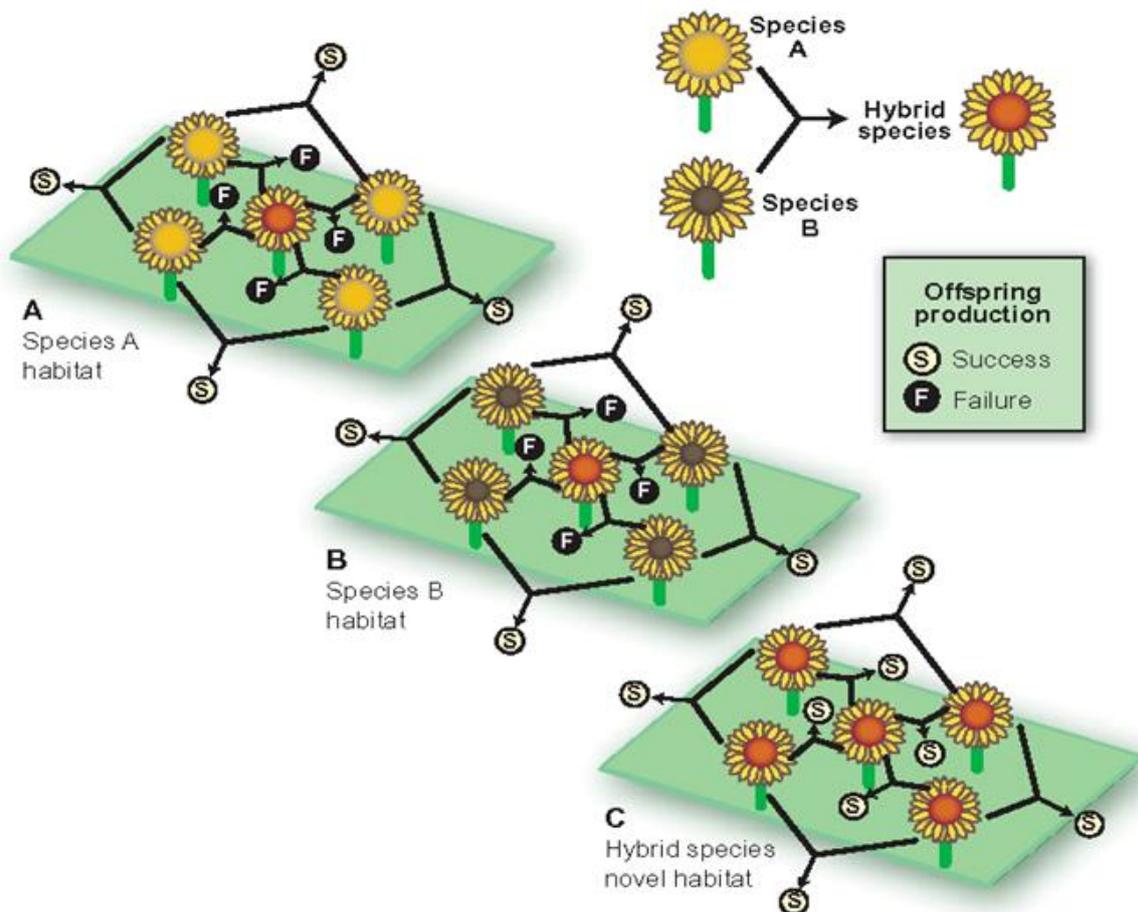


Abbildung 3. Hybriden können mit den Elternarten nicht konkurrieren, wenn diese in ihrem ökologischen Optimum stehen. Sie können sich erfolgreicher etablieren, wenn sie neue Nischen besiedeln (Abbott, 2003, Science 301).

In einem Habitat, in dem eine Elternart sich in ihrem ökologischen Optimum befindet, entstehen gelegentlich fertile Hybriden, die von den Eltern aber durch starke postzygotische Barrieren reproduktiv getrennt sind. Fortpflanzung zwischen dem Hybriden und der Elternart resultiert, wenn überhaupt, in sterilem Nachwuchs. Durch die Besiedlung einer eigenen neuen Nische, und daher ohne den Konkurrenzdruck der Eltern, können sich die Hybriden leichter etablieren (siehe Abbildung 3).

Wie schon erwähnt, hat Klimawandel einen sehr starken Einfluss auf Ökosysteme, ganz speziell aber auf Hochgebirge. Unter dem Druck steigender Temperaturen verschieben sich die Vegetationszonen nach oben. Viele Arten kommen miteinander in Kontakt, die sonst getrennt voneinander auftreten und neue Nischen werden geschaffen (Gottfried et al., 2012). Sind in so einem Fall nun die vorhin beschriebenen Kreuzungsbarrieren absent, begünstigt das die Entstehung von Hybriden.

Experimentelle Versuche haben gezeigt, dass es große Unterschiede zwischen den einzelnen Gattungen hinsichtlich ihres Hybridisierungspotentials gibt. Bei manchen Gattungen ist es selbst im Labor schwierig, interspezifische Hybriden zu erzeugen, bei anderen wiederum bringen die entferntest verwandten Arten innerhalb der Gattung fertile oder semifertile Hybriden hervor (Anderson & Schafer, 1931).

Hybridnachkommen sind häufig von viel größerer phänotypischer Variation verglichen mit der Elterngeneration. Das reicht von Individuen, die einem der beiden Elternarten äußerlich komplett gleichen, über Intermediäre, die Merkmale beider Eltern in sich tragen, bis hin zu Individuen bei denen die Entstehung von ganz neuen Eigenschaften zu beobachten ist (Soltis & Soltis, 2009). Zwar ist es sehr oft der Fall, dass Hybride ein „Dead End“ in evolutiver Hinsicht darstellen, da sie in ihrer Fitness eingeschränkt sind (z.B. Rieseberg et al., 1996), aber auch das Gegenteil wurde schon beobachtet, wobei die Hybriden gegenüber ihren Eltern klare Vorteile in ihrer Fitness in Bezug auf äußere Bedingungen an den Tag legten. Hybrid-Fitness ist jedenfalls sehr variabel und hängt sehr stark von diversen Umweltbedingungen ab. In der Tat können Hybriden aber fitter als die Elternarten sein, was Selektion in Richtung der Hybriden nach sich ziehen sollte (Arnold, 1997; Hochwender et al., 2000). Sollten also  $F_1$  Hybride ein gewisses Maß an Fertilität besitzen, dann haben sie das Potential via „Evolutionary Novelty“ neue Arten zu bilden (Arnold, 1997).

Eine neue Kombination elterlicher Allele in der F<sub>2</sub> Generation resultiert in transgressiver Segregation und fördert die Entstehung eines extremen Phänotyps, der auch in der Lage ist extremen Bedingungen standzuhalten, verglichen mit dem der Elternarten (Rieseberg & Willis, 2007). Es ist daher wahrscheinlich, dass solche neuen Phänotypen erfolgreicher sind in ihrer Strategie extreme Standorte zu besiedeln, da sie sich besser an extreme Bedingungen und Habitate anpassen können als ihre Eltern. Das belegen Versuche (siehe Abbildung 4), die beispielsweise an homoploiden Hybriden von Sonnenblumen durchgeführt wurden (Rieseberg et al., 2003).

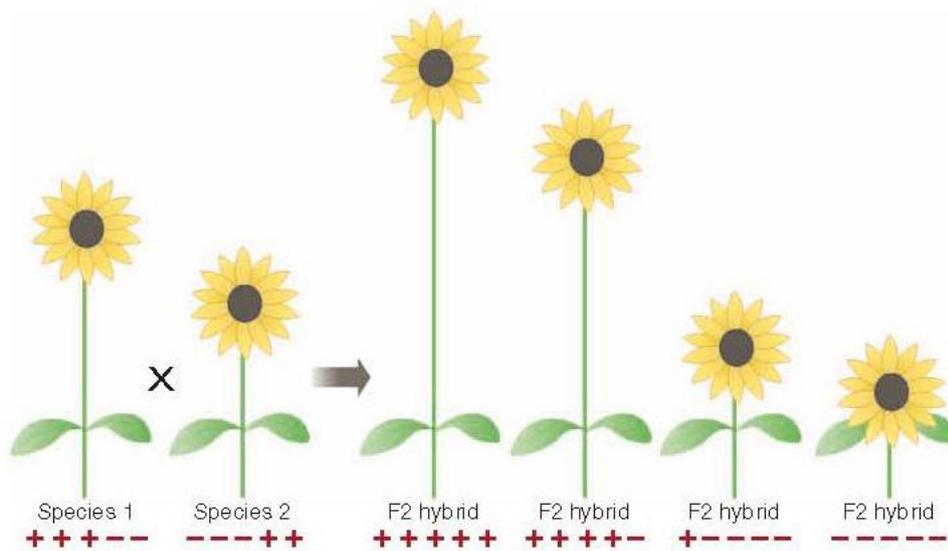


Abbildung 4. Schema von Transgressiver Segregation (Rieseberg & Willis, 2007, Science 317)

## 1.7. Modell-Arten

Die Gattung *Salix* umfasst weltweit etwa 400 Arten (Skvortsov, 1999). Für die gesamte Schweiz sind 29 Arten beschrieben (Lautenschlager, 1983). Früher stellte man nur die Gattungen *Salix*, *Populus* und *Chosenia* in die Familie der Salicaceae (Weidengewächse), während manche Autoren heute dazu neigen, auch über 50 ehemals in der Familie der Flacourtiaceae eingeordnete Gattungen dazuzuzählen (z.B. Chase et al., 2002).

Während viele *Salix* Arten an Insektenbestäubung angepasst sind, kommt bei vielen arktischen und alpinen Arten, aber auch bei manchen Tieflandarten Windbestäubung vor (Karrenberg et al., 2002b). Weiden gelten aufgrund ihrer Plastizität im Fortpflanzungsverhalten, der weiträumigen Samenausbreitung durch den Wind, ihrer Fähigkeit zur raschen Keimung und zur vegetativen Vermehrung als Pionierpflanzen. So können sie „sehr rasch neue und auch weit entfernte Lebensräume besiedeln und sich an verschiedensten Standorten etablieren. [...] Diese Form der Vermehrung begünstigt vor allem die Ausbreitung von Hybriden, die in der Samenproduktion meist schwächer sind als reine Arten“ (Hörandl et al., 2002). Das hohe Kreuzungs-Potential innerhalb der Gattung wurde bereits im 19. Jahrhundert durch umfangreiche Kreuzungsversuche nachgewiesen (Wichura, 1865). Wimmer (1866) erkannte erstmals die Hybridnatur einer Vielzahl von Sippen, die bis dahin als Arten beschrieben worden waren. Aber auch moderne populationsgenetische Studien belegen das enorm hohe Hybridisierungspotential zwischen den verschiedensten Artpaaren (z.B. Beismann et al., 1997; Triest et al. 1997, 2000, 2001; Hardig et al., 2000; Barcaccia et al., 2003; Meneghetti et al., 2007).

Die Hybriden können den Elternarten im vegetativen Wachstum gleichwertig oder sogar überlegen sein und sich durch abgebrochene, bewurzelte Zweige erfolgreich klonal vermehren (Salick & Pfeffer, 1999). Durch Versuche von z.B. Mosseler (1990) oder Salick & Pfeffer (1999) konnte an experimentell hergestellten Hybriden im Vergleich zu den Elternarten eine eingeschränkte bis unverminderte Fertilität nachgewiesen werden, womit auch das Potential zu Rückkreuzungen und Bildung von Hybridschwärmen gegeben ist. Da die meisten Arten wenige endogene Kreuzungsbarrieren aufgebaut haben, erklärt sich dadurch sowohl das hohe Hybridisierungspotential über die Sektionsgrenzen hinweg, als auch die oft massive Hybridisierung beim gemeinsamen Vorkommen nächstverwandter

Arten. Weiden hybridisieren aber durchaus nicht willkürlich miteinander, auch wenn sie in dichten Beständen miteinander wachsen. Manche Arten scheinen sogar trotz gemeinsamen Vorkommens niemals zu hybridisieren (Hörandl et al., 2002). Die meisten Arten sind entweder geographisch durch Höhenlage oder Längengrad gänzlich von ihren nächsten Verwandten isoliert oder aber saisonale (phänologische) Isolation oder Inkompatibilität von Pollen und Stempel werden als Kreuzungsbarrieren wirksam.

Dennoch spielt der Verwandtschaftsgrad der Elternarten eine große Rolle für die Hybridisierung, wie bereits von Skvortsov (1968), Argus (1974), Neumann (1981) und Mosseler (1990) diskutiert wurde. Arten derselben Sektion hybridisieren generell häufiger als Arten verschiedener Sektionen. In diesem Zusammenhang stellt Skvortsov (1968) *S. helvetica* in die Sektion *S. sect. Villosae* (Andersson) und *S. purpurea* in die *S. sect. Helix* (Dumort).

Rechinger (1957) verwies in Bezug auf das Hybridisierungspotential auch auf die Bedeutung des Ploidiegrades der Elternarten. Bei mehr als der Hälfte aller Hybriden weisen die Eltern jeweils die gleiche Ploidiestufe auf. *S. helvetica* und *S. purpurea* besitzen den gleichen Chromosomensatz  $2n=38$  ( $2x$ ). „Bei statistischer Auswertung (Signifikanzniveau 0,01) zeigen Ploidiegrad und Häufigkeit der einzelnen Hybriden eine signifikante Korrelation. Die Kreuzungsversuche von Mosseler (1990) an nordamerikanischen Salices haben gezeigt, dass bei gleicher Ploidiestufe der Eltern sieben von elf (=63,6%)  $F_1$ -Bastarde überlebensfähig waren, bei verschiedener Ploidiestufe nur zwei von acht (=25%). Das übereinstimmende Ploidieniveau dürfte somit nicht nur ein wichtiger Faktor sein, dass ein Bastard überhaupt zustande kommt, sondern fördert möglicherweise auch die Häufigkeit der einzelnen Bastarde“ (Hörandl et al., 2002).

„Die Ausbildung eines eigenständigen Areals und eines spezifischen Standortverhaltens sind grundlegende Merkmale einer Weidenart“ (Hörandl et al., 2002). Da nächstverwandte Arten meist räumlich getrennt voneinander auftreten, da sie zum Beispiel unterschiedliche Höhenstufen bevorzugen, ist Hybridisierung bei gemeinsamem Vorkommen in der Natur eher selten. Wenn dennoch Arten derselben Sektion überlappende Arealteile und ähnliche Standorte aufweisen, so kommt es häufig zu Hybridbildung (Hörandl et al., 2002). Die meisten Weiden weisen ein sehr spezifisches Standortsspektrum auf. Auch die Bodeneigenschaften spielen eine artspezifische Rolle (Martini & Paiero, 1988). Generell

bevorzugen sie feuchte und lichte Standorte. Eine gute Wasserversorgung in den obersten Bodenschichten ist für das Überleben des Sämlings von großer Bedeutung (z.B. Karrenberg & Suter, 2003). „Nur wenige Arten können auf trockenen Böden vorkommen, und nur wenige Arten ertragen halbschattige Standorte. Weiden treten daher vorwiegend auf Pionier- und Sonderstandorten auf, in geschlossenen, klimaxnahen Wäldern sind sie kaum jemals anzutreffen. Vegetationsfreie Standorte wie z.B. Gletscherrückzugsgebiete können innerhalb von ca. 100-200 Jahren neu besiedelt werden, wie es Lautenschlager-Fleury & Lautenschlager (1985) am Gletschboden [...] gezeigt haben“ (Hörandl et al., 2002).



Abbildung 5. *Salix helvetica* am Gletschboden; Foto von F. Hadacek (2010)

Populationen und ist gleichzeitig auch eine der am häufigsten auftretenden Pflanzen am Gletschboden.

Die Elternarten des von uns untersuchten Hybriden unterscheiden sich in diesem Fall massiv in ihren ökologischen Präferenzen. *S. helvetica* (siehe Abbildung 5) ist ein subalpin bis alpin vorkommender Strauch, typisch für *Salicetum helveticae* Gesellschaften (z.B. Grabherr und Mucina, 1993). Sie wächst auf silikatischem Gesteinsuntergrund bzw. auf sauren Böden, in erster Linie auf Geröll und feuchtem Block- und Ruhschutt. Sie ist oft mit anderen Zwergstrauch-Gesellschaften vermischt, bildet große und dichte



Abbildung 6. *Salix purpurea* am Gletschboden; Foto von F. Hadacek (2010)

fleischeri, sensu Schubiger-Bossard, 1988).

*S. purpurea* (siehe Abbildung 6) ist gewöhnlich ein Pionierstrauch in tiefliegenden Flusslandschaften und Feuchtgebieten (*Salicetea purpureae*). Sie wächst an Ufern der Fließgewässer auf mehr oder weniger neutralen Auböden (pH-indifferent), besitzt aber eine große ökologische Amplitude (feuchte bis trockene Böden und niedere bis hohe Lagen). An Gletschervorfeldern stößt sie an die Grenzen ihres Höhenspektrums und wächst hier hauptsächlich an offeneren, trockeneren Moränen. (*Epilobetietum*

Bereits im Jahr 1886 beschreibt Coaz die Wiederbesiedlung des Gletschbodens. Er fand innerhalb nur weniger Jahre nach dem Rückzug des Gletschers schon beachtliche 70 Arten, darunter bereits vier Holzpflanzen. Neben *Alnus viridis* (DC.) und *Salix retusa* (L.) stellen sich hier *Salix helvetica* und *Salix purpurea* in die Reihe der Erstbesiedler.

## 2 Fragestellungen

Die folgenden drei Hypothesen sollen getestet werden:

(1) Die Hybriden von *Salix helvetica* und *Salix purpurea* sind hauptsächlich sterile  $F_1$  Hybriden, die immer wieder neu von den Elterngenerationen gebildet werden. Da  $F_1$  Hybriden normalerweise intermediäre Genotypen repräsentieren, wird erwartet, dass sie in erster Linie Standorte besiedeln, deren ökologische Bedingungen auch intermediär sind zwischen den Habitaten, die von den Eltern bevorzugt werden und weiters, dass sie hinsichtlich ihres morphologischen Phänotyps intermediär sind. Wenn die Fertilität der Samen der Hybriden gering ist, könnte eine  $F_1$  dominierte Hybridzone entstanden sein, ohne evolutives Potential, so wie es auch schon bei anderen Sträuchern beobachtet wurde, z.B. bei *Rhododendron* (Milne et al., 2003) oder bei *Phyllodoce* (Kameyama et al. 2008).

(2) Die Hybriden sind zum Teil fertil und haben eine  $F_2$  Generation oder spätere Generationen gebildet. Bereits in der  $F_2$  Generation kann transgressive Segregation auftreten, was zur Bildung von rekombinierten, neuen Genotypen mit neuen Merkmalen verglichen zu denen der Eltern führt. In diesem Fall könnten die Hybriden in der Lage sein, Habitate zu besiedeln, die außerhalb des Spektrums der Elternarten liegen und könnten dadurch die Fähigkeit besitzen, unter extremen Bedingungen zu bestehen. Das kann unter den extremen Gegebenheiten auf einer offenen Gletschermoräne von großem Vorteil sein. Dieses Szenario würde auf ein Potential für hybridogene Artbildung schließen lassen.

(3) Die Hybriden sind zum Teil fertil und kreuzen hauptsächlich mit den Elternarten. Durch geringe Kreuzungsbarrieren gegenüber den Eltern und höhere Fertilität der Hybriden könnte Rückkreuzung und Introgression von Merkmalen von einer Art zur anderen stattgefunden haben. Introgressive Hybridisierung führt zu vielen Übergangsformen zwischen den

Elternarten und Verwischung der Artgrenzen. Solche Prozesse bergen das Potential, die Elternarten zu verdrängen. Frühere molekulare Untersuchungen an anderen Art-Paaren bei Weiden haben gezeigt, dass introgressive Hybridisierung bei Tiefland-Weiden nur eine untergeordnete Rolle spielt (Beismann et al. 1997; Triest et al. 2000). Allerdings ist es, den morphologischen Mustern nach, wahrscheinlich, dass Introgression bei alpinen Weidenarten mit überwiegend ökologischen Kreuzungsbarrieren eher stattfindet (Hörandl, 1992).

Diese drei Hypothesen schließen sich gegenseitig nicht unbedingt aus, aber die Untersuchung der Hauptmerkmale gibt einen Einblick in das evolutive Potential von Hybriden. Szenario (1) würde kein Potential für eine längerfristige Evolution erkennen lassen, aber Szenarios (2) und (3) würden für ein Potential für die Bildung neuer Arten sprechen und würde zugleich indizieren, dass Gletschervorfelder „Hotspots“ für eine rasche Evolution sein können.

## 3 Material und Methoden

### 3.1. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet Gletschboden befindet sich in einem Tal unterhalb des Rhônegletschers im Kanton Wallis in der Schweiz auf 1700 bis 1800m Seehöhe (Gletsch 1757m) und ist etwa 1900m lang und zwischen 350m und 400m breit (siehe Abbildung 7). Die verschiedenen Vegetationstypen, Sukzessionsstudien und Bodenbedingungen des Gletschbodens in Folge des Gletscherrückzugs sind bereits im Detail auf einer Vegetationskarte (Schubiger-Bossard, 1988) dokumentiert.



Abbildung 7. Gletschboden 2009, betrachtet vom Grimselpass (Foto E. Hörandl), mit dem Hauptverbreitungsgebiet von *S. helvetica x purpurea* Hybriden (gelb gestrichelte Linie).

### 3.2. Freilandarbeit

Alle Daten wurden im Juli und August 2010 gesammelt. Um die räumliche Verbreitung zu bewerten, wurden im Gebiet Versuchsflächen unter der Bedingung ausgewählt, dass jeweils mindestens ein Individuum des Hybriden oder von einer der beiden Elternarten innerhalb der Fläche vorhanden sein musste. Auf diese Art und Weise wurden 48 Flächen zu je etwa

64m<sup>2</sup> ausgewiesen, die über das Gebiet verstreut lagen. Jeweils 5 weitere Versuchsflächen derselben Größe wurden als Referenzflächen an arttypischen Standorten für jede der beiden Elternarten ausgesucht. Die *S. helvetica* Referenzflächen befanden sich direkt im Gebiet in den etwas höher gelegenen, flankierenden Hanglagen. Reine Referenzflächen für *S. purpurea*, die am Gletschboden nicht zu finden waren, wurden im nahegelegenen Rhônetal auf etwa 1360m Seehöhe ausgewählt. Insgesamt gab es somit 58 Versuchsflächen, die zur genaueren Abgrenzung mit Nylonschnur umspannt, und mittels GPS lokalisiert wurden (siehe Abbildung 8). Aus jedem dieser Versuchsfelder wurden Bodenproben der obersten 20 cm entnommen und zur genaueren Analyse ins Labor des Departments für chemische Ökologie und Ökosystemforschung der Universität Wien mitgenommen. Darüber hinaus wurden für jede Fläche Vegetationsaufnahmen nach Braun-Blanquet (1964) durchgeführt.

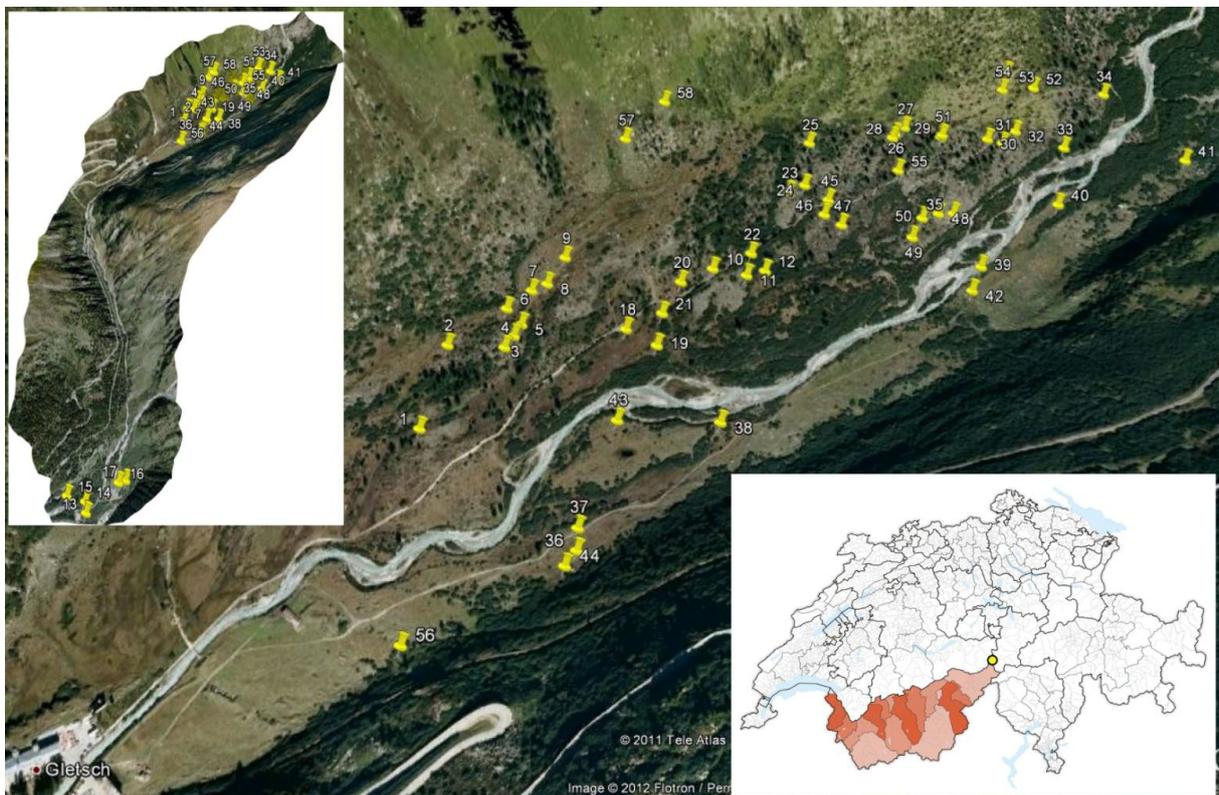


Abbildung 8. Die 58 Versuchsflächen im Gebiet des Gletschbodens (GPS-markiert). Referenzflächen für *S. purpurea* sind im Insert links oben abgebildet. Rechts unten die Lage des Untersuchungsgebietes in der Schweiz. (Bildquelle: © 2011 Tele Atlas, accessed 12/2011).

### 3.3. Bodenanalysen

Die Wasserhaltekapazität (WHK) ist ein wichtiges Maß für die Fähigkeit eines Bodens, Wasser aufzunehmen und gegen die Schwerkraft zu halten. Je feiner die Poren eines Bodens sind, desto stärker wirken Kapillarkräfte und Adsorptionskräfte. Humusteilchen und Tonkolloide halten das Wasser im Boden. Je höher also der Humusgehalt, desto stärker ist die WHK. Jede Bodenart hat ein charakteristisches Wasserhaltevermögen, so können mineralische Böden wie Sand, Lehm oder Ton um die 40% Wasservolumen speichern, während bei organischem Torfboden sogar bis zu 90% seines Volumens aus Wasser bestehen kann (Hartge, 1978). Von der Wasserhaltekapazität lässt sich auch die Nährstoffsättigung ableiten. Die Wiederbesiedlung von Rohböden ist in hohem Maß abhängig von Textur und Bodenwassergehalt (Braun-Blanquet, 1973).

Um die Wasserhaltekapazität (WHK) zu bestimmen, wurde zuerst der Boden durch ein 2mm-maschiges Gitter gesiebt und anschließend 1g des gesiebten Bodens in Aluminiumschälchen eingewogen und im Trockenschrank bei 80°C für mindestens 24 Stunden getrocknet. Die Gewichtsdiﬀerenz von Frisch- und Trockengewicht wurde in Prozent berechnet. Eine 30ml Einwegkunststoffspritze wurde mit WachsfILTERpapier versiegelt, mit angefeuchteter Watte präpariert und mit 5g Frischsubstanz gefüllt (siehe Abbildung 9). Nach dem Wiegen mit einer

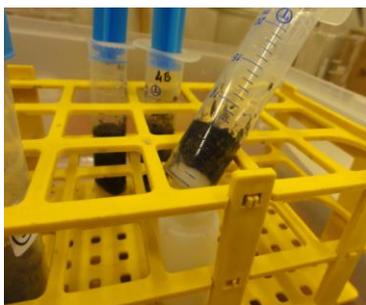


Abbildung 9. Messen der Wasserhaltekapazität (WHK)

Grammwaage wurde 20ml destilliertes Wasser hinzugegeben. Nach 2 stündiger Inkubationszeit entfernte man das Wachspapier, um das Wasser durch die Watte für etwa 15 Minuten abrinnen zu lassen. Danach wog man die Probe nochmal um das Volumen des Sättigungswassers als Differenz zum Anfangsgewicht zu berechnen. Die Wasserhaltekapazität bezieht sich auf das Frischgewicht. Der absolute Wasseranteil [g] wurde aus Frischgewicht – Trockengewicht errechnet. Der Mittelwert aus drei Wiederholungen pro Probe war die Basis der Berechnungen zur Wasserhaltekapazität (g Wasser/ g Frischgewicht).

Im nächsten Schritt wurden aktueller und potentieller pH-Wert gemessen (Schachtschabel et al., 1984; Dunger & Fiedler, 1989; Marschner, 1995). Als wichtigster Parameter im Boden beeinflusst der pH-Wert die Zusammensetzung von Fauna und Flora. Wir maßen die aktuelle

Acidität im destillierten Wasser (1ml) und die potentielle Acidität in 1 ml 0,01 mol.l<sup>-1</sup> Kalziumchlorid-Lösung (CaCl<sub>2</sub>) nach 24-stündiger Inkubation. Ein pH-Meter (Sentron) misst die Spannungsdifferenz zwischen dem elektrischen Potential der H<sup>+</sup> Ionen an der Messelektrode und der Bezugselektrode. Die aktive bzw. aktuelle Acidität entspricht der freien H<sup>+</sup>-Ionenkonzentration in der Bodenlösung. Zur Charakterisierung eines Standortes ist aber auch die potentielle Acidität von Interesse. Sie bezieht die Konzentration der H<sup>+</sup>- und Aluminium (Al<sup>3+</sup>)-Ionen im Kationenbelag der Austauscher mit ein, die durch Kationenaustausch in die Bodenlösung gelangen können und dort die H<sup>+</sup>-Ionenkonzentration deutlich erhöhen können. Der pH-Wert beeinflusst die Verfügbarkeit zahlreicher Nährstoffe und toxischer Schwermetalle, als auch die Aktivität von Mikroorganismen. Zum Beispiel ist bei pH-Werten unter 4 die Nitrifikation stark eingeschränkt. In den meisten mitteleuropäischen Böden schwankt der aktuelle pH-Wert zwischen 3 und 8, wobei ein Großteil der Böden schwach sauer reagiert (pH 5,0-6,5). Die optimale Bodenreaktion für die meisten Böden und die auf ihnen wachsenden Pflanzengesellschaften liegt im mäßig sauren bis neutralen Bereich, d.h. bei einem pH-Wert zwischen 5,0 und 7,5.

### 3.4. Vegetationsaufnahmen

Vegetationsaufnahmen wurden nach der üblichen vegetationsökologischen Aufnahmetechnik nach Braun-Blanquet (1964) durchgeführt. Bei dieser Methode wird die Vegetation der zu untersuchenden Flächen nach Schichten (Baum-, Strauch- und Krautschicht) differenziert und in jeder Schicht alle jeweils vorkommenden Pflanzenarten aufgelistet und ihr jeweiliger Deckungsgrad bewertet. Unter dem Deckungsgrad ist die Bodenfläche, die von den Blättern bedeckt wird, zu verstehen. Die Deckungswerte beruhen auf Schätzungen, aus Erfahrung kann man aber sagen, dass diese im Großen und Ganzen relativ genau sind.

Für die Aufnahmen wurde folgende Schätzskala verwendet:

- r >1% bedeckt; meist nur ganz vereinzelte, kleine Individuen
- + reichlich mit geringem Deckungswert oder ziemlich spärlich mit größerem Deckungswert bis höchsten 5% der Fläche einnehmend
- 1 5-10% bedeckt; Individuenzahl beliebig
- 2 10-25% bedeckt; Individuenzahl beliebig
- 3 25-50% bedeckt; Individuenzahl beliebig
- 4 50-75% bedeckt; Individuenzahl beliebig
- 5 75-100% bedeckt; Individuenzahl beliebig

Darüber hinaus wurden für jede Fläche die Deckungswerte von *S. helvetica*, *S. purpurea* und des Hybriden genauer, nämlich in Prozent, angegeben.

### 3.5. Zeigerwerte nach Ellenberg

Die Zeigerwerte nach Ellenberg (Ellenberg et al., 1992) sind eine konsequente Weiterentwicklung des Konzeptes ökologischer Gruppen. Es handelt sich um ein Bewertungssystem für die ökologischen Ansprüche von Arten entlang einer 9-teiligen Ordinalskala. Die Einstufungen basieren auf Expertenwissen, korrelieren aber in den meisten Fällen gut mit instrumentalen Messungen der entsprechenden Gradienten (z.B. Diekmann 2003, Pröll et al. 2011). Implizit berücksichtigt wird dabei auch das Konkurrenzverhältnis einer Pflanzenart zu anderen Arten, d.h. die Zahlen charakterisieren die „realisierte Nische“ sensu Hutchinson (1957).

#### **Die Lichtzahl (L):**

Hier erfolgt eine Ordnung nach der Schattenverträglichkeit (1 – Tiefschattenpflanze, 9 – Volllichtpflanze). Wichtig ist hier die Beziehung zur relativen Beleuchtung, die am Standort der jeweiligen Art zum Zeitpunkt der vollen Belaubung, bei diffusen Lichtverhältnissen herrscht.

#### **Die Temperaturzahl (T):**

Hier erfolgt eine Ordnung nach Verbreitungsbildern (Arealtypen, besonders Nordgrenze, Höhengrenze). Es wird das Auftreten im Wärmebereich der polaren Zone, der alpinen Höhenstufe bis ins mediterran geprägte Tiefland bewertet (1 – Kältezeiger, 9 – extremer Wärmezeiger).

#### **Die Kontinentalitätszahl (K):**

Ordnung nach Verbreitung in mehr ozeanischen oder kontinentalen Gebieten, zum Beispiel von der europäischen Atlantikküste (1) bis Asien (9).

#### **Die Feuchtezahl (F):**

Hier wird nach der Bodenfeuchtigkeit bzw. der Wasserversorgung beurteilt (1 – Starktrockniszeiger, 9 – Nässezeiger).

**Die Reaktionszahl (R):**

Die Reaktionszahl gibt Aufschluss über das Vorkommen von bestimmten Pflanzenarten in Zusammenhang mit der Bodenreaktion (1 – Starksäurezeiger, 9 – Basen- und Kalkzeiger), das heißt mit den unterschiedlichen pH-Werten des Bodens. Die Reaktionszahl entspricht aber nicht dem pH-Wert.

**Die Stickstoffzahl (N):**

Hier erfolgt eine Einteilung nach der allgemeinen Nährstoffverfügbarkeit für Pflanzen im Boden. Neben dem Stickstoffbedürfnis werden auch andere Makro-Nährstoffe mit einbezogen (1 – extremer Magerkeitszeiger, 9 – extremer Nährstoffzeiger).

Insgesamt wurden 257 Pflanzenarten für das Gebiet bestimmt (siehe Artenliste 1.5.). Nicht eindeutig bestimmbare Exemplare wurden gepresst und getrocknet und zur weiteren Untersuchung unter Zuhilfenahme von Vergleichsbelegen in das Herbarium der Universität Wien gebracht. Danach wurde eine Datenbank im Microsoft® Access 2007 angelegt und jeder Art die entsprechenden Zeigerwerte nach Ellenberg zugeordnet (Ellenberg et *al.*, 1992). Für weitere Berechnungen wurden nun die Zeigerwert-Mittelwerte pro Fläche herangezogen (berechnet unter Ausschluss der Weidenarten selbst), die als Indikator für die abiotischen Verhältnisse am Standort interpretiert werden können (z.B. Lenoir et *al.* 2011).

## 3.6. Statistik

### 3.6.1. Abundanzdichte

Wir adaptierten in einem ersten Schritt eine von Broennimann et al. (2012) entwickelte Methode zum Vergleich der ökologischen Nischen verschiedener Sippen. Verschiedene Anpassungen waren notwendig, da Broennimann et al. Präsenz-Absenz-Daten verwendeten, wir hingegen unsere Abundanz-Daten.

Für alle Berechnungen verwendeten wir zwei verschiedene Datensätze, der eine bestehend aus unseren 58 Flächen, der andere ergänzt durch die Werte von jeweils 46 Referenzflächen von *S. purpurea* und *S. helvetica*, bestehend also aus insgesamt 150 Flächen. Diese Referenzflächen stammten aus der Vegetationsdatenbank Österreichs (Willner et al., 2012). Für *S. helvetica* stellten sie die Gesamtheit der dort gespeicherten Aufnahmen dar, für *S. purpurea* ein gleich großes Zufalls-Sample aus der viel größeren Zahl verfügbarer Aufnahmen. Die Idee der Analyse mit dem erweiterten Sample war es, die Situation am Gletschboden in den Kontext der gesamten Nischenbreite der beiden Elternsippen zu setzen.

Wir berechneten die Abundanzdichte der Arten über jeweils einen Umweltgradienten. Dafür gewichteten wir den Vektor aller (58 oder 150) Variablenwerte (Mittelwerte des jeweiligen Ellenberg-Zeigerwertes pro Fläche) an den Sites mit den Abundanzen der *Salix*-Arten. Die Abundanzwerte entsprechen der Deckung der *Salix*-Arten pro Untersuchungsfläche in Prozent. Außerdem berechneten wir die Dichte der Variablenwerte an den Untersuchungsflächen und dann die Dichte der Arten relativ zur Dichte der Variablenwerte. Die Lichtzahl (L) wurde nicht berücksichtigt, da sie im Kontext der offenen, baumfreien Vegetation des Gletschervorfeldes weniger die abiotische Umwelt/Nische der Weiden, als vielmehr die Wirkung der Weiden auf die Vegetation charakterisiert. Die Verteilung unserer Sippen entlang der gemessenen Gradienten von Wasserhaltekapazität (WHK) und pH-Wert aus unsern Bodenanalysen analysierten wir in derselben Weise.

### 3.6.2. Nischen-Überlappung

Der nächste Schritt war die Berechnung der Nischen-Überlappung zwischen den Arten. Wir verwendeten Schöner's D als Nischen-Überlappungs-Metrik (siehe Broennimann et al., 2012, Warren et al., 2008). Es folgte ein Permutationstest auf Nischen-Äquivalenz. Das heißt wir testeten, ob die beiden konkreten Arten eines Artenpaares (Shyb-Spur, Shyb-Shel, Spur-Shel) eine stärkere Nischendifferenzierung (= kleineres D) haben, als zwei zufällig entlang des gegebenen Gradienten verteilte Arten mit denselben Abundanzen. Dafür verwendeten wir die realen Werte von abiotischen Variablen (= Mittelwerte der Ellenberg-Zeigerwerte der einzelnen Flächen) und Deckungen, ordneten sie aber zufällig einander zu und berechneten dann wieder die Nischen-Überlappung. Das wiederholten wir hundertmal um anschließend zu prüfen, ob der reale D-Wert im Bereich der 5% der kleinsten permutierten D-Werte lag (oder noch darunter). Wäre das der Fall gewesen, wären die Nischen mit einer Wahrscheinlichkeit von 95% voneinander verschiedener, als per Zufall zu erwarten gewesen wäre. Umgekehrt galt, wenn der reale D im Bereich der 5% der größten Zufalls-D gelegen wäre, wären die Nischen mit einer Wahrscheinlichkeit von 95% einander ähnlicher als wir es per Zufall hätten erwarten dürfen – diese Ergebnisse stellen wir hier aber nicht dar, weil die Differenzierung das wesentlich konservativere und in diesem Fall das seriösere Maß ist. Auch hierbei verwendeten wir wieder beide Datensätze, der eine aus 58 Flächen bestehend, der andere aus insgesamt 150 Flächen.

### 3.6.3. Mantel-Test

Des Weiteren führten wir Mantel-Tests durch, um die genetische und standörtliche Ähnlichkeit zwischen den Individuen zu untersuchen. Es wurde also die Korrelation zwischen der genetischen Distanz von 188 Hybrid-Individuen vom Gletschboden, basierend auf den Koordinaten einer PCoA (Principal Coordinates Analysis) und der ökologischen Distanz, basierend auf den Mittelwerten der Ellenberg Zeigerwerte, gemessen. Die Ellenberg-Werte sind auf die Aufnahmen bezogen, d.h. eine Fläche hat nur jeweils einen Wert pro Gradient. Damit jedes der 188 *Salix*-Individuen eine individuelle Position im ökologischen Raum erhielt, wurde für deren Berechnung die Deckung der jeweiligen *Salix*-Art (*S. purpurea*, *S. helvetica*, Hybrid) auf der Fläche als Gewichtungsfaktor verwendet.

Alle statistischen Analysen wurden im Programm „R“ durchgeführt (R Development Core Team, 2009).

## **4 Ergebnisse**

Zu allererst muss festgehalten werden, dass bei ausschließlicher Berücksichtigung von Feldstudien Rückkreuzungen leicht verkannt und fälschlich einer Elternart zugeordnet werden können. Umgekehrt, allerdings unwahrscheinlicher, können manche Eltern auch versehentlich als Hybrid angesprochen und zugeordnet worden sein. Die Ausprägung des Phäno- und Genotyps kann sowohl durch historische Introgression als auch durch rezente Hybridisierung beeinflusst werden, wodurch die Interpretation einzelner Individuen erschwert wird. Die folgenden Auswertungen beruhen ausschließlich auf Feldansprachen.

## 4.1. Bodenanalyse

Die Untersuchung der Böden zeigt, dass die Hybriden saurere Standorte bevorzugen und damit näher bei *S. helvetica* stehen. Die Differenz zwischen aktivem und potentielltem pH-Wert gibt Auskunft über die Fähigkeit eines Bodens Nährstoffe aufzunehmen. Hierbei zeigt sich, dass die Böden der Hybridflächen die größte Differenz vorweisen. Bei der Wasserhaltekapazität (WRC) hingegen hat *S. helvetica* die breiteste „Range“. Die Hybriden liegen hier zwar auch intermediär, dürften aber tendenziell die trockeneren Standorte bevorzugen. Zusammenfassend kann man also sagen, dass die Hybriden auf Böden stehen, die etwa so trocken sind, wie die Böden auf denen *S. purpurea* zu finden ist, die aber gleichzeitig so sauer sind, wie die Böden auf denen *S. helvetica* anzutreffen ist (siehe Abbildung 10).

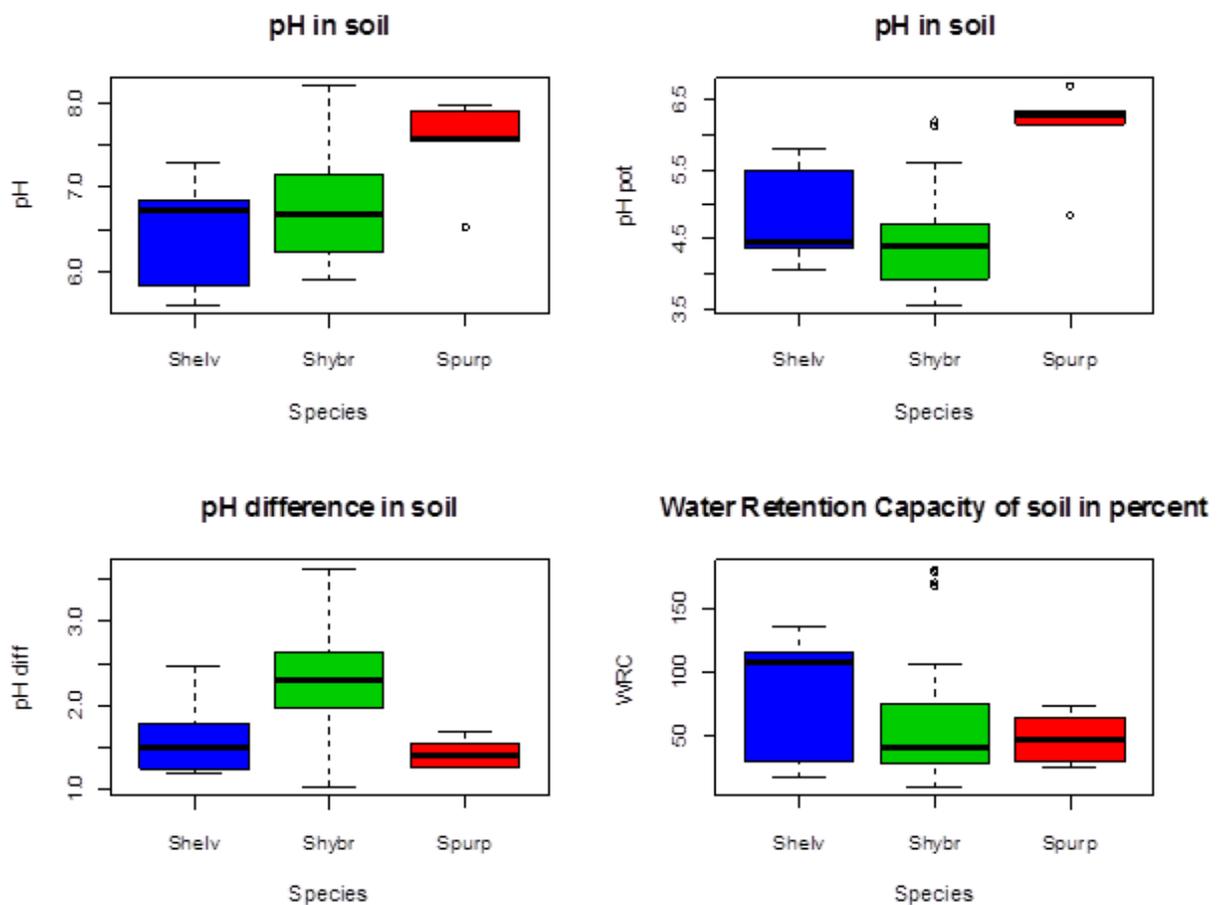


Abbildung 10. Aktuelle und potentielle pH-Werte in den 58 Versuchsfeldern und Differenz der pH-Werte und Wasserhaltekapazität der Böden unter den beiden Elternarten und ihrem Hybriden. Shelv=*S. helvetica*, Shybr=Hybrid, Spurp=*S. purpurea*.

## 4.2. Abundanzdichten

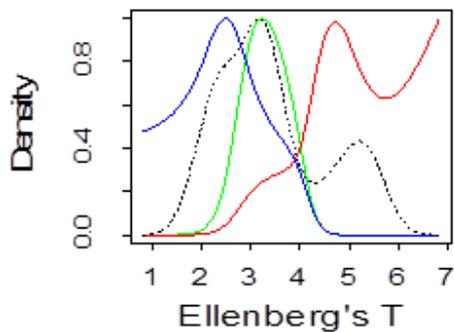


Abbildung 11a. Abundanzdichten der Arten entlang des Temperaturgradienten für 150 Untersuchungsflächen. *S. helvetica*=blau, *S. purpurea*=rot, Hybrid=grün. Die schwarz gestrichelte Linie zeigt die Dichte des Gradienten über alle in die Berechnung einbezogenen Standorte.

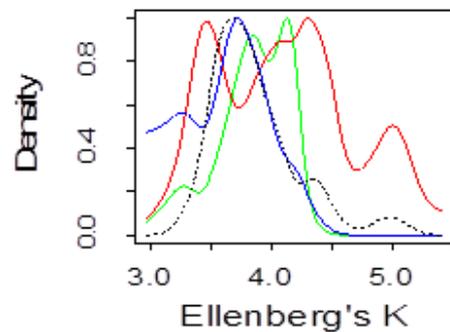


Abbildung 11b. Abundanzdichten der Arten entlang des Kontinentalitätsgradienten für 150 Untersuchungsflächen. *S. helvetica*=blau, *S. purpurea*=rot, Hybrid=grün. Die schwarz gestrichelte Linie zeigt die Dichte des Gradienten über alle in die Berechnung einbezogenen Standorte.

Bei der Untersuchung des größeren Datensatzes zeigt sich, entsprechend unseren Erwartungen, dass *S. purpurea* wärmere, *S. helvetica* kühlere Standorte besiedelt. Der Hybrid ist hier intermediär (Abbildung 11a). Bei der Kontinentalität lässt sich hier kein eindeutiger Trend festmachen, was aber vor allem daran liegen mag, dass die Ost-West-Verbreitung der Pflanzenarten hier im Vergleich zur Höhenverbreitung keine Rolle spielt (Abbildung 11b).

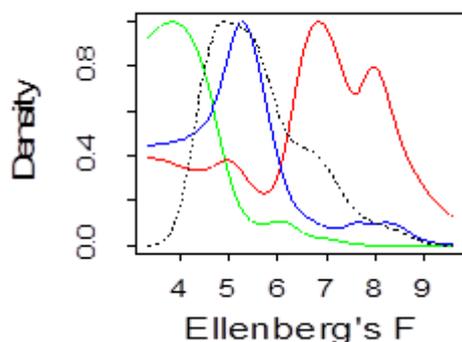


Abbildung 11c. Abundanzdichten der Arten entlang des Feuchtigkeitsgradienten für 150 Untersuchungsflächen. *S. helvetica*=blau, *S. purpurea*=rot, Hybrid=grün. Die schwarz gestrichelte Linie zeigt die Dichte des Gradienten über alle in die Berechnung einbezogenen Standorte.

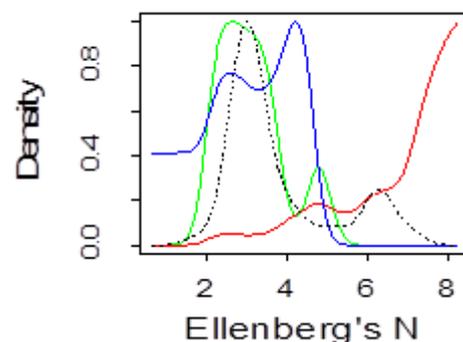


Abbildung 11d. Abundanzdichten der Arten entlang des Nährstoffgradienten für 150 Untersuchungsflächen. *S. helvetica*=blau, *S. purpurea*=rot, Hybrid=grün. Die schwarz gestrichelte Linie zeigt die Dichte des Gradienten über alle in die Berechnung einbezogenen Standorte.

Bezüglich F und N nimmt der Hybrid dagegen keine intermediäre Position ein, sondern besiedelt die trockensten und nährstoffärmsten Standorte. *S. purpurea* kann hier viel weiter ins Feuchte gehen und dürfte zugleich nährstoffreichere Standorte bevorzugen (Abbildungen 11c und 11d).

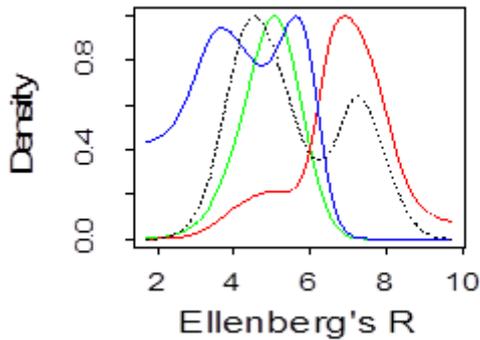


Abbildung 11e. Abundanzdichten der Arten entlang des Reaktionsgradienten für 150 Untersuchungsflächen. *S. helvetica*=blau, *S. purpurea*=rot, Hybrid=grün. Die schwarz gestrichelte Linie zeigt die Dichte des Gradienten über alle in die Berechnung einbezogenen Standorte.

Bezüglich der Reaktionszahl entspricht das Bild unseren Bodenanalysen. *S. purpurea* bevorzugt eher basische Böden, während der Hybrid deutlich ins Saurere wandern kann (Abbildung 11e). Der Hybrid ist hier klar von *S. purpurea* abgegrenzt, von *S. helvetica* aber kaum zu unterscheiden.

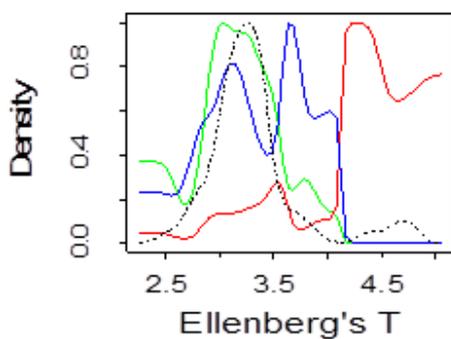


Abbildung 12a. Abundanzdichten der Arten entlang des Temperaturgradienten für 58 Untersuchungsflächen. *S. helvetica*=blau, *S. purpurea*=rot, Hybrid=grün. Die schwarz gestrichelte Linie zeigt die Dichte des Gradienten über alle erhobenen Standorte.

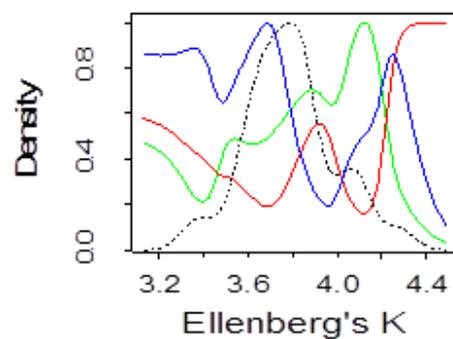


Abbildung 12b. Abundanzdichten der Arten entlang des Kontinentalitätsgradienten für 58 Untersuchungsflächen. *S. helvetica*=blau, *S. purpurea*=rot, Hybrid=grün. Die schwarz gestrichelte Linie zeigt die Dichte des Gradienten über alle erhobenen Standorte.

Fokussiert man nur auf den Gletschboden ändert sich das Bild etwas. Lokal scheint der Hybrid eher die kühleren Standorte zu besiedeln, während *S. purpurea* wieder eher in Richtung der wärmeren Standorte geht (Abbildung 12a). Auch hier spielt die Kontinentalität keine Rolle (Abbildung 12b).

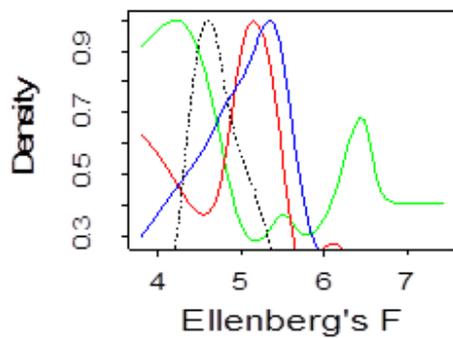


Abbildung 12c. Abundanzdichten der Arten entlang des Feuchtigkeitsgradienten für 58 Untersuchungsflächen. *S. helvetica*=blau, *S. purpurea*=rot, Hybrid=grün. Die schwarz gestrichelte Linie zeigt die Dichte des Gradienten über alle erhobenen Standorte.

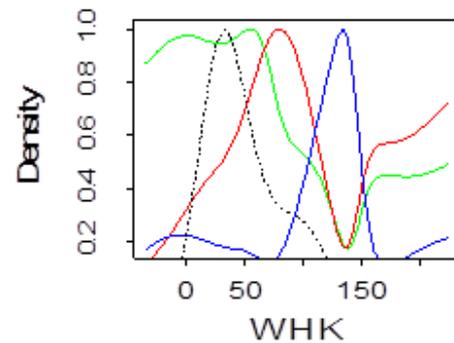


Abbildung 12d. Abundanzdichten der Arten für die Wasserhaltekapazität für 58 Untersuchungsflächen. *S. helvetica*=blau, *S. purpurea*=rot, Hybrid=grün. Die schwarz gestrichelte Linie zeigt die Dichte des Gradienten über alle erhobenen Standorte.

Zwischen Feuchtezahl (F) und der Wasserhaltekapazität (WHK) lassen sich klare Zusammenhänge erkennen, auch wenn bei WHK sich eine deutlichere Differenzierung ergibt. Aber auch hier steht der Hybrid eher im Trockenen (Abbildungen 12c und 12d).

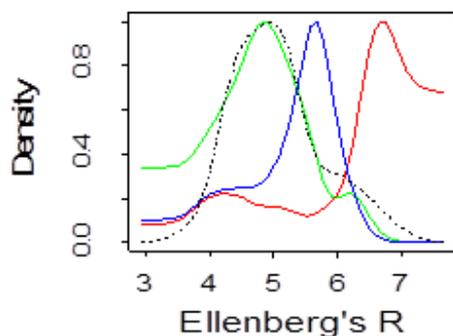


Abbildung 12e. Abundanzdichten der Arten entlang des Reaktionsgradienten für 58 Untersuchungsflächen. *S. helvetica*=blau, *S. purpurea*=rot, Hybrid=grün. Die schwarz gestrichelte Linie zeigt die Dichte des Gradienten über alle erhobenen Standorte.

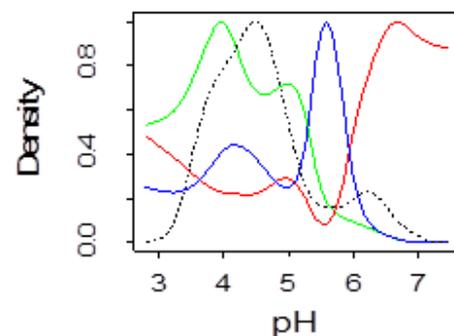


Abbildung 12f. Abundanzdichten der Arten entlang des pH-Werts für 58 Untersuchungsflächen. *S. helvetica*=blau, *S. purpurea*=rot, Hybrid=grün. Die schwarz gestrichelte Linie zeigt die Dichte des Gradienten über alle erhobenen Standorte.

Es zeigt sich auch hier, dass der Hybrid eher saures Milieu bevorzugt. Sehr gut zu erkennen sind die fast identischen Peaks bei den pH-Werten aus unseren Bodenanalysen und der Reaktionszahl (R) der Ellenberg-Zeigerwerte, die sich hier offenbar als geeignete Methode zur Charakterisierung der Standortsbedingungen erweisen (Abbildungen 12e und 12f).

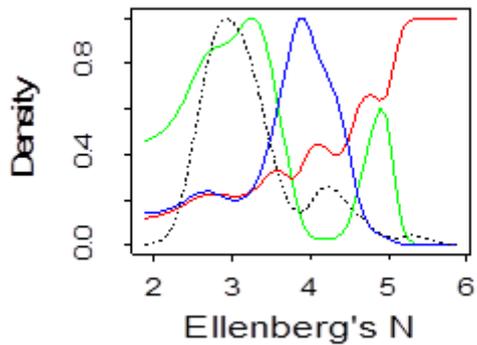


Abbildung 12g. Abundanzdichten der Arten entlang des Nährstoffgradienten für 58 Untersuchungsflächen. *S. helvetica*=blau, *S. purpurea*=rot, Hybrid=grün. Die schwarz gestrichelte Linie zeigt die Dichte des Gradienten über alle erhobenen Standorte.

Auch hier am Gletschboden kann der Hybrid jene Standorte besiedeln, die bezüglich der Nährstoffe am ärmsten sind, wohingegen *S. purpurea* und *S. helvetica* höhere Ansprüche an die Nährstoffversorgung haben dürften (Abbildung 12g).

### 4.3. Nischenüberlappung

Tabelle 1. Schoener's D, ein Maß für die Nischenüberlappung von zwei Arten entlang eines Umweltgradienten. Die Umweltgradienten sind in diesem Fall durch Ellenberg Zeigerwerte der Begleitvegetation auf 58 Untersuchungsflächen des Gletschbodens charakterisiert (Shyb=Hybrid, Spur=*S. purpurea*, Shelv=*S. helvetica*). Signifikante Unterschiede (=Überlappung geringer als bei zufälliger Verteilung der beiden Arten zu erwarten) sind fett hervorgehoben.

	Shyb-Spur	Shyb-Shelv	Spur-Shelv
T	<b>0.21</b>	0.72	<b>0.22</b>
K	0.61	0.69	0.68
R	<b>0.34</b>	0.64	<b>0.35</b>
F	0.73	0.64	0.83
N	<b>0.40</b>	<b>0.45</b>	<b>0.43</b>
pH	<b>0.40</b>	0.66	<b>0.43</b>
WHK	0.74	<b>0.58</b>	0.60

Am Gletschboden gibt es signifikante Nischenunterschiede zwischen den Elternarten *S. purpurea* und *S. helvetica* im Hinblick auf T, R, N und pH, während sie eine ähnliche Nische nur im Bezug auf die Feuchtigkeit (F) teilen. Zwischen *S. purpurea* und dem Hybriden gibt es die gleichen signifikanten Nischenunterschiede im Hinblick auf T, R, N und pH. Die ökologische Nische des Hybriden ist generell viel näher an der von *S. helvetica* und unterscheidet sich von dieser lediglich im Bereich der Nährstoffverfügbarkeit und der Wasserhaltekapazität (siehe Tabelle 1).

Tabelle 2. Schoener's D, ein Maß für die Nischenüberlappung von zwei Arten entlang eines Umweltgradienten. Die Umweltgradienten sind in diesem Fall durch Ellenberg Zeigerwerte der Begleitvegetation auf 150 Untersuchungsflächen aus dem gesamten Alpenraum (inklusive der 58 der Flächen des Gletschbodens) charakterisiert (Shyb=Hybrid, Spur=*S. purpurea*, Shelv=*S. helvetica*). Signifikante Unterschiede (= Überlappung geringer als bei zufälliger Verteilung der beiden Arten zu erwarten) sind fett hervorgehoben.

	Shyb-Spur	Shyb-Shelv	Spur-Shelv
T	<b>0.19</b>	<b>0.48</b>	<b>0.17</b>
K	0.58	0.72	0.17
R	<b>0.28</b>	0.68	<b>0.29</b>
F	<b>0.33</b>	0.55	<b>0.46</b>
N	<b>0.19</b>	0.65	<b>0.16</b>

Vergleicht man nun den Hybriden vom Gletschboden mit den Elternarten, die den Referenzflächen nach in ihrem ökologischen Optimum stehen und setzt das Ganze in einen größeren Kontext, dann ändert sich das Bild ein wenig.

Es gibt signifikante Nischenunterschiede zwischen *S. purpurea* und *S. helvetica* im Hinblick auf T, R, N und pH; zwischen *S. purpurea* und dem Hybriden im Hinblick auf T, R, N und pH; und zwischen *S. helvetica* und dem Hybriden im Hinblick auf N und WHK (siehe Tabelle 2).

Abschließend sei bemerkt, dass keine der drei Gruppen eine so stark überlappende Verbreitung hat, dass man ihre Nischen im Hinblick auf irgendeinen der Gradienten (mit > 95% Wahrscheinlichkeit) als gleich bezeichnen könnte.

#### 4.4. Mantel-Test

Die Ergebnisse der Mantel-Tests zeigen ausschließlich im Hinblick auf den gemessenen pH-Wert einen signifikanten - aber schwachen - Zusammenhang. Angesichts der Ellenbergwerte der Gletschboden-Flächen ist dieses Ergebnis auch nicht überraschend – der Hybrid steht entlang keines Gradienten zwischen den Elternsippen – genetisch sollte er aber wohl schon eine Zwischenstellung einnehmen – daher keine lineare Korrelation zwischen den beiden Distanz-Matrizen (Tabelle 3).

Tabelle 3. Korrelationen zwischen genetischer Distanz und ökologischer Distanz der Individuen, berechnet in verschiedenen Gradientenräumen (Ellenbergs Zeigerwerte: T=Temperaturzahl, K=Kontinentalitätszahl, F=Feuchtezahl, R=Reaktionszahl, N=Nährstoffzahl, pH, WHK=Wasserhaltekapazität). R ist der Korrelationskoeffizient, basierend auf einem Mantel-Test. Signifikante Korrelationen ( $p < 0.05$ ) sind fett hervorgehoben.

T,K,F,R,N	T,R,N	T	R	N	pH	WHK
83,9	0,001	0,007	-0.003	0,002	<b>0,05</b>	0,03

## 5 Diskussion

Die Ergebnisse meiner ökologischen Untersuchungen deuten, genauso wie die der morphologischen und genetischen (siehe Publikationsmanuskript im Anhang), darauf hin, dass *S. helvetica* und *S. purpurea* am Gletschboden häufig und wiederholt miteinander hybridisieren. Es muss festgehalten werden, dass es sich bei diesem neu gebildeten Hybriden zwischen zwei so unterschiedlichen und streng isolierten Arten um eine völlig neue Kombination handelt, die bis dato nicht in der Literatur erwähnt ist. Da die Existenz dieses Hybriden bei Lautenschlager-Fleury und Lautenschlager (1985) in ihren extensiven Untersuchungen des Rhône-gletscher-Vorfelds keine Erwähnung findet, bleibt zu vermuten, dass es sich um eine sehr rezente Neubildung handelt, die erst in den vergangenen zwei oder drei Jahrzehnten stattgefunden haben muss. Die beiden Elternarten sind zwar, obwohl traditionell in unterschiedliche Sektionen der Gattung gestellt, genetisch betrachtet ziemlich nah verwandt. Die ökologischen Unterschiede der beiden Arten verhindern für gewöhnlich jedoch, dass sie miteinander in Kontakt treten. Hier am Gletschboden jedoch findet man Bedingungen vor, die es erlauben, beiden Elternarten, wohl jeweils an den Grenzen ihrer ökologischen Optima, eine Besiedlung zu ermöglichen. Unsere Untersuchungen legen nahe, dass der Hybrid es nicht nur geschafft hat, sich am Gletschboden zu etablieren, sondern gleichzeitig auch mit seinen Eltern auf längere Sicht zu koexistieren. Konkurrenzbedingte Selektion durch andere Arten dürfte hier keine große Rolle spielen, da die Bildung des Bodens und damit einhergehend die Besiedelung durch höhere Pflanzen sich erst in einem Anfangsstadium befinden.

Der Vergleich unserer Datensätze hinsichtlich der Nischencharakteristik zeigt, dass der Hybrid in einigen Faktoren *S. helvetica* näher steht als *S. purpurea*, doch ist er von beiden Elternsippen im Hinblick auf zumindest einen der Gradienten verschieden (siehe Tabellen 1 und 2). Dass die Ähnlichkeiten zu *S. helvetica* stärker ausgeprägt sind, ist wenig überraschend, da es sich in diesem Fall wohl um eine Folge der vorherrschenden Standortbedingungen handelt, die den Ansprüchen von *S. helvetica* eher gerecht werden, während *S. purpurea* für gewöhnlich an wärmeren, basischeren und nährstoffreicheren Standorten ihr ökologisches Optimum vorfindet.

Wie unsere Untersuchungen am Gletschboden deutlich erkennen lassen, ist der Hybrid hier in der Lage an extremere Standorte auszuweichen. Hier besiedelt er die kühlfsten, die sauersten und die nährstoffärmsten Standorte, während er gleichzeitig auch an den trockensten und feuchtesten Stellen anzutreffen ist. Diese Anpassung an extreme Umweltbedingungen ist vermutlich eine Folge des konkurrenzbedingten Ausschlusses, den die Elternarten auf den Hybriden ausüben und ihn dadurch zwingen über die Grenzen ihres eigenen ökologischen Optimums hinaus, auf diese Standorte auszuweichen. Diese Hypothese wird im Besonderen gestützt von den Abundanzdichte-Kurven in Bereich der Feuchtigkeits- und den Nährstoffverfügbarkeitsgradienten. Der Hybrid befindet sich hier nicht in einer intermediären Position, sondern zeigt Peaks an beiden extremen Enden der Gradienten, also sowohl an den feuchtesten und den trockensten Standorten, als auch an den nährstoffärmsten und nährstoffreichsten Stellen.

Der Vergleich der Daten vom Gletschboden mit dem größeren Datensatz, also die direkte Gegenüberstellung der Hybridcharakteristika mit denen der beiden Elternarten, die aus den Referenzflächen entnommen wurden, zeigt ein leicht verändertes Bild. Die ökologischen Optima der Eltern unterscheiden sich massiv, speziell im Bereich der optimalen Temperatur, was wiederum mit dem Unterschied in der Höhenpräferenz einhergeht. Während also am Gletschboden der Hybrid an den kältesten Standorten anzutreffen ist, kann man im größeren Kontext beobachten, dass der Hybrid in eine intermediäre Lage wandert, während *S. helvetica* viel weiter ins Kalte und *S. purpurea* viel weiter ins Warme gehen kann, als es auf dem Gletschboden realisiert zu sein scheint. Die Unterschiede zwischen den beiden Datensätzen in Bezug auf die Bodenfeuchtigkeit mögen auf den ersten Blick ein wenig überraschend sein. Die Erklärung hierfür liegt aber wohl in der sehr großen ökologischen Amplitude von *S. purpurea*, die natürlicherweise in sehr feuchten Böden, wie in Mooren, in Auen oder an Ufern ihr Optimum vorfindet, sich aber auch unter sehr trockenen Bedingungen wie auf Sand, Kiesbänken oder Geröll ansiedeln kann (Hörandl *et al.*, 2002).

Unter den lokalen Bedingungen sind die Hybriden in ihrer Dichteverteilung dem Gletschboden-Durchschnitt am nächsten (vergleiche grüne Kurven mit den schwarzen, gestrichelten Kurven), woraus sich auch ihre hohe Fitness erklären lässt. Da sie mindestens so fit oder sogar fitter sind als die Elternarten, sind sie ihnen hier vermutlich

konkurrenzüberlegen. Dennoch findet hier im Moment keine Exklusion der Elternarten statt, sondern vielmehr eine Koexistenz.

## 6 Schlussfolgerungen

Unsere Untersuchungen belegen die Neubildung eines Hybriden (*S. helvetica* x *S. purpurea*) am Rhône-gletscher Vorfeld, wo er in der Lage sein dürfte eine stabile und vermutlich fertile Population zu etablieren, die auch mit ihren Eltern rückkreuzt. Dieser Hybridisierungsvorgang stellt vermutlich kein einziges, isoliertes Ereignis dar, sondern findet regelmäßig und immer wieder statt. Erfolgreich dürfte dieser Hybridisierungsprozess erst seit relativ kurzer Zeit sein, da der entstehende Hybrid bislang in die Literatur keinen Eingang gefunden hat. Allem Anschein nach sind die sehr dynamischen Sukzessionsprozesse auf Gletschervorfeldern und die sehr hohe Pionierfähigkeit der Weidenarten dafür verantwortlich, dass so ein Prozess binnen weniger Jahre stattfinden konnte. Die Kombination der ökologischen Anforderungen der beiden Elternarten dürfte also darin resultieren, dass die Hybriden am Gletschboden eine neue ökologische Nische erschlossen haben, die sich von derjenigen beider Elternsippen zumindest im Hinblick auf bestimmte Gradienten unterscheidet. Die lokalen Bedingungen am Gletschboden forcieren also die Etablierung des Hybriden innerhalb der Elternpopulationen; eine konkurrenzbedingte Verdrängung der Elternarten oder gar deren Ersatz ist momentan jedoch nicht festzustellen. Ob der Hybrid im Zuge des fortschreitenden globalen Wandels ein höheres Potential zur Anpassung und Etablierung hat, als die jeweiligen Elternarten, wäre Gegenstand weiterer Untersuchungen.

Die parallel von uns durchgeführten genetischen Analysen legen nahe, dass es, selten aber doch, Rückkreuzungen zu den Eltern gibt, was wiederum vermuten lässt, dass die Kreuzungsbarrieren (noch) nicht sehr stark ausgeprägt sind. Durch Selektion und durch die weiter voranschreitende Veränderung der Umweltbedingungen, könnten im Laufe der Zeit solche Kreuzungsbarrieren entstehen, die in weiterer Folge zu Artbildung führen können. Um Bestätigung für diese vermuteten Evolutionsprozesse zu finden und um allgemeinere Statements hierfür zu formulieren, wären weitere Studien von Nöten, in denen andere Gletschervorfelder mit ähnlichen Mustern näher untersucht werden. Auch das

Reproduktionsverhalten der Hybriden sollte anhand von Fertilitätsstudien durch Kreuzungsversuche und Keimungstests der Hybridsamen experimentell beleuchtet werden.

## Danksagung

Für die großartige und ständige Unterstützung, ob im Freiland, im Labor oder bei zahlreichen anderen Gelegenheiten möchte ich mich bei meinen Kolleginnen Dr. Anne-Caroline Cosendai und Mag.<sup>a</sup> Ruth Flatscher bedanken, deren Geduld bewundernswert war. Besonderen Dank gebühren auch Prof. Dr. Franz Hadacek und Prof. Dr. Gert Bachmann für deren Hilfestellung in schwierigen chemischen und statistischen Fragen. Und natürlich möchte ich mich an dieser Stelle ganz besonders bei meinen beiden Mentoren bedanken, die das Projekt überhaupt erst möglich gemacht haben: Prof. Dr. Elvira Hörandl, die das ganze Projekt an Land gezogen und mich dazu ins Boot geholt hat und bei meinem Diplomarbeitsbetreuer Doz. Dr. Stefan Dullinger, der praktisch rund um die Uhr für meine Anliegen und Probleme zur Verfügung stand und mit dem mir die Zusammenarbeit stets eine große Freude bereitet hat. Schlussendlich möchte ich auch allen anderen Unterstützern einen großen Dank aussprechen, allen voran meinen Eltern, die mir durch ihren jahrelangen moralischen und finanziellen Beistand das Studium überhaupt erst möglich gemacht haben und Cem Akgün für seine tatkräftige Unterstützung bei den Korrekturen und vielem mehr. Für die finanzielle Unterstützung sei an dieser Stelle auch der Österreichischen Akademie der Wissenschaften (ÖAW) gedankt, die dieses Projekt im Rahmen des Global Change Programmes finanziert hat.

## 7 Literatur

### 7.1. Literaturverzeichnis

- Abbott, R. J. 2003. Sex, Sunflowers, and Speciation. *Science* 301:1189-1190.
- Anderson, E. & Schafer, B. 1931. Species hybrids in *Aquilegia*. *Annals of Botany* 45, Issue 180. Oxford University Press: Oxford, U.K.
- Anderson, E. 1948. Hybridization of the habitat. *Evolution* 2: 1-9.
- Anderson, E. 1949. Introgressive hybridization. New York: Wiley.
- Argus, G.W. 1974. An experimental study of hybridization and pollination in *Salix*. *Canadian Journal of Botany* 52:1613-1619.
- Arnold, M.L. 1997. Natural Hybridization and Evolution. Oxford University Press: Oxford, U.K.
- Barcaccia, G., Meneghetti, S., Albertini, E., Triest, L., Lucchin, M. 2003. Linkage mapping in tetraploid willows: segregation of molecular markers and estimation of linkage phases support an allotetraploid structure for *Salix alba* x *S. fragilis* interspecific hybrids. *Heredity* 90: 169-190.
- Beismann, H., Barker, J.H.A., Karp, A., Speck, T. 1997. AFLP analysis sheds light on distribution of two *Salix* species and their hybrid along a natural gradient. *Molecular Ecology* 6: 989–993.
- Braun-Blanquet, J. 1964. Pflanzensoziologie – Grundzüge der Vegetationskunde. Springer: Wien. 865 p.
- Braun-Blanquet, J. 1973. Zur Kenntnis der Vegetation alpiner Lawenbahnen. *Fragmenta Phytosociologica Raetica V. Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft N.F. 15/16 (Comm. SIGMA 193)*.
- Broennimann et al. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography* 21: 481–497.
- Cannone, N., Diolaiuti, G., Guglielmin, M., Smiraglia, C. 2008. Accelerating climate change impacts on alpine glacier forefield ecosystems in the European Alps. *Ecological Applications* 18: 637-648.

- Chase, M.W., Zmarzty, S., Lledó, M.D., Wurdack, K.J., Swensen S.M., Fay, M.F. 2002 When in doubt, put it in Flacourtiaceae: a molecular phylogenetic analysis based on plastid *rbcL* DNA sequences. *Kew Bulletin* 57, No. 1: 141-181.
- Coaz, J. 1886. Erste Ansiedlung phanerogamischer Pflanzen auf von Gletschern verlassenen Boden. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern*. pp. 3-12.
- Diekmann, M. 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology: a review. - *Basic and Applied Ecology* 4: 493-506.
- Dunger, W., Fiedler, H.J. 1989: *Methoden der Bodenbiologie*. Gustav Fischer Verlag: Stuttgart, New York.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, W., Werner, W. & Paulissen, D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Edition 2. *Scripta Geobotanica* 18: 1-258.
- Erschbamer, B., Niederfriniger Schlag, R., Winkler, E. 2008. Colonization processes on a central alpine glacier foreland. *Journal of Vegetation Science* 19: 855-862.
- Frey, E. 1922. Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend im Gebiet der zukünftigen Stauseen. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern*. pp. 1-196.
- Friedel, H. 1938. Boden- und Vegetationsentwicklung im Vorfeld des Rhône-gletschers. Bericht Geobotanisches Institut Rübel: Zürich. pp. 65-76.
- Gottfried, M. et al. 2012. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change* 2: 111-115.
- Grabherr, G., Mucina, L. 1993. Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil II. Natürliche waldfreie Vegetation. G. Fischer: Stuttgart.
- Hardig, T.M., Brunsfeld, S.J., Fritz, R.S., Morgan, M., Orians, C.M. 2000. Morphological and molecular evidence for hybridization and introgression in a willow (*Salix*) hybrid zone. *Molecular Ecology* 9: 9-24.
- Hartge, K.H. 1978. Einführung in die Bodenphysik. Enke: Stuttgart, pp. 132-140
- Hochwender, C.G., Fritz, R.S., Orians, C.M. 2000. Using hybrid systems to explore the evolution to tolerance and damage. *Evolutionary Ecology* 14: 509-521.

- Hörandl, E. 1992. Die Gattung *Salix* in Österreich (mit Berücksichtigung angrenzender Gebiete). Abhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft Österreich 27: 1-180.
- Hörandl, E., Florineth, F., Hadacek, F. 2002. Weiden in Österreich und angrenzenden Gebieten. Arbeitsbereich Ingenieurbiologie und Landschaftsbau, Universität für Bodenkultur Wien.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22: 415–427.
- Kameyama, Y., Kasagi, T., Kudo, G. 2008. A hybrid zone dominated by fertile F<sub>1</sub> (s) of two alpine shrub species, *Phyllodoce caerulea* and *Phyllodoce aleutica*, along a snowmelt gradient. Journal of Evolutionary Biology 21: 588-597.
- Karrenberg, S., Kollmann, J., Edwards, P.J. 2002b. Pollen vectors and inflorescence morphology in four species of *Salix*. Plant Systematics and Evolution 235: 181-188.
- Karrenberg, S., Suter, M. 2003. Phenotypic trade-offs in the sexual reproduction of Salicaceae from flood plains. American Journal of Botany 90: 749-754.
- Kinzl, H. 1949. Formenkundliche Beobachtungen im Vorfeld der Alpengletscher. Veröffentlichung des Museums Ferdinandeum (Innsbruck) Bd.26/29, 1946/49 (Klebensberg-Festschrift). pp. 61-82.
- Lauber, K., Wagner, G. 2001. Flora helvetica. Flora illustré de Suisse. 2. korrigierte Auflage. 1615 p.
- Lautenschlager, E. 1983. Atlas der Schweizer Weiden. Schwabe. 103 p.
- Lautenschlager-Fleury, D., Lautenschlager, E. 1985. Der Gletschboden, ein Weidenparadies. Bauhinia 8: 89–98.
- Lenoir, J., Gégout, J.-C., Guisan, A., Vittoz, P., Wohlgemuth, T., Zimmermann, N.E., Dullinger, S., Pauli, H., Willner, W., Grytnes, J.-A., Virtanen, R. & Svenning, J.C. 2010: Cross-scale analysis of the region effect on vascular plant species diversity in southern and northern European mountain ranges. *PLoS One* 5: e15734.
- Luedi, W. 1945. Besiedlung und Vegetationsentwicklung auf den Seitenmoränen des großen Aletschgletschers mit einem Vergleich der Besiedlung im Vorfeld des Rhône-gletschers und des oberen Grindelwaldgletschers. Berner Geobotanisches Institut Rübel 1944: Zürich. pp. 35-113.

- Luedi, W. 1958. Beobachtung über die Besiedlung von Gletschervorfeldern in den Schweizeralpen. Flora (Allgemeine botanische Zeitung) Bd. 146, Jena. pp. 386-407.
- Martini, F., Paiero, P. 1988. I Salici d'Italia. Edizione Lint: Trient.
- Maschner, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press: London.
- Meneghetti, S., Barcaccia, G., Paiero, P., Lucchin, M. 2007. Genetic characterization of *Salix alba* (L.) and *Salix fragilis* (L.) by means of different PCR-derived marker systems. Plant Biosystems 141: 283-291.
- Milne, R.I., Terzioglu, S., Abbott, R.J. 2003. A hybrid zone dominated by fertile F<sub>1</sub>(s): maintenance of species barriers in Rhododendron. Molecular Ecology 12: 2719-2729.
- Mosseler, A. 1990. Hybrid performance and species crossability relationships in willows (*Salix*). Canadian Journal of Botany 68: 2329-2338.
- Müller, F. et al. 1980. Combined ice, water and energy balances of a glacierized basin of the Swiss alps – The Rhône-gletscher Project. Geographica Helvetica 35/5. pp. 57-69.
- Müller, F. 1980. Der Rhône-gletscher und seine Umgebung. Ein Beitrag zur Gletscher- und Klimaforschung des Geographischen Institutes der ETH-Zürich. Broschüre. Gletschergarten Luzern, Stiftung Amrein-Troller. pp. 1-44.
- Neumann, A. 1981. Die mitteleuropäischen *Salix*-Arten. Mitteilungen der Forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Wien 134: 1-152.
- Oerlemans, J. 2005. Extracting a climate signal from 169 glacier records. Science 308: 675–677.
- Pröll, G., Dullinger, S., Dirnböck, T., Kaiser, C. & Richter, A. 2011. Nitrogen effects on tree recruitment in a temperate montane forest as analyzed by measured variables and Ellenberg indicator values. *Preslia* 83: 111-127.
- R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing. In R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Raffl, C., Mallaun, M., Mayer, R., Erschbamer, B. 2006. Vegetation succession pattern and diversity changes in a glacier valley, Central Alps, Austria. Arctic, Antarctic, and Alpine Research 38: 421-428.
- Rechinger, K.H. fil. 1957. *Salix*. In: Hegi G. (Hrsg.), Illustrierte Flora von Mitteleuropa III/1, 2. Auflage, pp. 44-135. Carl Hanser: München [unveränderter Nachdruck in der 3. Auflage 1981].

- Rieseberg, L.H., Sinervo, B., Linder, C.R., Ungerer, M.C. & Arias, D.M. 1996. Role of gene interactions in hybrid speciation: Evidence from ancient and experimental hybrids. *Science* 272: 741.
- Rieseberg, L.H., Raymond, O., Rosenthal, D.M., Lai, Z., Livingstone, K., Nakatazo, T., Durphy, J.L., Schwarzbach, A.E., Donovan, L.A., Lexer, C. 2003. Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. *Science* 301: 1211-1216.
- Rieseberg, L.H., Willis, J.H. 2007. Plant speciation. *Science* 317: 910-914.
- Salick, J., Pfeffer, E. 1999. The interplay of hybridization and clonal reproduction in the evolution of willows – experiments with hybrids of *S. eriocephala* [R] & *S. exigua* [X] and *S. eriocephala* & *S. petiolaris* [P]. *Plant Ecology* 141: 163-178.
- Schachtschabel, P., Blume, H.P., Hartge, K.H., Schwertmann, U., Brümmer, G., Renger, M. 1984. *Lehrbuch der Bodenkunde*. Ferdinand Enke Verlag: Stuttgart. 442p.
- Schubiger-Bossard, C.M. 1988. Die Vegetation des Rhône-gletschervorfeldes, ihre Sukzession und naturräumliche Gliederung. PhD Thesis, Universität Basel: Basel. 228p.
- Skortsov, A.K. 1968. Ivy SSR. Nauka: Moskau. [englische Übersetzung von I. N. Kadis: Willows of Russia and adjacent countries. Taxonomical and geographical revision. University of Joensuu: Joensuu, 1999].
- Skvortsov, A.K. 1999. Willows of Russia and adjacent countries. Taxonomical and geographical revision. University of Joensuu: Joensuu.
- Soltis, P.S. & Soltis, D.E. 2009 The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review of Plant Biology* 60: 561-588.
- Triest, L., De Greef, B., De Bondt, R., Van de Bosche, D., D’Haeseler, M. 1997. Use of RAPD markers to estimate hybridization in *Salix alba* and *Salix fragilis*. *Belgian Journal of Botany* 129: 140-148.
- Triest, L., De Greef, B., De Bondt, R., Van Slycken, J. 2000. RAPD of controlled crosses and clones from the field suggests that hybrids are rare in the *Salix alba-Salix fragilis* complex. *Heredity* 84: 555-563.
- Triest, L. 2001. Hybridization in staminate and pistillate *Salix alba* and *Salix fragilis* (Salicaceae): morphology versus RAPDs. *Plant Systematics and Evolution* 226: 143-154.
- Walker, L.R., del Moral, R. 2003. Primary succession and ecosystem rehabilitation. Cambridge University Press: Cambridge, UK.

- Warren, D. L. et al. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62: 2868-2883.
- Weilenmann, U. 1979. Der Rhône-gletscher und sein Vorfeld. Eine geographische Grundlagenbeschaffung. Diplomarbeit Geographisches Institut ETH-Zürich. Manuskript. 156p.
- Whittaker, R.J. 1993. Plant population patterns in a glacier foreland succession: pioneer herbs and later-colonizing shrubs. *Ecography* 16: 117-136.
- Wichura, M. 1865. Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich erläutert an den Bastarden der Weiden. E. Morgenstern: Breslau.
- Willner, W. 2012. Vegetation databases for the 21st century (eds. Dengler, J., Chytrý, M., Ewald, J., Finckh, M., Jansen, F., Lopez-Gonzalez, G., Oldeland, J., Peet, R.K. & Schaminée, J.H.J. *Biodiversity and Ecology* 4: Hamburg. in press.
- Wimmer, F. 1866. *Salices Europaeae*. [lat.]. Ferdinand Hirt: Breslau

## 7.2. Internetquellen

Abbildung 2 Bildervergleich aus 1900 bis 2008 aus

<http://www.swisseduc.ch/glaciers/alps/Rhônegletscher/Rhônegletscher-00-08-de.html>

S. Summermatter, Rhône-gletscher, in: Historisches Lexikon der Schweiz (HLS), Version vom 20.10.2010, URL: <http://www.hls-dhs-dss.ch/textes/d/D8790.php>

Google Inc. (2011): Google Earth. Version 6.0.3.2197. Mountain View. Available online at <http://www.google.de/intl/de/earth/index.html>.

Ich habe mich bemüht, sämtliche Inhaber der Bildrechte ausfindig zu machen und ihre Zustimmung zur Verwendung der Bilder in dieser Arbeit eingeholt. Sollte dennoch eine Urheberrechtsverletzung bekannt werden, ersuche ich um Meldung bei mir.



## 8 Global warming enhances the formation and establishment of willow (*Salix*) hybrids on emerging glacier forefields

VORLÄUFIGE VERSION DES MANUSKRIPTS (PRELIMINARY VERSION) VOM 8.8.2012

**Anne-Caroline Cosendai<sup>1</sup>, Patrick Sagmeister<sup>2</sup>, Stefan Dullinger<sup>2</sup>, Ruth Flatscher<sup>1,5</sup>, Gert Bachmann<sup>3</sup>, Franz Hadacek<sup>3</sup>, Elvira Hörandl<sup>1,4</sup>**

<sup>1</sup> Department of Evolutionary and Systematic Botany, Faculty Centre of Biodiversity, University of Vienna, Rennweg 14, A-1030 Vienna, Austria

<sup>2</sup> Department of Conservation Biology, Vegetation- and Landscape Ecology, Faculty Centre of Biodiversity, University of Vienna, Rennweg 14, A-1030 Vienna, Austria

<sup>3</sup> Department of Chemical Ecology and Ecosystem Research, Faculty Centre for Ecology, University of Vienna, Althanstraße 14, A-1090 Vienna, Austria

<sup>4</sup> Department of Systematic Botany, Georg August University Göttingen, Untere Karspüle 2, D-37073 Göttingen, Germany

<sup>5</sup> Department of Systematics, Palynology and Geobotany, Institute of Botany, University of Innsbruck, Sternwartestrasse 15, Innsbruck 6020, Austria

## 8.1. Abstract

Global warming has led to a drastic decrease in permanently glaciated areas, both at the polar ice shields and in high mountain areas all over the world, opening novel territory being colonized by various organisms. So far little attention has been paid to evolutionary processes facilitated by the particular colonizing dynamics and succession processes triggered by climate change. Specifically, lowland species are moving upslope, often faster than high alpine species are retreating. In the absence of postzygotic crossing barriers, such secondary contacts of otherwise altitudinally and ecologically separated species may result in the formation of hybrids, which can easily establish in a novel habitat.

The present study was conducted in a model system of two *Salix* (willow) species on the Rhône glacier forefield (Switzerland), combining population genetic analyses using microsatellite (SSR) markers and morphometrics. Ecological parameters were assessed via soil and accompanying vegetation analyses, including an ecological niche modelling approach using Schoener's D as a measure of niche overlap between parent species and putative hybrids.

Genetic data indicate a considerable extent of hybrid formation between the two ecologically differentiated willow species. Genetic divergence between parent species is low, despite striking morphological and ecological differences. While newly formed F1 hybrids seem to be absent, most hybrids belong to F2 and following generations, with some indications for backcrosses with the parents. Morphologically, hybrids segregate into a large group of intermediates between the two parent species and two groups of individuals which appear intermingled with each of the parents. Hybrids occupy their own characteristic ecological niche, exhibiting higher tolerance to cold, drought and acidic soils than either of the parents.

All our data point to a successful establishment of a young willow hybrid population on the Rhône glacier forefield, where hybrids apparently are better adapted to local conditions than their parent species. Thus, selective advantages of hybrids and establishment of successive generations hold a potential for hybrid speciation.

## Keywords

Climate change, colonization, glacial retreat, global warming, hybridization, hybrid establishment, homoploid hybrid speciation, niche differentiation, Salicaceae, *Salix*, willow

## 8.2. Introduction

Hybridization is seen, in the widest sense, as a “reunion of genetically differentiated material” (Rieseberg *et al.*, 2000), but most frequently it describes crossing between species, sometimes also between intraspecific taxa or otherwise isolated populations (Soltis & Soltis, 2009). Offspring from interspecific crosses may have the same chromosome number as their parents. To stress the fact that no change in ploidy level has occurred, such an individual is usually referred to as “homoploid hybrid”. On the other hand, hybridization can be presented like a whole genome doubling, which gives rise to an allopolyploid. In contrast to polyploidy, which has for a long time been regarded as an evolutionary “dead end”, homoploid hybridization has traditionally been recognized by botanists as a major driving force in evolution (Anderson & Stebbins Jr, 1954). In recent years, hybridization and introgression have turned out to be much more frequent in flowering plants than previously expected, involving at least 25% of all plant species (Mallet, 2005), and probably much more. Apparently, such processes are much more frequent in young species (Mallet, 2005) and often seem to be connected with rapid radiation of lineages (Ellstrand *et al.*, 1996; Paun *et al.*, 2009). In fact, they are frequently considered as a “creative force” in evolution (Soltis & Soltis, 2009), producing new gene combinations. Hybrid offspring often spans a much larger range of phenotypic variation compared to the parent species, ranging from individuals which strongly resemble either one or the other parent to true intermediates, and containing even individuals with novel characteristics (Soltis & Soltis, 2009). This tendency is reinforced in the F<sub>2</sub> and following generations, when transgressive segregation of alleles creates novel phenotypes. In many cases, hybrids suffer from reduced fitness and thus may represent an evolutionary dead end (Rieseberg *et al.*, 1996, 1999; Jiang *et al.*, 2000; Burke & Arnold, 2001; Seehausen, 2004). However, the opposite phenomenon has also been observed, with hybrids having fitness advantages over their parents under certain conditions. Especially in the first generation (F<sub>1</sub>) of hybrid crosses, offspring may exhibit

higher productivity, increased developmental speed and disease resistance, which is attributed to higher levels of heterozygosity in comparison to their parents (Hochholdinger & Hoecker, 2007). This phenomenon, which is known as heterosis or hybrid vigour, may be short-term and can break down after the first (few) generations (Burke & Arnold, 2001). On the other hand, the production of novel gene combinations which prove favourable either in a purely additive or an epistatic way (i.e. by positive interactions among different genes/alleles) may provide hybrid fitness in the long run, extending to the following generations (Burke & Arnold, 2001). Hybrids may occupy a broader ecological niche than their parent species (Arnold & Hodges 1995; Arnold 1997; Wang *et al.* 1997; Rieseberg & Carney 1998; Campbell 2004) which facilitates their establishment in a wider array of different habitats tend to establish more easily in suitable habitats, which are either intermediate between those of the parents (“hybridized habitats”, Anderson, 1948) or otherwise suitable by offering open spaces which can be newly colonized. Such an extension of the ecological amplitude of hybrids “may even create a potential for increased invasiveness” of invasive alien species (Ellstrand & Schierenbeck, 2000).

A special case of newly available territory for pioneer species is represented by those areas which have become ice-free since the last maximum of the Little Ice Age (LIA) in the mid 19<sup>th</sup> century. Glaciated areas all over the world have been steadily decreasing since that time, especially rapidly since the 1950s. Studies on 196 mountains at different latitudes have demonstrated that in context of the recent global warming, glacial ice shields show a clear tendency to retreat (Oerlemans, 2005). It leaves behind new forefields to be colonized. Such young moraines which are less than 100 years old are considered particularly important areas for monitoring the effects of climate change (Moreau *et al.*, 2005).

Empirical evidence has demonstrated significant impacts of the recently observed global warming on distribution ranges and vegetation zones (Walther *et al.*, 2002; Parmesan & Yohe, 2003; Kelly & Goulden, 2008; Lenoir *et al.*, 2008; Chen *et al.*, 2011; Pauli *et al.*, 2012), especially in arctic and alpine zones which will be pushed back by tree lines moving polewards and upslope (Dullinger *et al.*, 2004; Harsch *et al.*, 2009). The advance and the consequences of these processes can be illustrated very clearly at the limits of vegetation close to the retreating snow line. In fact, numerous studies have investigated the establishment and succession of plant species on glacier forefields (e.g., Andreis *et al.*, 2001; Moreau *et al.*, 2005; Raffl *et al.*, 2006; Cannone *et al.*, 2008; Erschbamer *et al.*, 2008). Most

of them have inspected either colonization processes per se, like seed flow and germination, or spatial and temporal arrangement of plant species and communities along transects covering different successional stages after deglaciation.

However, little research has been done in such pioneer habitats on evolutionary processes like hybridization. It has been observed that migration processes connected to global warming can lead to a change in species composition of plant and animal communities (Pauli *et al.*, 2012). Species from lower elevations may invade faster than those of higher altitudes are retreating, which leads to a transitory increase in species richness (Walther *et al.*, 2002; Pauli *et al.*, 2012). Thus, the continuum of successional stages on glacier forefields and the rapid upslope movement of parts of the mountain flora allow for a novel contact of species which have previously been altitudinally and ecologically separated, and may not have developed efficient crossing barriers. At the same time, the forefields offer a sufficiently open habitat with particular conditions which is different from the surrounding habitats and virtually void of competition from established plants. Therefore, it could be assumed that such circumstances might enhance the formation of hybrid and adaptive radiation/speciation processes, in which organisms evolve to create empty niches. For instance, extensive hybrid swarms of willow species have been observed on glacier forefields in Norway (Whittaker, 1993). However, detailed population genetic studies of such sites are missing so far.

Among the first woody colonizers in arctic and alpine environments willow (*Salix*) species play an important role. They produce large numbers of lightweight, wind-dispersed seeds which have been observed to arrive in great amounts on glacier forefield areas (seed-trapping study on Morteratsch glacier in Switzerland, Stöcklin & Bäumler, 1996). Many species are fast-growing and appear as pioneers on disturbed sites such as quarries, streets and river embankments, alluvial plains, rubble and stable screes as well as old moraines (Hörandl *et al.*, 2002). Remarkably, glacier forefields have been reported to be willow diversity hotspots, with up to 20 different species occurring in close spatial proximity (Hörandl *et al.*, 2002). Consequently, willows represent an ideal system to study hybridization processes involved in glacier forefield colonization.

The Gletschboden in Switzerland, a valley which was formerly covered by the Rhône glacier, has been ice-free for about a century (Lautenschlager-Fleury & Lautenschlager, 1985,

Schubiger-Bossard, 1988). This particular glacier forefield is well known and has been previously monitored for its succession processes of the vegetation (Schubiger-Bossard, 1988). Previous observations suggested the existence of a hybrid zone between *Salix helvetica* and *S. purpurea* on the older moraines (Hörandl, E., Hadacek, F., pers. obs.). These two species are morphologically distinct and belong to two different, unrelated sections within the genus (Skvortsov, 1999). However, homoploid hybridization of distantly related willow species has been frequently reported, and crossing barriers in *Salix* are in general mostly due to ecological and geographical isolation (Argus, 1973, 1974). *S. helvetica*, a subalpine to alpine shrub, occurs there within its normal altitudinal range, whereas the widespread pioneer species *S. purpurea* is invading from lower altitudes and reaches its maximal altitudinal limit around the Gletschboden (Schiechl, 1992). Under the particular conditions on the glacier forefield populations of both species meet. Here, we study this mix of populations in detail using a combination of genetic, morphological and ecological methods to address the following questions:

- 1) Does the contact of otherwise altitudinally and ecologically separated *Salix* species result in the appearance of novel hybrid combinations on the Rhone glacier forefield?
- 2) Does the hybrid population consist of a stable, recurrently originating F1 generation, or do the hybrids establish a population of more than one generation, potentially backcrossing with the parents?
- 3) Do the hybrids occupy different ecological niches in comparison to the parents? If so, do they have a selective advance under the specific environmental conditions of the glacier forefield, and might they be favoured by ongoing climatic change?

### 8.3. Material and methods

Plant material was collected in the summer of 2010 on Gletschboden, Valais, Switzerland. We selected 58 plots of 64m<sup>2</sup> (i.e. 8m x 8m), 48 plots containing at least one hybrid or individuals of either parent species, as well as 5 pure stands of each parent which functioned as external reference plots (for an overview of the sampling site and position of the plots, compare Fig 1), resulting in a total of 188 sampled individuals. Leaves were dried in silica gel

for molecular analysis. Herbarium vouchers of each specimen were taken for morphometric investigations and deposited in the herbarium at the University of Vienna (WU). For each plot, the abundance of parent species and hybrids was estimated as the percentage area covered by all the individuals of the respective taxon. Accompanying vegetation was characterized in terms of species composition and abundance following Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1964). In addition, soil samples from the uppermost soil layer (c. 20 cm) were taken in each plot.

DNA extractions were obtained following a slightly modified CTAB protocol after Doyle & Doyle (1987) using c. 0.5g of silica gel dried leave tissue per sample. DNA concentration was checked with a PeqLab NanoDrop™ ND 1000, further dilution was not necessary. For genotyping of individuals, we tested a set of 63 microsatellite primers originally developed for *Populus trichocarpa* (Tuskan *et al.*, 2004), *Populus nigra* (Van Der Schoot *et al.*, 2000), *Salix burjatica* (Barker *et al.*, 2003), *Salix lanata* (Stamati *et al.*, 2003) and successfully applied in *Salix caprea* by Puschenreiter *et al.* (1998; 2010) and Hauser *et al.* (unpubl.). To determine the polymorphism of the amplified region in the study species and their putative hybrid, PCR products produced with unlabeled primers were separated on agarose gel and checked under an UV transilluminator. 40 of the 63 regions were polymorphic and sequenced in order to verify the presence of microsatellite. We finally selected 17 polymorphic microsatellite loci and used them for genotyping of all 188 samples of the species complex and additionally 3 samples of each of the 4 other *Salix* species present in the collecting area (*Salix daphnoides*, *S. hastata*, *S. appendiculata*, *S. foetida*), which were subsequently used as outgroup gene pool.

PCR amplification of the selected microsatellite loci was carried out using a three primers system in a 12.5µl reaction volume (composed of 10µM Tris HCl pH 8.4, 50mM KCl, 25.0µg/ml BSA, 0.4µM unlabeled primer, 0.08µM cag-labeled primer, 0.36µM universal dye-labeled primer, 0.15mM dNTPs, 0.5 U JumpStart Taq DNA polymerase and 20-40 ng/µl DNA) in an ABI thermal cycler. PCR conditions were set as follows: 5 cycles at 95°/30s, highest annealing temperature/30s, 72°C/30s; 21 cycles at 95°C/30s, highest annealing temperature with a gradual decrease of 0.5°C per step/30s, and 15 cycles at 95°C/30s, initial annealing temperature minus 10°C. PCR products were purified using Sephadex G-50 Superfine (GE Healthcare BioSciences, Uppsala, Sweden) and run on a 3130xl Genetic Analyzer capillary

sequencer (Applied Biosystems, Foster City, California, U.S.A.) using GeneScan 500 ROX as an internal size standard. Within each plate, one negative control was included.

Alleles were sized and semi-automatically scored using GeneMarker 1.95 (SoftGenetics, State College, Pennsylvania, U.S.A.), with analyses parameterized on the expected sizes of microsatellites and a threshold of 100 RFU.

We determined the number of private bands and calculated a distance matrix based on Jaccard similarity index, upon which Principal Coordinate Analysis PCoA and Neighbour Joining (NJ) were performed. NewHybrids 1.1 (Anderson and Thompson, 2002) was used to examine generation and allelic frequency towards the generation of hybrids and the parental species. It is to clarify if they are hybrids of the first generation (F1), second generation (F2), or backcrosses to the parental species. We performed several runs with 1.000.000 sweeps for burn-in and 1.500.000 sweeps for the actual analysis, with no prior estimation of the allele frequency but adding species information by appropriately coding the reference individuals from both parent species. Theta estimation was calculated following the Jeffreys algorithm similarly to Anderson and Thompson (2002), Lo *et al.* (2010), Mitsui *et al.* (2011). We used Jeffreys-like priors to avoid low or rare allele frequencies to influence too much the allele frequency result, as suggested in the program protocol.

In order to quantitatively describe the morphological background for field determination of the three taxa, and to provide morphological data for comparison with the genetic assignment of individuals, we performed classical morphometrics on all sampled willow individuals. 20 morphometric characters were measured on branches, buds, primary and fully differentiated leaves of both parent species and the putative hybrids. Patterns of morphological variation were illustrated by a Principal Coordinate Analysis (PCoA) using Gower Distance for combination of different data types (metric, ordinal and nominal). Statistical analyses were conducted in R (R Development Core Team, 2009), and PAST (<http://folk.uio.no/ohammer/past/>). Three-dimensional ordination plots were produced in SPSS.

Soil samples were used to measure water retention capacity (WRC) as well as actual and potential pH. For the assessment of WRC, 5g of fresh soil were put into syringes sealed with wax and cotton pads. Syringes were then filled with distilled water, soaking the soil samples for 2 h, followed by removal of excess water and weighing. For measurement of soil dry

weight, 1g of fresh soil of each plot was dried in a drying oven at 80°C for 24 hours. The difference between water-saturated and dry masses of the soil samples were used to calculate WRC in percent. For the measurement of actual pH, an Eppendorf tube of soil was mixed with 1ml of distilled water. For assessment of potential pH, 1ml of 0.01 M aqueous solution of CaCl<sub>2</sub> was added to the same amount of soil. After 24 hours, both were measured with a pH-meter (Sentron).

For an additional or alternative characterization of the sampling plots, respectively, we also calculated mean Ellenberg values for temperature, moisture, soil pH and soil nitrogen content (T, F, R, N) based on the vascular plant species composition of these plots. Ellenberg's indicator system (Ellenberg *et al.*, 1991) can be used to estimate environmental conditions for vegetation plots (Diekmann, 2003) and has successfully been applied in many ecological studies across Europe (Körner *et al.*, 1997; Duprè *et al.*, 2010; Lenoir *et al.*, 2010). Ellenberg *et al.* ranked most of the plant taxa of Central Europe according to their occurrence optimum along key environmental gradients for plants using an ordinal scale ranging from 1 (lowest) to 9 (highest) in terrestrial environments. To estimate the value of an environmental variable for a given plot, we computed the average of the indicator values of all species recorded in a given plot.

To characterize the niches of parent species and hybrids along these abiotic gradients (WRC, pH, T, F, R, N) we used a kernel smoothing procedure adapted from Broennimann *et al.* (2012) by replacing occurrence frequencies under particular conditions in a gridded surface by species abundances on our plots. The approach computes species densities along a given gradient relative to the availability of particular conditions, i.e. the empirical density of particular variable values in a given study system. Niche overlap between each pair of taxa was then evaluated by means of the D metric (Schoener's D, Warren *et al.*, 2008), followed by a permutation test for niche equivalence (Broennimann *et al.*, 2011). To place the situation on Gletschboden in a wider context regarding complete niche breadth of both parent species, the same approach was used for a larger sample of 150 plots, obtained by addition of 46 reference plots for each parent species randomly drawn from the Austrian Vegetation Database (Willner, 2012, in press). All statistical analyses were conducted using the software package R (R Development Core Team, 2009).

## 8.4. Results

PCoA of SSR results reveal a clear distinction of the parental species and that the hybrid is situated between the two parents. The NJ tree shows that hybrids are the result of several hybridization events and not the consequence of a single hybrid cross with subsequent dispersal of hybrid individuals all over the study site. Comparing species identification in the field to the probabilities of individuals to belong to each of the six genealogical classes (*S. helvetica*; *S. purpurea*, F1, F2, backcross to *S. helvetica*; backcross to *S. purpurea*) obtained from NewHybrids, it seems that “pure” *S. helvetica* is genetically more easily distinct and uniform than *S. purpurea*, which is assigned with much higher percentages also to other genealogical classes. The majority of the hybrids is classified as second generation or following generations (F2; Fig. 2), while their probabilities of belonging to F1 are generally very low, with the highest values hardly exceeding 1%.

PCoA of morphometric data (Fig. 3) shows that the parental species (as determined in the field) form morphologically well-distinguished groups; the putative hybrids occupy the morphological gap between both parents with a certain degree of overlap with both *S. helvetica* and *S. purpurea*.

The results of our soil analysis are showing a clear preference of the hybrid towards acidic soils. Hybrid plots show the largest difference between actual and potential pH. Regarding WRC, soils of *S. helvetica* plots are showing the widest range. Hybrids are intermediate between both parents, with a tendency to drier sites, although some individuals are also occupying very moist sites.

Abundance density plots show that *S. purpurea* control individuals occupy the warmest, most basic and nutrient-richest sites, while *S. helvetica* is occurring on sites with moderate temperatures and nutrient supply as well as lower pH. Strikingly, in comparison to the parents, the hybrid colonizes rather extreme habitats on Gletschboden with respect to Ellenberg’s T, R, F and N. Hybrids are found on coolest, most acidic and nutrient-poorest sites with a small abundance density peak in nutrient-richer sites. Concerning soil moisture, the hybrid seems to prefer the driest and wettest soils, while both parents share a similar intermediate niche. There is evidently a clear correlation between moisture (F) and WRC, as well as between Ellenberg’s R and pH, confirming that in our case, Ellenberg’s values are an

appropriate approximation method for abiotic environmental conditions. Generally, abundance density curves of the hybrid are closest to the mean densities of most environmental factors on the glacier forefield.

Calculation of niche overlap reveals a clear difference between the parent species in T, R, N, and pH, while occupying a similar niche with respect to moisture (F). The hybrid is generally closer to *S. helvetica*, differing from it only in the preferences for nutrient availability (N) and WRC. Conversely, it is significantly distinct from *S. purpurea* with respect to all measured niche dimensions except F and WRC. Considering the full ecological amplitude of both parent species, represented by the larger sample, comprising the additional 46 plus 46 reference plots, the picture changes slightly. In this larger context, the parent species are more ecologically distinct with less overlap. While the hybrid is still found under extreme conditions regarding moisture (F) and nutrient availability (N), it appears intermediate with respect to soil reaction (R) and temperature (T). The second abundance density peak of the hybrid in the wettest extreme of the moisture graph almost disappears, probably due to the stronger preference of *S. purpurea* to wet or even waterlogged anoxic soils as found in floodplains or swamps.

Concerning niche overlap metrics on this larger scale, there is a significant difference between both parent species with respect to all environmental factors (T, R, F, N). Hybrids differ from both parent species with respect to T, while they are more similar to *S. helvetica* than to *S. purpurea* regarding all other environmental factors (R, F, N) (see table 1 and 2, supplementary material).

## 8.5. Discussion

*S. purpurea* and *S. helvetica* are two morphologically distinct and ecologically separated species. *S. helvetica* is limited to habitats in the subalpine and alpine belt on siliceous bedrock. By contrast, *S. purpurea* is a widespread and more substrate indifferent species centred in lower altitudes up to the montane belt. Due to these distinct altitudinal distributions and ecological niches of the two species they have hardly come into contact so far. Only recently, climate change and the related upward migration of lowland taxa and the resulting shifts in (high) alpine plant community composition have produced a particular habitat type where both species can co-occur, bringing about the opportunity for crossing. Indeed, our genetic, morphological and ecological data from Gletschboden evidence that these two willow species hybridize frequently and recurrently. In fact, the two parent species are genetically close, although they are traditionally placed in different sections of the genus (Hörandl *et al.*, 2002). Shallow phylogenetic divergence among morphologically and ecologically differentiated species is a common feature for *Salix* (compare Azuma *et al.*, 2000; Chen *et al.*, 2010) and may facilitate hybrid formation upon secondary contact. Still, studies by Skvortsov (1986), Argus (1974), Neumann (1981) and Mosseler (1990) have shown that in general hybridization occurs much more frequently among very closely related willow species than among species from different sections, as it is the case in our study system. However, both parents share the same ploidy level (diploids with  $2n = 2x = 38$ ), which might be an important prerequisite for hybridization in *Salix* (Hörandl *et al.*, 2002), and moreover, recent molecular phylogenetic studies partially contradict the traditional taxonomic subdivisions within the genus (Chen *et al.*, 2010).

This particular hybrid between two clearly different and seemingly strongly isolated species represents a novel combination to the literature. Remarkably, such intermediates are not yet mentioned by Lautenschlager-Fleury and Lautenschlager (1985) in their extensive treatment of willow populations on the Rhône glacier forefield. It could be assumed that this represents a recent development of the last few decades with very young hybrids. This is congruent with climatic observations which show that the last phase of warming, which has been the most intense one, only set in around 1976 but was twice as strong as the previous one. Moreover, the age of presumed hybrid trees sampled in the field is probably not more than two or three decades (EH, ACC, PS, FH, pers. obs.) As genetic data suggest, the hybrid

population does not go back to a single event, but hybrids have originated several times (and probably still do), aided by close physical contact of the two parent species on the glacier forefield (compare Fig. 1, map of sampling area). Although wind pollination may play a role, most willow species are mainly pollinated by insects, so that spatial vicinity significantly affects the opportunities for hybridization.

Hybrid populations on Gletschboden seem to be establishing and able to coexist with the parent species. This holds true especially on the weakly developed mineral soils of the glacier forefield, where soil formation and colonization by higher plants are just beginning, and competition is probably not yet a selective factor. On these sites, which are situated on the alluvium, most of the mixed populations are found, whereas on the flanking slopes, where *S. helvetica* has been present probably for a longer period, this species still dominates, and there are virtually no individuals of *S. purpurea* or the hybrid. Generally, niche characteristics of hybrids are more similar to those of *S. helvetica* than to those of *S. purpurea*. This might already be a result of selective processes, since conditions on Gletschboden resemble more closely the ecological optimum of *S. helvetica* than of *S. purpurea*, which usually occurs in warmer, more basic and nutrient rich environments and is apparently close to the limits of its ecological amplitude on the Rhône glacier forefield. In the sampling area, the hybrid shows transgressive ecological properties compared to both parents concerning most of the assessed factors, occurring under the most extreme environmental conditions. This could be seen as a result of competitive exclusion by the parents (especially *S. helvetica*) on the more favourable sites, so that the hybrid is forced to withdraw to the coolest, most acidic and nutrient poorest sites. This hypothesis is particularly supported by the moisture and nutrient availability curves, where the hybrid is absent from the intermediate range shared with at least one or both parents, while showing two distinct abundance peaks on both extremes of the gradient.

The slightly different picture resulting from the bigger sample including more pure populations of parent species most likely results from their stronger separation in altitudinal distribution than it is apparent from the study concentrated exclusively on Gletschboden. Optima of both parents differ dramatically, especially when it comes to optimal temperature, which is, to a certain extent, a function of altitude. From a more general viewpoint, the hybrid, therefore, moves into an intermediate temperature range, whereas

on Gletschboden it seems to be able to colonize the locally most extreme, coolest sites. A similar phenomenon might explain differences in the pH optimum of hybrids with regard to parent species in the local and the regional data set. The high fitness of hybrids under local conditions is also evident from the fact that they are closest to Gletschboden average in their density distribution, thus seeming to be as fit as or even fitter than the parent species. The changes with respect to water availability (F) seem at first glance surprising; however, this is due to the vast ecological amplitude of *S. purpurea*, which naturally occurs on very wet soils, such as in boglands, moist floodplain forests and on freshwater shores, as well as under dry conditions, such as on sand and gravel bars, dolomite screes and quarries (Hörandl *et al.*, 2002). Despite their equal or superior fitness on Gletschboden, hybrids do not exclude their parents at the moment but coexist.

## 8.6. Conclusion

Our studies demonstrated that a novel willow hybrid (*S. helvetica* x *S. purpurea*) has formed on the Rhone glacier forefield, where it seems to establish a stable population of presumably fertile hybrids, which are backcrossing with their parent species. Apparently, hybridization of the two taxa was not an isolated single event, but happens more frequently. Hybrid formation has probably occurred in very recent times, since Lautenschlager-Fleury and Lautenschlager (1985) in their detailed description of the willow populations on the Gletschboden do not yet report this hybrid; this might be linked to the particular succession dynamics on glacier forefields. The local ecological conditions on Gletschboden seem to enhance the establishment of hybrids within the parental populations, but so far parental populations seem to be stable and there are no indications of outcompeting and replacement by the hybrids. However, it has yet to be clarified whether the hybrid has more potential to establish in a context of global warming than the parental species. Backcrosses with the parents can be found, but are not very high in numbers, indicating that (back)crossing barriers are not (yet) strongly developed. Under the influence of selection and environmental conditions favouring the hybrids over their parents, such crossing barriers could emerge in the course of time, eventually leading to (hybrid) speciation. To confirm these suspected evolutionary processes and to make a more general statement, similar

patterns would have to be investigated on several other glacier forefields. Additionally, reproductive behaviour of the hybrids would have to be studied experimentally and more in detail by performing fertility studies including crossing experiments and germination tests of hybrid seeds.

## 8.7. Acknowledgments

We thank Marie-Theres Hauser from the University of Natural Resources and Life Sciences, Vienna, for placing the microsatellite primers designed by her research group at our disposal. Funding by the Austrian Academy of Sciences (Global Change Program) is gratefully appreciated.

## 8.8. Figures

Fig. 1: Overview of the location of observation plots at the sampling site on the Rhône glacier forefield ("Gletschboden", Valais, Switzerland). Symbols indicate pure stands of *S. helvetica* (blue) and *S. purpurea* (red), which were used as controls; sampling plots marked with green symbols contained both parent species and putative hybrids.



Fig. 2: A - STRUCTURE vs. B – Assignment of the same individuals to 6 possible genealogical classes, using NewHybrids 1.1 (Anderson and Thompson, 2002). Individuals were then arranged into groups applying a 95% probability threshold.

Fig. 3: Ordination plots of individual scores on the first three axes of a PCoA using Gower distance, calculated on 189 *Salix* individuals and 20 morphometric characters. Different symbols illustrate the grouping patterns according to field determinations (left) and the genetic assignments obtained from NewHybrids 1.1 with a 95% probability threshold (right; compare also Fig. 2). The first axes account for 49.14%, 7.38 % and 4.23 % of total variation, respectively.

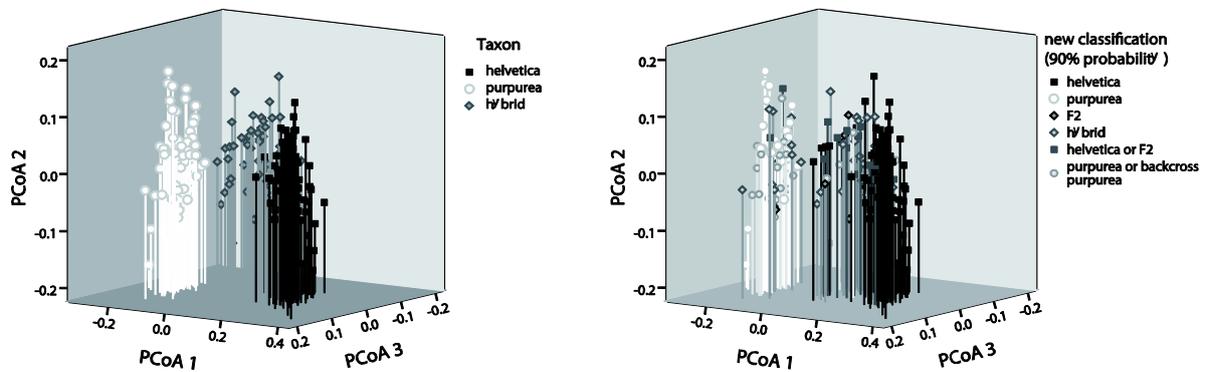


Fig. 4: Abundance density of parent species (*Salix helvetica* – dotdash, *S. purpurea* – dashed line) and hybrids (smooth line) along different ecological gradients, weighted by gradient density. Ellenberg's T, R, F, and N are used as approximations for temperature, soil chemistry, humidity and nitrogen supply. Thin dotted curves indicate gradient density averaged across the plots on Gletschboden.

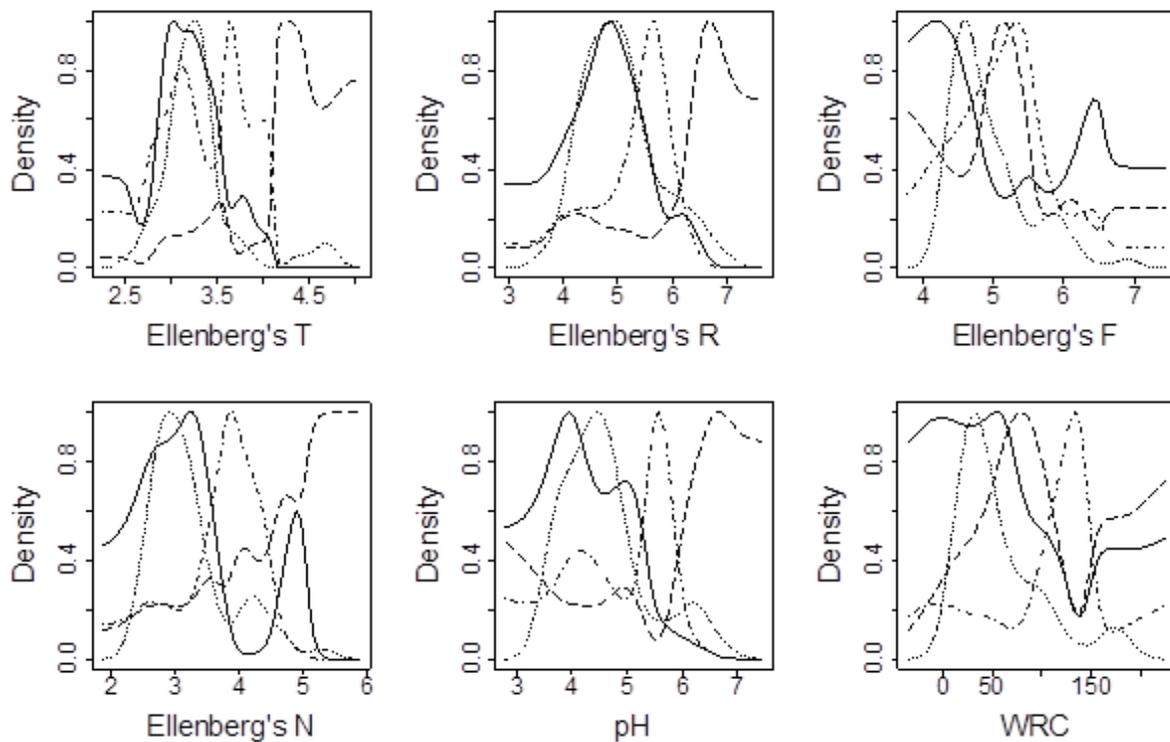


Table 1: Niche-differentiation of species along Ellenberg's gradients for 58 plots from Gletschboden (Shyb=hybrid, Spur=*S. purpurea*, Shelv=*S. helvetica*). Significant differences are in bold.

	Shyb-Spur	Shyb-Shel	Spur-Shel
T	<b>0.21</b>	0.72	<b>0.22</b>
K	0.61	0.69	0.68
R	<b>0.34</b>	0.64	<b>0.35</b>
F	0.73	0.64	0.83
N	<b>0.40</b>	<b>0.45</b>	<b>0.43</b>
pH	<b>0.40</b>	0.66	<b>0.43</b>
WHK	0.74	<b>0.58</b>	0.60

Table 2: Niche-differentiation of species along Ellenberg's gradients for 150 reference plots of parents individuals from the Austrian Vegetation Database (Shyb=hybrid, Spur=*S. purpurea*, Shelv=*S. helvetica*). Significant differences are in bold.

	Shyb-Spur	Shyb-Shel	Spur-Shel
T	<b>0.19</b>	<b>0.48</b>	<b>0.17</b>
K	0.58	0.72	0.17
R	<b>0.28</b>	0.68	<b>0.29</b>
F	<b>0.33</b>	0.55	<b>0.46</b>
N	<b>0.19</b>	0.65	<b>0.16</b>

## 8.9. References

- Anderson, E. (1948) Hybridization of the habitat. *Evolution*, 1-9
- Anderson, E. & Stebbins Jr, G. (1954) Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution*, 378-388
- Anderson, E.C. & Thompson, E.A. (2002) A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data. *Genetics*, **160**, 1217-1229
- Andreis, C., Caccianiga, M. & Cerabolini, B. (2001) Vegetation and environmental factors during primary succession on glacier forelands: Some outlines from the italian alps. *Plant Biosystems*, **135**, 295-310
- Argus, G.W. (1973) The genus *salix* in alaska and the yukon. In. DTIC Document
- Argus, G.W. (1974) An experimental study of hybridization and pollination in *salix* (willow). *Canadian Journal of Botany*, **52**, 1613-1619
- Azuma, T., Kajita, T., Yokoyama, J. & Ohashi, H. (2000) Phylogenetic relationships of *salix* (salicaceae) based on rbcL sequence data. *American Journal Of Botany*, **87**, 67

- Braun-Blanquet, J. (1964) *Pflanzensoziologie: Grundzüge der vegetationskunde*. Springer, Wien.
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M.C., Pearman, P.B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N.G., Thuiller, W., Fortin, M.-J., Randin, C., Zimmermann, N.E., Graham, C.H. & Guisan, A. (2011) Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*
- Burke, J.M. & Arnold, M.L. (2001) Genetics and the fitness of hybrids. *Annual Review Of Genetics*, **35**, 31-52
- Cannone, N., Diolaiuti, G., Guglielmin, M. & Smiraglia, C. (2008) Accelerating climate change impacts on alpine glacier forefield ecosystems in the european alps. *Ecological Applications*, **18**, 637-648
- Chen, I., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B. & Thomas, C.D. (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, **333**, 1024-1026
- Chen, J.H., Sun, H., Wen, J. & Yang, Y.P. (2010) Molecular phylogeny of *salix* l.(salicaceae) inferred from three chloroplast datasets and its systematic implications. *Taxon*, **59**, 29-37
- Diekmann, M. (2003) Species indicator values as an important tool in applied plant ecology-a review. *Basic And Applied Ecology*, **4**, 493-506
- Doyle, J.J. & Doyle, J.L. (1987) A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*, **19**, 11-15
- Dullinger, S., Dirnböck, T. & Grabherr, G. (2004) Modelling climate change-driven treeline shifts: Relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. *J. Ecol.*, **92**, 252
- Duprè, C., Stevens, C.J., Ranke, T., Bleeker, A., Pepler-Lisbach, C., Gowing, D.J.G., Dise, N.B., Dorland, E., Bobbink, R. & Diekmann, M. (2010) Changes in species richness and composition in european acidic grasslands over the past 70 years: The contribution of cumulative atmospheric nitrogen deposition. *Global Change Biology*, **16**, 344-357
- Ellenberg, H., Weber, H., Dull, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D. (1991) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, **18**, 1–248
- Ellstrand, N.C. & Schierenbeck, K.A. (2000) Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **97**, 7043
- Ellstrand, N.C., Whitkus, R. & Rieseberg, L.H. (1996) Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **93**, 5090
- Erschbamer, B., Niederfriniger Schlag, R. & Winkler, E. (2008) Colonization processes on a central alpine glacier foreland. *Journal of Vegetation Science*, **19**, 855-862
- Grant, P.R., Grant, B.R. & Petren, K. (2005) Hybridization in the recent past. *American Naturalist*, **166**, 56-67

- Harsch, M.A., Hulme, P.E., Mcglone, M.S. & Duncan, R.P. (2009) Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*, **12**, 1040-1049
- Hauser, M.T., Adhami, F., Dorner, M., Fuchs, E. & Glossl, J. (1998) Generation of co-dominant pcr-based markers by duplex analysis on high resolution gels. *Plant Journal*, **16**, 117-125
- Hochholdinger, F. & Hoecker, N. (2007) Towards the molecular basis of heterosis. *Trends In Plant Science*, **12**, 427-432
- Hörandl, E., Florineth, F. & Hadacek, F. (2002) *Weiden in österreich und angrenzenden gebieten*. Eigenverlag des Arbeitsbereiches Ingenieurbiologie und Landschaftsbau-Institut für Landschaftsplanung und Ingenieurbiologie-Universität für Bodenkultur Wien.
- Jiang, C., Chee, P.W., Draye, X., Morrell, P.L., Smith, C.W. & Paterson, A.H. (2000) Multilocus interactions restrict gene introgression in interspecific populations of polyploid gossypium (cotton). *Evolution*, **54**, 798-814
- Kelly, A.E. & Goulden, M.L. (2008) Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 11823
- Körner, W., Dupouey, J., Dambrine, E. & Benoit, M. (1997) Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the vosges mountains, france. *Journal of Ecology*, 351-358
- Lautenschlager-Fleury, D. & Lautenschlager, E. (1985) Der gletschboden, ein weidenparadies. *Bauhinia* **8**, 89–98
- Lenoir, J., Gegout, J., Marquet, P., De Ruffray, P. & Brisse, H. (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, **320**, 1768-1771
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Guisan, A., Vittoz, P., Wohlgemuth, T., Zimmermann, N.E., Dullinger, S., Pauli, H., Willner, W. & Grytnes, J.A. (2010) Cross-scale analysis of the region effect on vascular plant species diversity in southern and northern european mountain ranges. *PLoS ONE*, **5**, e15734
- Lo, E.Y.Y., Stefanovic, S., Ritland, K. & Dickinson, T.A. (2010) Fine-scale comparisons of genetic variability in seed families of asexually and sexually reproducing crataegus (hawthorn; rosaceae). *American Journal of Botany*, **97**, 1014-1024
- Mallet, J. (2005) Hybridization as an invasion of the genome. *Trends In Ecology & Evolution*, **20**, 229-237
- Mitsui, Y., Nomura, N., Isagi, Y., Tobe, H. & Setoguchi, H. (2011) Ecological barriers to gene flow between riparian and forest species of *ainsliaea* (asteraceae). *Evolution*, **65** 335-349
- Moreau, M., Laffly, D., Joly, D. & Brossard, T. (2005) Analysis of plant colonization on an arctic moraine since the end of the little ice age using remotely sensed data and a bayesian approach. *Remote Sensing of Environment*, **99**, 244-253

- Oerlemans, J. (2005) Extracting a climate signal from 169 glacier records. *Science*, **308**, 675
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42
- Pauli, H., Gottfried, M., Dullinger, S., Abdaladze, O., Akhalkatsi, M., Alonso, J.L.B., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B. & Calzado, R.F. (2012) Recent plant diversity changes on europe's mountain summits. *Science*, **336**, 353-355
- Paun, O., Forest, F., Fay, M. & Chase, M. (2009) Hybrid speciation in angiosperms: Parental divergence drives ploidy. *New Phytologist*, **in press**
- Puschenreiter, M., Turktas, M., Sommer, P., Wieshammer, G., Laaha, G., Wenzel, W.W. & Hauser, M.T. (2010) Differentiation of metallicolous and non-metallicolous salix caprea populations based on phenotypic characteristics and nuclear microsatellite (ssr) markers. *Plant Cell and Environment*, **33**, 1641-1655
- R Development Core Team (2009) R: A language and environment for statistical computing. In: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Raffl, C., Mallaun, M., Mayer, R. & Erschbamer, B. (2006) Vegetation succession pattern and diversity changes in a glacier valley, central alps, austria. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **38**, 421-428
- Rieseberg, L.H., Baird, S.J.E. & Gardner, K.A. (2000) Hybridization, introgression, and linkage evolution. *Plant Molecular Biology*, **42**, 205-224
- Rieseberg, L.H., Sinervo, B., Linder, C.R., Ungerer, M.C. & Arias, D.M. (1996) Role of gene interactions in hybrid speciation: Evidence from ancient and experimental hybrids. *Science*, **272**, 741
- Rieseberg, L.H., Whitton, J. & Gardner, K. (1999) Hybrid zones and the genetic architecture of a barrier to gene flow between two sunflower species. *Genetics*, **152**, 713
- Schiechtel, H.M. (1992) *Weiden in der praxis: Die weiden mitteleuropas, ihre verwendung und ihre bestimmung*. Patzer Verlag, Berlin.
- Schubiger-Bossard, C.M. (1988) *Die vegetation des rhonegletschervorfeldes, ihre sukzession und naturräumliche gliederung*. Flück-Wirth.
- Seehausen, O. (2004) Hybridization and adaptive radiation. *Trends In Ecology & Evolution*, **19**, 198-207
- Skvortsov, A.K. (1999) *Willows of russia and adjacent countries*. University of Joensuu, Joensuu, Finland.
- Soltis, P.S. & Soltis, D.E. (2009) The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review of Plant Biology*, **60**, 561-588
- Stamati, K., Blackie, S., Brown, J. & Russell, J. (2003) A set of polymorphic ssr loci for subarctic willow (salix lanata, s. Lapponum and s. Herbacea). *Molecular Ecology Notes*, **3**, 280-282

- Stöcklin, J. & Bäumler, E. (1996) Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 45-56
- Tuskan, G.A., Gunter, L.E., Yang, Z.K., Yin, T.M., Sewell, M.M. & Difazio, S.P. (2004) Characterization of microsatellites revealed by genomic sequencing of *populus trichocarpa*. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**, 85-93
- Van Der Schoot, J., Pospíšková, M., Vosman, B. & Smulders, M. (2000) Development and characterization of microsatellite markers in black poplar (*populus nigra* L.). *TAG Theoretical and Applied Genetics*, **101**, 317-322
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395
- Warren, D.L., Glor, R.E. & Turelli, M. (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, **62**, 2868-2883
- Whittaker, R.J. (1993) Plant population patterns in a glacier foreland succession: Pioneer herbs and later colonizing shrubs. *Ecography*, **16**, 117-136
- Willner, W. (2012, in press) Vegetation databases for the 21st century. *Biodiversity and ecology 4* (ed. by J. Dengler, M. Chytrý, J. Ewald, M. Finckh, F. Jansen, G. Lopez-Gonzalez, J. Oldeland, R.K. Peet and J.H.J. Schaminée), Hamburg.

## 9 Anhang

### Abstract (Deutsch)

Fortschreitender Klimawandel hat in den vergangenen Jahrzehnten zu einem drastischen Rückgang dauerhaft vergletschelter Gebiete geführt, sowohl an den polaren Eisschilden, als auch in den Hochgebirgen auf der ganzen Welt und eröffnet dadurch neue Gebiete, die von verschiedenen Organismen besiedelt werden. Der Rückzug von Gletschern bietet neuartige Lebensräume für die Besiedlung von Pionierpflanzen. Jenen Evolutionsprozessen, ausgelöst durch klimawandelbedingte Kolonisierungsdynamik und Sukzessionsprozesse, wurde bislang wenig Beachtung geschenkt. Tieflandarten werden demnach schneller in höhere Lagen verdrängt, als hochalpine Arten sich zurückziehen. Wenn keine postzygotischen Kreuzungsbarrieren vorhanden sind, können solche Kontakte von normalerweise ökologisch getrennten und vor allem in ihrer Höhenstufenpräferenz verschiedenen Arten zur Bildung von Hybriden führen, die sich leicht in einem neuen Habitat etablieren können.

Diese Arbeit beschäftigt sich mit der Hybridisierung zwischen zwei Weidenarten (*Salix helvetica* und *S. purpurea*) am Vorfeld des Rhône-gletschers (Schweiz). Chemische und ökologische Parameter wurden durch Bodenanalysen und durch eine Erhebung der Begleitvegetation bewertet. Darüber hinaus wurde unter Verwendung von Schönner's D ein Modell zur Berechnung der Überlappung der ökologischen Nischen zwischen den Elternarten und den mutmaßlichen Hybriden erstellt.

Die Ergebnisse weisen auf Hybridisierung in erheblichem Maße zwischen den beiden Elternarten hin. Es kommt dabei klar zum Vorschein, dass die Hybriden ihre eigene charakteristische Nische besetzen und dabei eine viel höhere Toleranz gegenüber Kälte, Trockenheit und niedrige pH-Werte im Boden aufweisen, als einer der beiden Eltern. Das legt nahe, dass eine erfolgreiche Etablierung der jungen Hybridpopulation auf längere Sicht zu erwarten ist, vor allem da sie sich an die standörtlichen Bedingungen besser anzupassen scheinen, als ihre Eltern. Diese Selektionsvorteile der Hybriden und die Etablierung von Folgegenerationen bergen daher ein Potential für die Bildung neuer Arten.

## **Abstract (English)**

Global warming has led to a drastic decrease in permanently glaciated areas, both at the polar ice shields and in high mountain areas all over the world, opening novel territory being colonized by various organisms. Glacier retreat in particular, offers novel habitats to be colonized by pioneer plants. So far little attention has been paid to evolutionary processes facilitated by the particular colonizing dynamics and succession processes triggered by climate change. Specifically, lowland species are moving upslope, often faster than high alpine species are retreating. In the absence of postzygotic crossing barriers, such secondary contacts of otherwise altitudinally and ecologically separated species may result in the formation of hybrids, which can easily establish in a novel habitat.

The present study was conducted in a model system of two willow species (*Salix helvetica* and *S. purpurea*) on the Rhône glacier forefield (Switzerland). Chemical and ecological parameters were assessed via soil and accompanying vegetation analyses, including an ecological niche modelling approach using Schoener's D as a measure of niche overlap between parent species and putative hybrids.

The results not only indicate a considerable extent of hybrid formation between the two ecologically differentiated willow species, but show that hybrids occupy their own characteristic ecological niche, exhibiting higher tolerance to cold, drought and acidic soils than either of the parents. All data point to a successful establishment of a young willow hybrid population on the Rhône glacier forefield, where hybrids apparently are better adapted to local conditions than their parent species. Thus, selective advantages of hybrids and establishment of successive generations hold a potential for hybrid speciation.

# LEBENS LAUF



## Persönliche Daten

Name	Patrick Sagmeister
Geburtsdatum	29. März 1983
Geburtsort	Wien
Familienstand	ledig
Adresse	Lazarettgasse 17/15, 1090 Wien
Telefon	+43 6507290383
Email	patrickonearth@yahoo.de

## Schul Ausbildung

1989 - 1993	Volksschule Neulandschule, 1100 Wien
1993 - 2001	AHS Neulandschule, 1100 Wien
	Matura: 2001

## Studium

2003-2005	Studium der Humanmedizin an der MedUniWien
Seit 2005	Studium der Ökologie an der Universität Wien

## Präsenzdienst

Mai 2001-Oktob er 2002	Sanitäter im Heeresspital, 1210 Wien
------------------------	--------------------------------------

## Berufliche Tätigkeiten

März 2003-Oktober 2003	Junior Controller bei UPC Telekabel Wien GmbH, 1120 Wien
März 2004-November 2005	Telefoninterviewer für Mikrozensus bei Statistik Austria, 1030 Wien
September 2005-Juli 2006	Servicekraft bei Knoll Handels OEG, 1040 Wien
Oktober 2007-Oktober 2008	Bürokraft bei WD Printer Service GmbH, 1030 Wien
Seit Juli 2008	Servicekraft bei VC Invest.Com Gastronomiebeteiligungs GmbH, 1010 Wien

## Wissenschaftliche Arbeiten

Frühjahr 2010	Aktive Mitwirkung an „The attitude towards nature and nature conservation on the urban fringes“ Schindler et <i>al.</i> , 2011 (publ. "Innovation: The European Journal of Social Science Research")
23.-30. Juli 2011	Poster „Evolution of a hybrid zone of <i>Salix helvetica</i> and <i>S. purpurea</i> (Salicaceae) on the forefield of the Rhone glacier in the European Alps“ am IBC 2011 (XVIII International Botanical Congress) in Melbourne, Australien
17. Januar 2012	Vortrag “Hybrid establishment of willows on an alpine glacier forefield – evolution following global change?” an der Universität Göttingen, Deutschland
4.-7. Februar 2012	Poster „Hybrid dynamics of two willow ( <i>Salix</i> ) species on a Central Alpine glacier forefield“ bei der International VIPCA Conference on Molecular Ecology in Wien, Österreich

## Sonstige Fähigkeiten

Englisch, Französisch in Wort und Schrift  
Latein in Schrift, Spanisch Grundlagen  
Führerschein B (2001)  
Open Water Diver (2009)  
EDV Kenntnisse (MS Office, Adobe Photoshop)