



Auswirkungen des Klimawandels auf alpine Pflanzengemeinschaften im Nationalpark Berchtesgaden



Auswirkungen des Klimawandels auf alpine Pflanzengemeinschaften im Nationalpark Berchtesgaden

Dr. Thomas Kudernatsch

Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt
Department für Ökologie, Fachgebiet Geobotanik
Am Hochanger 13
D-85354 Freising

Gefördert von der Deutschen Forschungsgemeinschaft

Impressum:

Nationalpark Berchtesgaden
Forschungsbericht 52/2007

Herausgeber:

Nationalparkverwaltung Berchtesgaden, Doktorberg 6,
D-83471 Berchtesgaden, Telefon 0 86 52/96 86-0, Telefax 0 86 52/96 86 40,
Email: poststelle@nationalpark-berchtesgaden.de
Internet: <http://www.nationalpark-berchtesgaden.de>

im Auftrag des Bayerischen Staatsministeriums für Umwelt, Gesundheit und Verbraucherschutz

Alle Rechte vorbehalten!

ISSN 0172-0023
ISBN 3-922325-59-9

Druck: Druckerei A. Plenk KG, Berchtesgaden
Satz: GL-Werbestudio, Berchtesgaden

Gedruckt auf chlorfrei gebleichtem Papier

Titelbild:

Erwärmte OTC-Flächen und benachbarte, nicht erwärmte Kontrollflächen im Polsterseggenrasen.
Durch den Vergleich von erwärmten mit nicht erwärmten Flächen können die Auswirkungen
einer Temperaturerhöhung auf die Vegetation untersucht werden.

Fotos:

Dr. Thomas Kudernatsch

Inhaltsverzeichnis

Auswirkungen des Klimawandels auf alpine Pflanzengemeinschaften im Nationalpark Berchtesgaden

	Vorwort	5
1	Einführung und übergeordnete Fragestellung	7
2	Mittelfristige Vegetationsveränderungen alpiner Rasen – Wiederholungsaufnahmen auf Quasi-Dauerflächen	9
2.1	Einleitung und Fragestellung	9
2.2	Untersuchungsgebiet	12
2.2.1	Lage	12
2.2.2	Klima	12
2.2.3	Geologie und Boden	14
2.2.4	Vegetation	18
2.3	Methodik	18
2.3.1	Aufnahmen von 1988	18
2.3.2	Aufnahmen von 2003	19
2.3.3	Nomenklatorischer Abgleich	20
2.3.4	Auswertungsverfahren	20
2.3.4.1	Tabellenvergleich	20
2.3.4.2	Multivariate Analyseverfahren	20
2.3.4.3	Statistische Tests	20
2.3.4.4	Eigenschaften von Arten	21
2.4	Ergebnisse	21
2.4.1	Klassifikation und standörtliche Einordnung der Vegetation	21
2.4.2	Zeitliche Veränderungen der Vegetation	25
2.4.2.1	Stetigkeit und Deckung	25
2.4.2.2	Artenzahl	32
2.4.2.3	Evenness	33
2.4.2.4	Zeigerwerte	36
2.4.2.5	Vegetationsdynamik in der Gradientenanalyse	36
2.5	Diskussion	38
2.6	Zusammenfassung	43
3	Kurzfristige Vegetationsveränderungen alpiner Rasen – Erwärmungsexperimente	44
3.1	Einleitung und Fragestellung	44
3.2	Untersuchungsgebiet	45
3.2.1	Lage	45
3.2.2	Klima	45
3.2.3	Geologie und Boden	46
3.2.4	Vegetation	46
3.3	Methodik	46
3.3.1	Methodik der Erwärmung	46
3.3.2	Experimentelles Design	49
3.3.3	Standortdokumentation	49
3.3.3.1	Messung der Temperatur	49
3.3.3.2	Messung des Bodenwassergehalts	49
3.3.3.3	Messung der Luftfeuchte	49
3.3.3.4	Entnahme der Bodenlösung	49
3.3.3.5	Untersuchung der Streuzersetzung	49
3.3.4	Vegetationsdokumentation	50

3.3.4.1	Frequenzanalyse	50
3.3.4.2	Messung von Wachstum und Reproduktion	50
3.3.4.3	Phänologische Untersuchungen	52
3.3.4.4	Erfassung von Keimung und Etablierung	52
3.3.5	Auswertungsverfahren	53
3.4	Ergebnisse	53
3.4.1	Ausgelöste Standortveränderungen	53
3.4.1.1	Temperatur	53
3.4.1.2	Bodenwassergehalt	55
3.4.1.3	Luftfeuchte	55
3.4.1.4	Bodenlösung	55
3.4.1.5	Streuzersetzung	55
3.4.2	Ausgelöste Vegetationsveränderungen	56
3.4.2.1	Artenzahl und Gesamtdeckung	56
3.4.2.2	Frequenz und Deckung der einzelnen Arten	56
3.4.2.3	Wachstum und Reproduktion	60
3.4.2.4	Phänologie	65
3.4.2.5	Keimung und Etablierung	65
3.5	Diskussion	68
3.6	Zusammenfassung	73
4	Können die mittelfristig beobachteten Vegetationsveränderungen durch die experimentelle Erwärmung induziert werden? – Verschneidung beider Ansätze	74
5	Gesamtzusammenfassung	80
6	Danksagung	82
7	Literatur	83
8	Anhang	88

Vorwort

Verehrte Leserin, verehrter Leser,

unser Forschungsbericht 52 „Auswirkungen des Klimawandels auf alpine Pflanzengemeinschaften im Nationalpark Berchtesgaden“ liegt vor Ihnen. Warum haben wir dieses Projekt durchgeführt?

Nationalparke sind großräumige Schutzgebiete, in denen sich Ökosysteme in ihrer 'Komplexität', in der Gesamtheit ihrer Prozesse auf möglichst großer Fläche frei entfalten sollen. Nationalparke, auch als Einrichtungen und Verwaltungen, wollen die Natur nicht in eine vermeintlich richtige Richtung entwickeln. Sie schützen die Natur, wie sie wirklich ist, und nicht wie wir sie gerne hätten. Daraus ergeben sich mit als wichtigste Nationalparkfunktionen zum einen: Schutz von Natur und Landschaft, sowie die Aufgaben der Forschung und Umweltbeobachtung. Die genannten Punkte sind für den Nationalpark Berchtesgaden in einem Nationalparkplan mit einem Zeithorizont zur Umsetzung in den nächsten 10 bis 15 Jahren festgelegt. Und bezüglich Forschung und Umweltbeobachtung wird die Beantwortung folgender Fragen gefordert:

- Wie verläuft die Entwicklung anthropogen nahezu unbeeinflusster Ökosysteme langfristig (im Vergleich zu Ökosystemen vergleichbarer Ausstattung und Grundfunktion mit unterschiedlichen Formen anthropogener Beeinflussung)?
- Wie wirken sich globale Umweltveränderungen lokal in ansonsten nicht direkt anthropogen beeinflussten Systemen („0“-Flächen) aus?
- Wie äußern sich die Folgen globaler Umweltveränderungen in natürlichen und naturnahen Ökosystemen?

Zur konkreten Beantwortung fordert unser Nationalparkplan u.a. die Vorbereitung und regelmäßige Durchführung von Vegetationskartierungen im Bereich der alpinen Rasen, die Auswahl geeigneter Dauerbeobachtungsflächen auf GIS-Basis, methodische Standardisierungen, sowie kontinuierliche Wiederholungskartierungen und Auswertung insbesondere im Hinblick auf Biodiversität und ausgewählte Leitarten.

Sowohl der experimentelle als auch der pflanzensoziologische Teil des Projekts „Auswirkungen des Klimawandels auf alpine Pflanzengemeinschaften im Nationalpark Berchtesgaden“ von Thomas Kudernatsch wurde deshalb von der Nationalparkverwaltung stark unterstützt. Die Arbeit zeigt, dass bestimmte Arten im Erwärmungsexperiment stärker reagieren und in den Probeflächen vermehrt anzutreffen sind. Die Diversität in den alpinen Rasengesellschaften ist gestiegen. Im Nationalpark Berchtesgaden zeigt der Vergleich von historischen und aktuellen Vegetationsaufnahmen klare Indizien für eine veränderte Artenzusammensetzung dieser Lebensräume. In den letzten 20 Jahren zeigten viele Arten ein ausgeprägtes Populationswachstum und der Artenreichtum erhöhte sich. Die Temperaturerhöhung förderte Wachstum und Reproduktion vieler Arten, sodass sie mit erhöhter Frequenz auftreten und sich typische „filling“ Prozesse zeigen.

Da menschliche Aktivitäten in den Untersuchungsflächen ausgeschlossen werden können und die Belastungen über den Luftpfad vergleichsweise gering sind, können die Ergebnisse der Untersuchungen auf die globale Klimaerwärmung zurückgeführt werden.

Die Daten des Projektes sind im Geographischen Informationssystem (GIS) und der botanischen Datenbank der Nationalparkverwaltung dokumentiert und stehen für zukünftige Auswertungen zur Verfügung.

Der Forschungsbericht dokumentiert wiederum nach dem Quellband aus dem Jahr 2006 den derzeitigen Schwerpunkt der Nationalparkforschung und Umweltbeobachtung.

Dr. Michael Vogel
Nationalparkleiter

Auswirkungen des Klimawandels auf alpine Pflanzengemeinschaften im Nationalpark Berchtesgaden

Dr. Thomas Kudernatsch

1 Einführung und übergeordnete Fragestellung

Der globale Klimawandel (global climate change) ist ein in Politik und Wissenschaft viel diskutiertes Umweltproblem. Damit ist in erster Linie eine Temperaturerhöhung gemeint, in zweiter Linie (und hinsichtlich der Konsequenzen weniger präzise regionalisierbar als die Temperatur) eine Änderung Niederschlagsituation. Innerhalb des letzten Jahrhunderts hat sich die Oberflächentemperatur der Erde um $0,6 \pm 0,2^\circ\text{C}$ erhöht, wobei die stärkste Erwärmung zwischen 30° und 70° Nord, also in unseren Breiten, stattgefunden hat. An die Temperatur gekoppelt verlängerte sich die Vegetationsperiode in Europa seit Beginn der 1960er Jahre um ca. 11 Tage (MENZEL & FABIAN 1999). Im aktuellen Bericht des Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC 2001) präsentierte Modellierungen belegen überzeugend, dass der überwiegende Anteil der beobachteten Erwärmung anthropogenen Ursprungs ist (Emission von Treibhausgasen). Auf dieser Basis ist laut IPCC (2001) für das gerade begonnene Jahrhundert mit einem weiteren globalen Temperaturanstieg von $1,4$ bis zu $5,8^\circ\text{C}$ zu rechnen (zum Vergleich: Der Temperaturunterschied zwischen Eiszeit und Jetztzeit machte in Mitteleuropa etwa 8°C aus). Während der letzten 50 Jahre sind die Niederschlagsmengen in den mittleren und hohen nördlichen Breiten angestiegen, in den Subtropen dagegen zurückgegangen. Die Anzahl der Tage mit Starkregen und Extremniederschlägen sind – selbst in Regionen mit abnehmenden Niederschlagsmengen – angestiegen (SEILER 2003/2004).

Stärker als andere Regionen ist der Alpenraum von der globalen Klimaänderung betroffen. Im Nordalpenraum hat sich die Temperatur während der letzten zwei Jahrzehnte im Mittel um ca. $1,5^\circ\text{C}$ erhöht. Im gleichen Zeitraum ist die Niederschlagsmenge im Winter/Frühjahr um etwa 20 % angestiegen (verstärkte Lawinen- und Hochwassergefahr), während die Niederschläge im Sommer um ca. 20 % zurückgegangen sind. Die Schneefallgrenze ist während dieser Zeit um mehr als 200 m angestiegen (Seiler 2003/2004). Deutlich zu erkennen sind die Auswirkungen der globalen Erwärmung am fortschreitenden Rückgang der Alpengletscher. So nahm die vergletscherte Fläche der Alpen während der letzten 100 Jahre um 30 bis 40 %, das Eisvolumen sogar um etwa 50 % ab (HAEBERLI & BENISTON 1998, BODENBENDER 2002). In der Schweiz ist die Gletscher-

fläche allein in den letzten 15 Jahren um über 20 % zurückgegangen. Auch die Permafrostböden in den Alpen beginnen aufzutauen. Seit Mitte des letzten Jahrhunderts ist die Permafrostgrenze um 150 bis 250 m angestiegen; gehäuft auftretende Muren sowie Fels- und Bergstürze sind die Folge (BODENBENDER 2002).

Abb. 1 zeigt den Gang der Jahresmitteltemperatur und des Jahresniederschlags auf der Zugspitze (2.962 m ü. NN; Nördlichen Kalkalpen) seit 1980 (Daten: Deutscher Wetterdienst). In diesem Zeitraum erhöhte sich die Jahresmitteltemperatur um $1,9^\circ\text{C}$. Entsprechend verlängerte sich die Vegetationsperiode (Anzahl der Tage im Jahr mit einem Tagesmittel $> 5^\circ\text{C}$) um 24 Tage, während die Dauer der Schneebedeckung um den gleichen Betrag abnahm. Die Jahresniederschläge zeigten starke Schwankungen zwischen den Jahren, blieben im Mittel aber konstant. Aufbauend auf regionalen Szenarienrechnungen ergibt sich als Schätzung, dass bis zum Jahr 2030 im süddeutschen Raum die Temperatur um weitere $2,5^\circ\text{C}$ zunehmen wird, wobei die Temperatur-

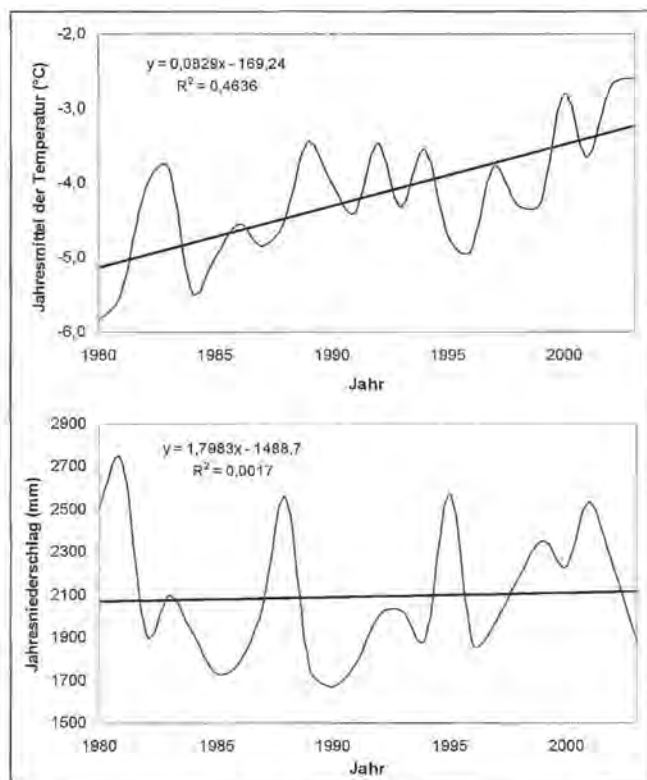


Abb. 1: Entwicklung der Jahresmitteltemperatur und des Jahresniederschlags auf der Zugspitze (2.962 m ü. NN) zwischen 1980 und 2003 (Daten: Deutscher Wetterdienst).



Abb. 2: Alpine Rasenstufe im Bereich des Kahlersbergs (2.350 m ü. NN). Die hochwüchsigen Bestände des Horstseggenrasens sind auf engem Raum mit den niedrigen und offenen Beständen des Polsterseggenrasens verzahnt.

erhöhung im Bereich der Alpen voraussichtlich noch deutlicher ausfällt. Das bedeutet, dass die Temperatur im süddeutschen Raum stärker als im globalen Mittel ansteigen wird (SEILER 2003/2004). Die jährlichen Niederschlagssummen werden bis 2030 in ganz Süddeutschland voraussichtlich um bis zu 15 % abnehmen.

Der globale Klimawandel und speziell die damit verbundene Temperaturerhöhung führt weltweit zur Veränderung von Ökosystemen/Pflanzenbeständen. Auswirkungen sind insbesondere in Ökosystemen zu erwarten, die direkt oder indirekt durch niedrige Temperaturen bestimmt werden (z. B. alpine Ökosysteme). In den Hochlagen der Alpen, also nahe der Kältengrenze vieler Arten, ist die Abhängigkeit der einzelnen Pflanzen und damit der Vegetation von Klimaparametern stärker und unmittelbarer als in tieferen Lagen. Biotische Faktoren (v. a. negative Interaktionen zwischen Arten) treten in diesem Klima als vegetationsprägende Komponenten in den Hintergrund, während abiotische Faktoren, insbesondere die Temperatur, immer mehr an Bedeutung gewinnen. Eine Erwärmung, selbst wenn sie deutlich weniger als 5,8°C ausmachen sollte, wird daher alpine Pflanzenbestände aller Voraussicht nach besonders stark betreffen (THEURILLAT & GUISAN 2001).

Erste Hinweise, dass alpine und nivale Ökosysteme auf die klimatischen Veränderungen reagieren, stammen von Wiederholungserhebungen historischer Vegetationsaufnahmen (HOFER 1992, GOTTFRIED et al. 1994,

GRABHERR et al. 1994, KLANDERUD & BIRKS 2003, BURGA et al. 2004). Im Rahmen dieser Untersuchungen konnte ein Aufsteigen von Arten im Höhengradienten und ein damit verbundener Anstieg der Artenzahlen nachgewiesen werden. Diese Ergebnisse bestätigen die bereits von BRAUN-BLANQUET (1957) beobachteten Vegetationsverschiebungen am Gipfel des Piz Linard (3.414 m ü. NN); in dem Zeitraum zwischen 1835 und 1947 hatte sich dort die Zahl der Gefäßpflanzen von zwei auf elf erhöht. In allen Fällen wurde eine Temperaturerhöhung als treibende Kraft vermutet.

Dass Pflanzenarten in kalten Regionen auf eine Temperaturerhöhung reagieren, konnte im Rahmen von Manipulationsexperimenten (z. B. International Tundra Experiment; HENRY & MOLAU 1997) nachgewiesen werden. Die bisher schwerpunktmäßig in der Arktis durchgeführten Erwärmungsexperimente zeigen, dass die kurzfristigen Reaktionen der Pflanzen auf eine Temperaturerhöhung (Änderungen im Bereich der Phänologie, des Wachstums und der Reproduktion) artspezifisch sind sowie in Raum und Zeit variieren (ARFT et al. 1999). Nach RUSTAD et al. (2001) sind daher weitere Untersuchungen, speziell in bisher unterrepräsentierten Biomen, nötig, um differenziertere Aussagen treffen zu können. Im Bereich der Alpen sind bis zum heutigen Zeitpunkt erst wenige Temperatur-Manipulationsexperimente durchgeführt worden, und zwar in den silikatischen Zentralalpen (STENSTROM et al. 1997, GUGERLI & BAUERT 2001; SO-SCHWEIZ bzw. ERSCHBAMER 1997, ERSCH-

BAMER 2001: Tirol), während vergleichbare Untersuchungen in den Kalkalpen mit ihrer von den Zentralalpen völlig abweichenden Flora fehlen.

Ein anderer Ansatz, um die möglichen Auswirkungen einer klimatischen Erwärmung auf alpine Pflanzenbestände zu prognostizieren, ist die Entwicklung von Simulationsmodellen. Kennt man die aktuellen Zusammenhänge zwischen Vegetationsparametern auf der einen und Standortparametern auf der anderen Seite, können mögliche temperaturbedingte Änderungen in der Artenzusammensetzung vorausgesagt werden (vgl. z. B. GOTTFRIED et al. 1999, GUIBAN & THEURILLAT 2000). Während diese Modelle zwar einerseits ermitteln, an welchen Punkten im Gelände bei Temperaturerhöhung potenziell neue Wuchsplätze entstehen, geben sie andererseits doch keine Auskunft darüber, welche Arten mittels welcher Merkmale die größte Chance haben, diese potenziellen Wuchsplätze oberhalb ihrer heutigen Verbreitungsgrenze denn auch tatsächlich zu erreichen und sie als Wuchspatz zu nutzen. Nach KÖRNER (1999) werden Veränderungen auf der Ebene der Pflanzengemeinschaft von solchen Modellen möglicherweise überschätzt, während Änderungen auf der Artebene (und auf dieser Ebene findet die Migration bzw. die Vegetationsveränderungen tatsächlich statt) möglicherweise unterschätzt werden. Detailliertere Kenntnisse über die tatsächlichen Reaktionen realer Populationen auf einen Temperaturanstieg sind daher erforderlich.

Auch in der vorliegenden Arbeit werden die Auswirkungen der globalen Erwärmung auf alpine Pflanzenbestände untersucht. Die Arbeit konzentriert sich dabei auf Bestände des Horst- und des Polsterseggenrasens in der unteren bzw. mittleren alpinen Stufe des Nationalparks Berchtesgaden. Diese zwei Gesellschaften stellen die flächenmäßig bedeutendsten Vegetationseinheiten der alpinen Kalk-Magerrasen dar (vgl. Abb. 2).

Während in den meisten bisher durchgeführten Forschungsprojekten die Auswirkungen einer Erwärmung auf alpine Vegetation mittels eines einzelnen methodischen Ansatzes untersucht wurden (siehe oben), werden in der vorliegenden Arbeit zwei sich ergänzende methodische Vorgehensweisen miteinander verknüpft: (i) Wiederholungsaufnahmen auf Quasi-Dauerflächen, (ii) Erwärmungsexperimente.

Durch eine Zusammenführung der Ergebnisse aus beiden Teilen kann die begrenzte Aussagekraft der einzelnen Ansätze (siehe unten) erweitert werden.

Wiederholungsaufnahmen auf Quasi-Dauerflächen (vgl. Kap. 2) ermöglichen den Nachweis von mittelfristigen, multifaktoriell verursachten Vegetationsveränderungen. Eine im Rahmen von Wiederholungserhebungen aufgezeigte Koinzidenz von gemessenem Temperaturanstieg und Vegetationswandel kann allerdings nur als Indiz, nicht aber als Beweis für eine Ursache-Wirkungs-Beziehung angesehen werden.

Durch Erwärmungsexperimente (vgl. Kap. 3) können kurzfristige Effekte einer Temperaturerhöhung auf die

Vegetation untersucht und auch nachgewiesen werden. Da die Untersuchungen aber sowohl räumlich als auch zeitlich begrenzt sind, ist eine Übertragbarkeit der Ergebnisse auf eine längere Zeitspanne bzw. auf ein größeres Gebiet allerdings problematisch.

Kombiniert man dagegen beide Ansätze miteinander (vgl. Kap. 4), können die mittelfristigen Beobachtungen auf einen kausalen Hintergrund hin geprüft werden. Findet man in beiden Ansätzen gleichsinnige Effekte, so ist das ein Beleg für die Hypothese, dass Klimaerwärmung an den mittelfristigen Vegetationsänderungen ursächlich beteiligt ist. Umgekehrt belegt die Gleichsinnigkeit die Relevanz der kurzfristigen Beobachtung für ein größeres, längerfristiges Muster.

Entsprechend soll im Rahmen der Arbeit folgende übergeordnete Arbeitshypothese geprüft werden:

„Elemente der durch Zeitvergleich dokumentierten Vegetationsveränderungen lassen sich durch kurzfristige Erwärmung induzieren.“

2 Mittelfristige Vegetationsveränderungen alpiner Rasen – Wiederholungsaufnahmen auf Quasi-Dauerflächen

2.1 Einleitung und Fragestellung

Vegetationsaufnahmen sind Dokumentationen der floristischen Zusammensetzung von Pflanzenbeständen zum Erhebungszeitpunkt, historische Vegetationserhebungen somit „Spiegel“ eines zurückliegenden Vegetations- und Standortzustandes (FISCHER 1999). Ist ein Pflanzenbestand geänderten Umweltbedingungen ausgesetzt, kommt es zu Änderungen im Konkurrenzgefüge und daraus resultierend zu Änderungen der Artenzusammensetzung. Vergleicht man den aktuellen Vegetationszustand eines Pflanzenbestands mit historischen Vegetationsaufnahmen desselben Bestands, können im Vergleichszeitraum abgelaufene Änderungen der floristischen Zusammensetzung aufgezeigt und – die Standortweiserfunktion der Vegetation nutzend – Hypothesen zu deren Ursachen aufgestellt werden (vgl. z. B. BRAUN-BLANQUET 1957, HAGEN 1996, RÖDER et al. 1996). Daher sind sorgfältig dokumentierte, historische Vegetationserhebungen – gerade auch für die aktuelle global change-Forschung – eine Datengrundlage von hohem Wert (KÖRNER 1999).

Grundsätzlich können zeitliche Veränderungen der Vegetation autogen, d. h. durch den Pflanzenbestand oder die Arten selbst verursacht oder allogene, d. h. von außen ausgelöst sein (weiterführende Literatur in PFADENHAUER 1997). Da autogene und allogene Prozesse teilweise gleichgerichtet sind und sich gegenseitig verstärken können, ist eine Trennung zwischen beiden Prozessen nicht immer möglich. Allein aus einem Vergleich von

historischen mit aktuellen Vegetationsaufnahmen können daher meist nur Hinweise, nicht aber Beweise für mögliche Ursache-Wirkungs-Beziehungen abgeleitet werden.

Auch alpine Pflanzenbestände sind – wie grundsätzlich alle Vegetationstypen der Erde – zeitlichen Veränderungen unterworfen. Ein Beispiel für autogene Vegetationsveränderungen ist die Entwicklung von Schutthalden zu \pm geschlossenen alpinen Rasen. Durch Pionierpflanzen werden beruhigte Bereiche in Schutthalden geschaffen, von denen aus eine weitere Besiedlung erfolgen kann. Schließt sich die Vegetation im Lauf der Zeit, bildet sich ein schützendes Bestandesklima aus und die Bodenbedingungen verbessern sich (z. B. durch Humusakkumulation). Als Folge lösen anspruchsvollere Rasen-Arten allmählich die Arten der Schuttgesellschaften ab. Die Änderungen der Artenzusammensetzung werden in diesem Fall im Wesentlichen durch den Pflanzenbestand selbst hervorgerufen (vgl. z. B. KUDERNATSCH et al. 2004). Vegetationsveränderungen alpiner Pflanzenbestände infolge menschlicher Aktivitäten sind dagegen allogene Prozesse. Geänderte Bewirtschaftungsweisen, anthropogene N-Einträge oder der globale Klimawandel führen in alpinen Ökosystemen zu Veränderungen (für einen Überblick vgl. KÖRNER 1999). Da der Stoffhaushalt und die Diversität alpiner und nivaler Ökosysteme durch niedrige Temperaturen begrenzt werden, wird insbesondere die globale Erwärmung als treibende Kraft für bereits beobachtete Vegetationsveränderungen vermu-

tet (HOFER 1992, GOTTFRIED et al. 1994, GRABHERR et al. 1994, BURGA et al. 2004). Alle Autoren entsprechender Studien stellten bei einer wiederholten Erhebung historischer Gipffloren einen Anstieg der Artenzahlen auf den untersuchten Alpen-Gipfeln fest, der durch ein Aufsteigen von Arten der (unteren) alpinen Stufe im Höhengradienten verursacht wurde (Zuwanderung). Der Effekt war in tieferen Lagen stärker ausgeprägt als in höheren Lagen (GRABHERR et al. 1994). Auch in norwegischen Gebirgsregionen konnten im Rahmen von Wiederholungserhebungen ein Anstieg der Artenzahlen und ein Höhersteigen von Arten beobachtet werden (KLANDERUD & BIRKS 2003).

Im Bereich des Nationalparks Berchtesgaden steht umfangreiches vegetationskundliches Datenmaterial zur Verfügung, welches für Wiederholungserhebungen geeignet ist. So wurden dort in der Vergangenheit allein in der alpinen Stufe mehrere hundert Aufnahmeflächen pflanzensoziologisch erfasst; ihre Positionen sind in Karten exakt dokumentiert (HERRMANN et al. 1988). Im Rahmen des Projekts wurden aus diesem Datenpool 25 Vegetationsaufnahmen des Horst- und 23 Vegetationsaufnahmen des Polsterseggenrasens als Referenzflächen ausgewählt, im Gelände lokalisiert und wiederholt vegetationskundlich erhoben, wobei die methodische Vorgehensweise der Ersterhebung beibehalten wurde.

Der Vergleich der Datensätze diente der Beantwortung folgender Fragen:



Abb. 3: Blick über das Untersuchungsgebiet vom Hohen Brett (2.331 m ü. NN) aus. Von links nach rechts sind zu sehen: Schneibstein (2.275 m ü. NN), Reinersberg (2.171 m ü. NN), Windschartenkopf (2.210 m ü. NN), Kahlersberg (2.350 m ü. NN) sowie Fagstein (2.164 m ü. NN). Im Bildhintergrund das Massiv des Hochkönigs (2.941 m ü. NN).

Tab. 1: Lageparameter der Aufnahmeflächen des Horstseggenrasens (H) und des Polsterseggenrasens (P).

Flächen- nummer	Gesell- schaft	Höhe (m ü. NN)	Neigung (°)	Exposition (°)	Deckung der Vegetation (%)	Lokalität
100	H	2200	0		98	Hohes Brett
114	H	2110	39	260	85	Windschartenkopf
118	H	2170	21	268	90	Schneibstein
120	H	2205	23	230	85	Schneibstein
213	H	2140	35	300	90	Windschartenkopf
218	H	2060	25	284	96	Windschartenkopf
220	H	2100	30	292	95	Windschartenkopf
224	H	2100	25	270	45	Windschartenkopf
245	H	2110	30	212	75	Windschartenkopf
259	H	2100	38	245	65	Windschartenkopf
265	H	2100	18	310	90	Hochseeleinkopf
277	H	2080	26	276	95	Reinersberg
279	H	2015	24	240	95	Reinersberg
319	H	2070	40	100	80	Fagstein
431	H	1925	25	160	85	Hohes Laafeld
433	H	1950	20	185	90	Hohes Laafeld
437	H	1940	38	270	90	Hohes Laafeld
462	H	1930	30	224	80	Hohes Brett
58	H	2010	42	204	50	Hohes Brett
61	H	2090	44	200	60	Hohes Brett
64	H	1965	34	225	90	Hohes Brett
65	H	1945	34	208	80	Hohes Brett
86	H	1820	45	205	70	Hohes Brett
87	H	1890	24	225	80	Hohes Brett
94	H	2040	30	265	90	Hohes Brett
Mittelwert		2043	30	236	82	
115	P	2170	31	240	50	Windschartenkopf
116	P	2165	40	294	40	Windschartenkopf
122	P	2210	35	360	85	Schneibstein
125	P	2250	25	295	65	Schneibstein
126	P	2240	30	298	80	Schneibstein
170	P	2120	45	315	75	Fagstein
215	P	2100	25	315	80	Windschartenkopf
217	P	2150	40	235	60	Windschartenkopf
222	P	2120	30	270	45	Windschartenkopf
238	P	2015	35	355	50	Kahlersberg
24	P	1870	45	270	55	Hohes Brett
247	P	2200	29	270	70	Windschartenkopf
255	P	2170	34	260	50	Windschartenkopf
267	P	2130	30	310	80	Windschartenkopf
272	P	2100	36	320	50	Hochseeleinkopf
273	P	2045	45	340	40	Reinersberg
275	P	2155	41	300	60	Reinersberg
276	P	2040	35	340	80	Reinersberg
29	P	1820	35	315	95	Hohes Brett
341	P	2120	30	334	75	Schneibstein
446	P	2335	20	292	35	Kahlersberg
450	P	2280	35	225	60	Kahlersberg
59	P	2000	44	203	50	Hohes Brett
Mittelwert		2122	35	294	62	

- Hat sich die Artenzusammensetzung der Aufnahme­flächen geändert?
- Welche Arten zeigen eine Reaktion im Vergleichszeit­raum, welche nicht?
- Kann, wie bei HOFER (1992), GRABHERR et al. (1994), KLANDERUD & BIRKS (2003) bzw. BURGA et al. (2004), eine Zunahme der Artenzahlen festgestellt werden?
- Wodurch wird der Anstieg der Artenzahlen verur­ sacht?
- Gibt es Unterschiede in der Reaktion der Pflanzenbe­ stände in Abhängigkeit von den Standortbedingun­ gen?
- Können mögliche Vegetationsveränderungen als allo­ gene oder autogene Prozesse interpretiert werden?
- Stellt die anthropogen bedingte Temperaturerhöhung während der letzten Jahrzehnte die voraussichtliche Hauptursache der Veränderungen dar?

2.2 Untersuchungsgebiet

2.2.1 Lage

Die Untersuchungen wurden in der alpinen Stufe des Nationalparks Berchtesgaden durchgeführt. Der Nationalpark liegt im Südosten Deutschlands (Freistaat Bayern) im Landkreis Berchtesgadener Land. Er umfasst ein Gebiet von 210 km² und bildet zusammen mit seinem Vorfeld den ca. 450 km² großen „Alpenpark Berchtesgaden“, seit 1990 ein Biosphären-Reservat der UNESCO (ZIERL 2002).

Das Gebiet des Nationalparks erstreckt sich von der montanen bis in die alpine Stufe. Tiefster Punkt ist der Königssee (Wasserspiegel 603 m ü. NN), die höchste Erhebung der Gebirgsstock des Watzmann (2.713 m ü. NN). Die Gebirgsmassive des Nationalparks sind voneinander durch die drei Haupttäler Klausbachtal, Wim­ bachtal und das Tal des Königssees getrennt.

Die Untersuchungsflächen befinden sich im NO des Na­ tionalparks zwischen Hohem Brett (2.331 m ü. NN) und Kahlersberg (2.350 m ü. NN) in einer Höhenlage von ca. 1.800 bis 2.350 m ü. NN (Abb. 3). Die Flächen liegen im Bereich der großflächigen, zusammenhängenden Be­ stände alpiner Rasen, die aber stets eng mit Fels- und Schuttbereichen verzahnt sind. Die Vegetationsbede­ ckung der 2003 untersuchten Bestände ist in der Regel größer als 50 % (offene bis geschlossene Bestände). Sie beträgt im Mittel 82 % für die Aufnahme­flächen des Horstseggenrasens und 62 % für die Flächen des Polsterseggenrasens (Tab. 1).

Die Aufnahme­flächen des Horstseggenrasens befinden sich zwischen 1.820 und 2.205 m ü. NN, die des Polsterseggenrasens zwischen 1.820 und 2.335 m ü. NN. Die Neigung der Flächen beträgt zwischen 0 und 45° im Horstseggenrasen bzw. 20 und 45° im Polsterseggenrasen. Die Exposition der Aufnahme­flächen schwankt zwischen O und NW (Horstseggenrasen) bzw. SW und N (Polsterseggenrasen; Abb. 4). In Tab. 1 sind die wich­ tigen Lageparameter der Aufnahme­flächen zusam­ mengefasst. Einen Überblick über die genaue Lage der Versuchsflächen geben die Abb. 5 bis Abb. 7. Die ge­ nauen Koordinaten jeder Aufnahme­fläche (Rechts­ wert/Hochwert) wurden mittels GPS-Messungen erfasst und sind über die Vegetationsdatenbank des National­ parks Berchtesgaden abrufbar.

2.2.2 Klima

Das Klima im Nationalpark Berchtesgaden ist reliefbe­ dingt durch kleinräumig stark wechselnde Bedingun­ gen gekennzeichnet. Darüber hinaus bewirken maritime Ein­ flüsse des Atlantiks und kontinentale Einflüsse der Zen­ tralalpen ein ausgesprochenes Übergangsklima (NP- Plan 2001).

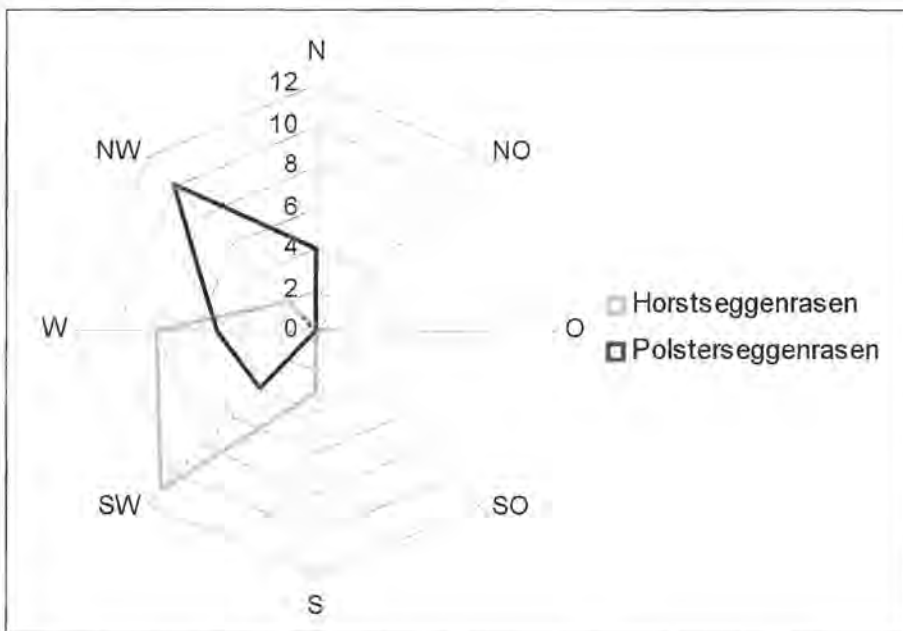


Abb. 4: Exposition der Aufnahme­flächen des Horst- und des Polsterseggenrasens.

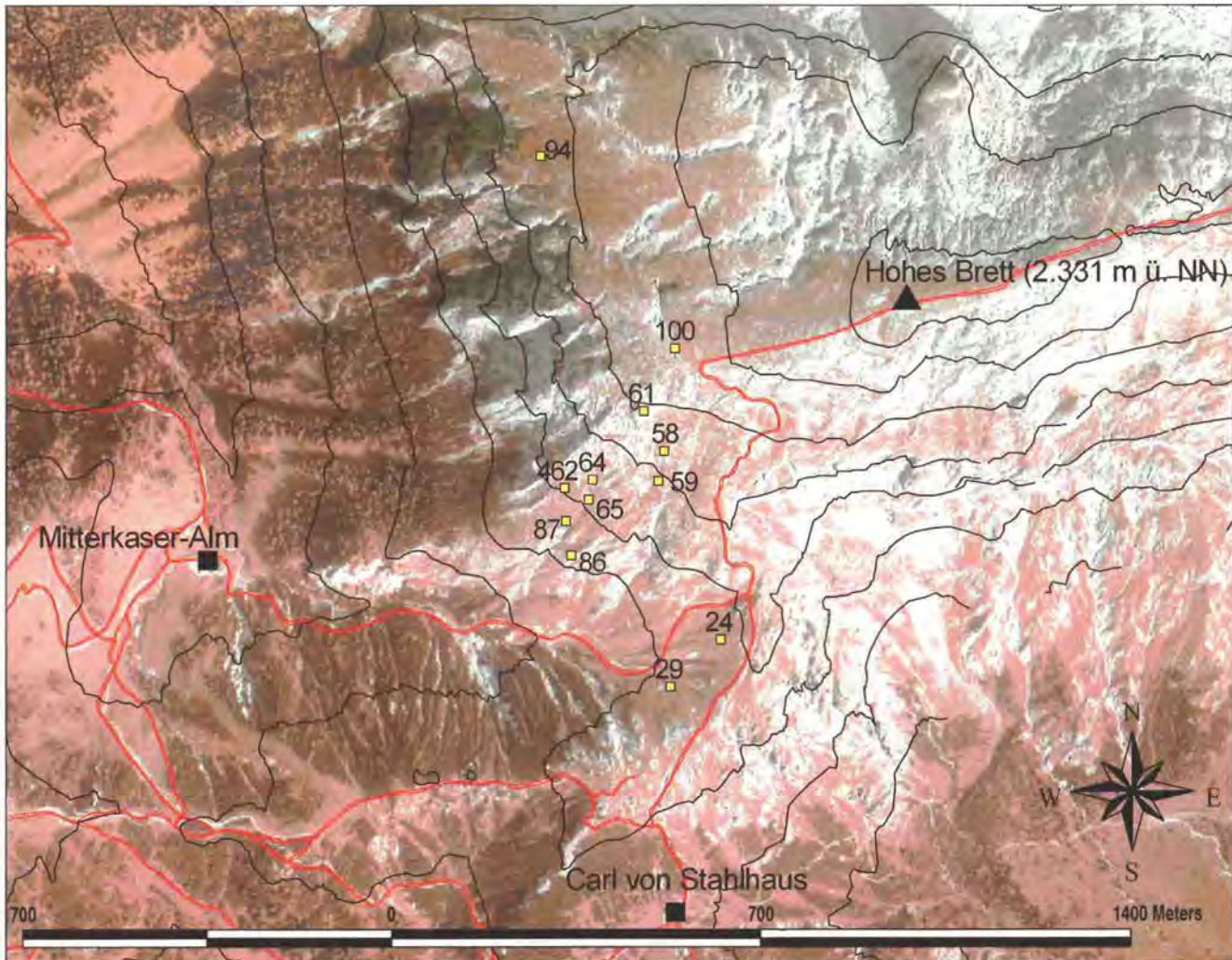


Abb. 5: Lage der Aufnahmeflächen am Hohen Brett (2.331 m ü. NN).

Um für jede einzelne Aufnahmefläche und somit das gesamte Untersuchungsgebiet vergleichsweise genaue Angaben zur klimatischen (sowie geologischen und bodenkundlichen; vgl. Kap. 2.2.3) Situation machen zu können, wurden die GPS-Koordinaten jeder Aufnahmefläche mit der digitalen Standortkarte des Nationalparks Berchtesgaden von KONNERT (2004) verschnitten (Unterteilung der Nationalparkfläche in standörtlich homogene Polygone).

Demnach schwankt die Jahresmitteltemperatur im eigentlichen Untersuchungsgebiet (Bereich, in dem sich die Aufnahmeflächen befinden), je nach Lage, zwischen 0 und 4°C. Mit zunehmender Höhe sinkt die Jahresmitteltemperatur um ca. 0,4°C pro hundert Höhenmeter. Der thermische Höhengradient im Untersuchungsgebiet liegt daher unter dem normalerweise für Gebirgsregionen angegebenen durchschnittlichem Gradienten von 0,6°C pro 100 Höhenmeter und deutet somit auf eine eher kontinentale Tönung des Klimas hin (KÖRNER 1999). Entsprechend der Temperaturabnahme mit zunehmender Höhenlage verkürzt sich die Länge der Vegetationsperiode (Anzahl Tage im Jahr mit einer Durchschnittstemperatur > 5°C). Während die Vegetationsperiode im Nationalpark in 1.800 m ü. NN noch knapp fünfzehn

Monate lang ist, beträgt sie in 2.400 m ü. NN nur noch ca. zweieinhalb Monate.

Die mittlere Januartemperatur (durchschnittlich kältester Monat) schwankt im engeren Untersuchungsgebiet zwischen -5 und 1°C, die mittlere Julitemperatur (durchschnittlich wärmster Monat) zwischen 7 und 11°C. Die im Vergleich zum Jahresmittel teilweise hohen Januartemperaturen sind auf die häufig ausgeprägten Inversionswetterlagen zurückzuführen.

Die mittleren Jahresniederschläge im Untersuchungsgebiet liegen zwischen 1.925 und 2.100 mm, über die Hälfte der Niederschläge fallen dabei im Sommerhalbjahr. Das Maximum der Niederschläge liegt im Juli, das Minimum im Januar.

Während sich die Aufnahmeflächen des Horstseggenrasens und des Polsterseggenrasens bezüglich der Temperatur- und Niederschlagsparameter kaum unterscheiden, finden sich hinlänglich der Einstrahlung deutliche Unterschiede. So beträgt die potenzielle Strahlung während der Vegetationsperiode im Horstseggenrasen im Mittel 29.760 Watt pro m² (Min: 20.000, Max: 37.000 Watt pro m²), im Polsterseggenrasen dagegen nur

22.522 Watt pro m² (Min: 8.000, Max: 36.000 Watt pro m²). Dies entspricht 55 % des möglichen Maximalwerts (54.314 Watt pro m²) im Horstseggenrasen bzw. 41 % im Polsterseggenrasen (letzter Wert niedriger wegen schwerpunktmäßig nördlicher Exposition der Aufnahme­flächen; vgl. Abb. 4).

Einen abschließenden Überblick über die Klimaparameter der einzelnen Aufnahme­flächen gibt Tab. 2.

2.2.3 Geologie und Boden

Das Gebiet des Nationalparks Berchtesgaden liegt im Bereich der Nördlichen Kalkalpen. Während die Berg­stöcke von Watzmann und Hochkalter eine ausgeprägte Kammstruktur aufweisen, sind die anderen Gebirgs­stöcke im Bereich des Nationalparks in ihren zentralen Be­reichen durch ausgedehnte Plateaulagen charakteri­siert.

Am weitesten im Gebiet verbreitet sind Kalk- und Dolo­mitschichten der Trias mit einem Alter von 225 bis 190 Millionen Jahren (z. B. Dachsteinkalk, Ramsaudolomit, Karnisch-Norischer Dolomit). In geringerem Umfang lie­gen Reste jüngerer Juraschichten (z. B. Rote Liaskalke, Fleckenmergel) auf den Hochflächen oder sind an den Bergflanken aufgeschlossen. Die jüngsten Gesteins­schichten sind quartären Ursprungs; dabei handelt es sich beispielsweise um Fern- oder Lokalmoränen, Berg­sturzmassen oder Hangschutt (LANGENSCHIEDT 1994).

Die Untersuchungsflächen liegen zum Teil an den Steil­flanken, meist aber auf den Plateaulagen. Die vorherr­schende geologische Schicht im Untersuchungsgebiet ist Dachsteinkalk (ausgeprägt als Riff- oder Lofersfazies). Im südlichen Bereich des Hohen Bretts findet sich Kar­nisch-Norischer Dolomit, auf den Plateaulagen zwi­schen Schneibstein und Kahlersberg kommen kleinflä­chig Lias Schwellenkalke und holozäner Hangschutt vor.

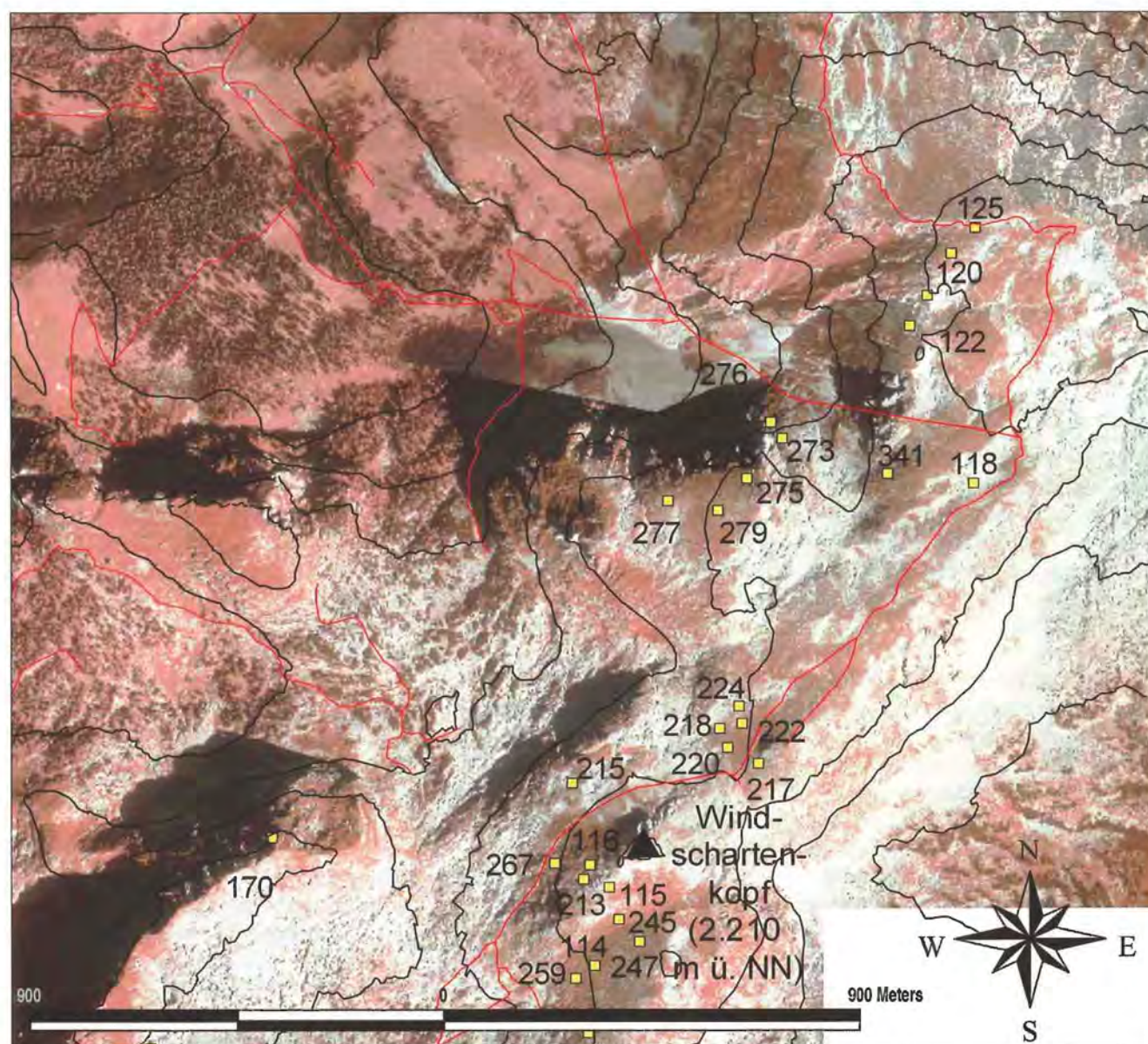


Abb. 6: Lage der Aufnahme­flächen zwischen Schneibstein (2.275 m ü. NN) und Windschartenkopf (2.210 m ü. NN).

Tab. 2: Klimaparameter der Aufnahmeflächen des Horstseggenrasens (H) und des Polsterseggenrasens (P) aus dem Zeitraum 1990-1999 (Konnert 2004).

Flächen- nummer	Gesell- schaft	mittlere Jahresmittel- temperatur (°C)	mittlere Temperatur im Januar (°C)	mittlere Temperatur im Juli (°C)	mittlerer Jahres- niederschlag (mm)	mittlerer Niederschlag im Sommer- halbjahr (mm)	mittlere pot. Strahlung in der Vegetations- periode (Watt/m ²)
100	H	0	-3	9	2000	1100	30000
114	H	1	-2	8	2075	1175	30000
118	H	0	-5	7	2100	1175	23000
120	H	1	-3	8	2100	1150	28000
213	H	2	-2	9	2050	1150	27000
218	H	1	-3	8	2075	1150	22000
220	H	1	-3	8	2075	1175	20000
224	H	1	-4	8	2050	1150	29000
245	H	0	-4	8	2075	1175	29000
259	H	1	-2	8	2075	1175	30000
265	H	3	0	9	2000	1125	25000
277	H	2	-2	8	2050	1150	25000
279	H	1	-3	8	2050	1150	29000
319	H	2	-1	9	2000	1125	31000
431	H	2	-2	9	1950	1100	31000
433	H	2	-2	9	1950	1100	22000
437	H	3	-2	9	1950	1100	32000
462	H	2	0	11	1950	1050	36000
58	H	2	0	11	1950	1050	36000
61	H	2	0	11	1950	1050	36000
64	H	2	0	11	1950	1050	37000
65	H	2	0	11	1950	1050	36000
86	H	3	-2	11	1925	1050	29000
87	H	2	0	11	1950	1050	36000
94	H	1	-2	10	1950	1050	35000
Mittelwert		2	-3	9	2008	1113	29760
115	P	1	-2	8	2075	1150	33000
116	P	2	-2	9	2050	1150	27000
122	P	1	-3	8	2075	1150	17000
125	P	1	-3	8	2100	1150	28000
126	P	1	-3	8	2100	1150	28000
170	P	3	0	9	2000	1125	11000
215	P	2	-2	9	2050	1150	19000
217	P	1	-2	8	2075	1175	34000
222	P	1	-3	8	2075	1150	22000
238	P	3	1	9	2000	1125	12000
24	P	2	-2	11	1950	1050	35000
247	P	2	-2	9	2050	1150	19000
255	P	2	-2	9	2050	1150	19000
267	P	2	-2	9	2050	1150	27000
272	P	3	0	9	2000	1125	25000
273	P	4	1	10	2025	1125	8000
275	P	4	1	10	2025	1125	11000
276	P	4	1	10	2025	1125	8000
29	P	3	-2	11	1925	1050	29000
341	P	2	-2	9	2075	1150	17000
446	P	0	-4	7	2075	1200	21000
450	P	1	-1	8	2050	1175	32000
59	P	2	0	11	1950	1050	36000
Mittelwert		2	-2	9	2037	1135	22522

Entsprechend den geologischen Ausgangsbedingungen kommen im Untersuchungsgebiet als Bodentypen schwerpunktmäßig Rendzinen unterschiedlicher Ausprägung vor. Je nach Stand der Bodenbildung, Klima und Lage im Gelände finden sich Syrosem-, Mull- bzw. Moder-Rendzinen. In den Bereichen, wo die Bodenbildung am weitesten fortgeschritten ist (z. B. durch einen höheren Tonanteil im Ausgangsgestein), finden sich Terrae fuscae und Terra fusca-Braunerden.

Mit Ausnahme der Untersuchungsflächen am Fagstein und am Hohen Laafeld stocken alle untersuchten Bestände auf Syrosem-Rendzinen (v. a. initiale Polsterseggenrasen/Horstseggenrasen) bzw. Mull- und Moder-Rendzinen (reifere Stadien von Horst- bzw. Polsterseggenrasen). Die Aufnahmeflächen am Fagstein und am Hohen Laafeld (Nr. 170, 319, 431, 433, 437) weisen als Bodentyp eine Terra fusca bzw. Terra fusca-Braunerde auf.

2.2.4 Vegetation

Der Horstseggenrasen (*Seslerio-Caricetum sempervirentis* Beg. 22 em. Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 26) und der

Polsterseggenrasen (*Caricetum firmae* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 26) sind die flächenmäßig bedeutendsten alpinen Rasen im Bereich der Nördlichen Kalkalpen. Aus pflanzensoziologischer Sicht (OBERDORFER 2001) gehören beide Assoziationen zum Verband *Seslerion albicantis* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 26 innerhalb der Ordnung *Seslerietalia albicantis* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 26 und der Klasse *Seslerietea albicantis* Br.-Bl. 48 em. Oberd. 78 (alpigene Kalk-Magerrasen). Primär kommen die zwei Gesellschaften vorwiegend in der alpinen Stufe vor, auf Sonderstandorten sind sie aber auch bis in die montane Stufe verbreitet. Durch Bewirtschaftung wurde das Verbreitungsgebiet der Gesellschaften sekundär in tiefere Höhenstufen ausgeweitet (RÖSLER 1997). Gemeinsam ist ihnen, dass sie verhältnismäßig gut Trockenheit ertragen, was sie von dem an frischere Böden gebundenen *Caricion ferrugineae*-Verband differenziert (OBERDORFER 1993).

Die meist ± geschlossenen, hochwüchsigen und blütenreichen Horstseggenrasen besiedeln die „mittleren“ Standorte der alpinen Stufe (vgl. Abb. 8). Sie sind auf den tiefgründigeren Böden (meist Mull-Rendzinen, Terra fusca) in vorzugsweise wärme- und strahlungsbegünstigten Lagen zu finden. Der Verbreitungsschwer-

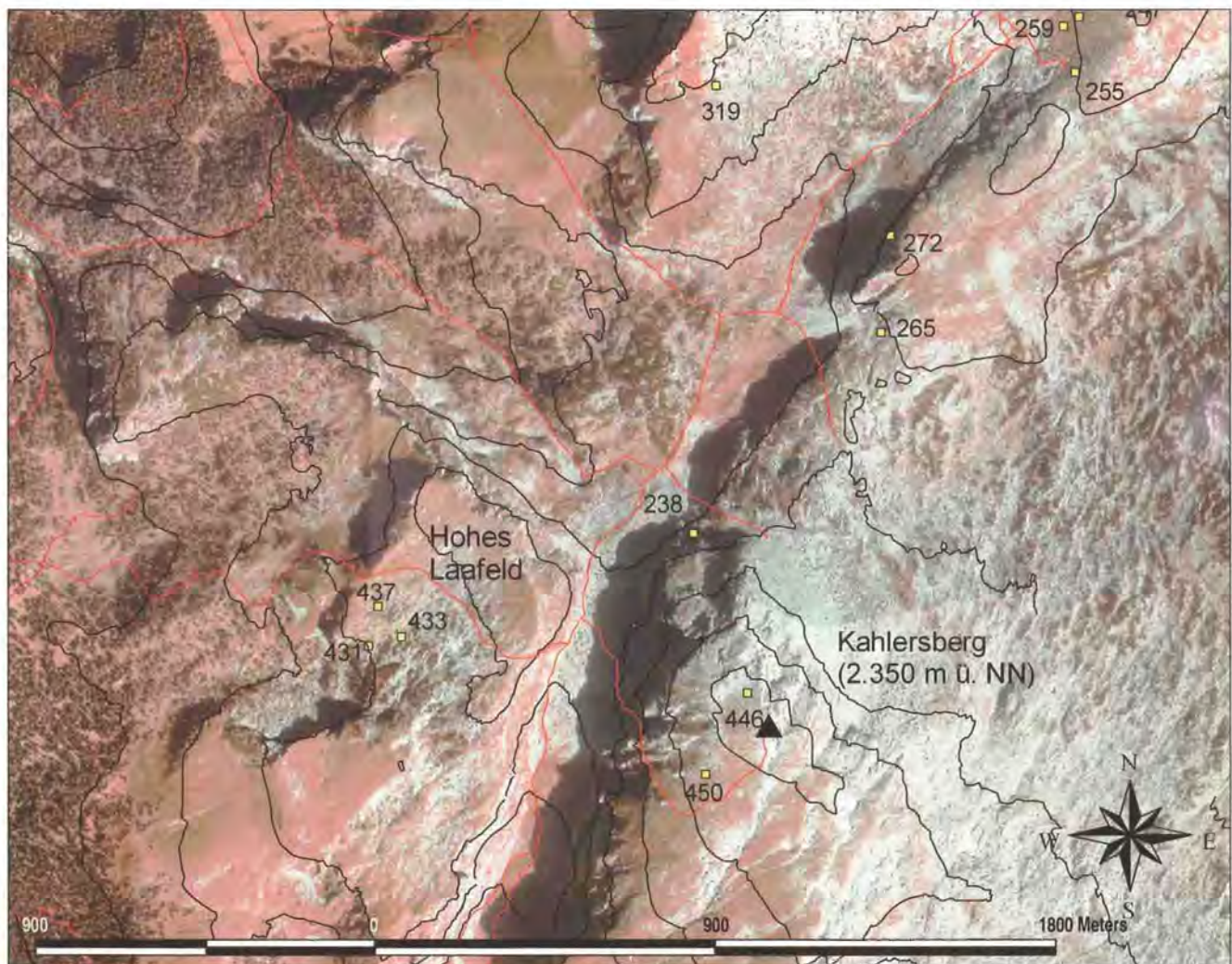


Abb. 7: Lage der Aufnahmeflächen zwischen Windschartenkopf (2.210 m ü. NN) und Kahlersberg (2.350 m ü. NN).



Abb. 8: Die in dichten Horsten wachsende Horstsegge (*Carex sempervirens*) und das Blaugras (*Sesleria albicans*; beide Arten in Blüte) sind die dominierenden und Struktur gebenden Arten des Blaugras-Horstseggenrasens.

punkt der Horstseggenrasen befindet sich daher in den tieferen Lagen der alpinen Stufe in vorzugsweise S-Exposition.

Die eher offenen, niedrigwüchsigen und artenärmeren Polsterseggenrasen sind dagegen unter extremeren Standortbedingungen, häufig an exponierten Stellen zu finden (Abb. 9). Flachgründige Böden (z. B. Syrosem-Rendzinen, Moder-/Pech-Rendzinen), Kälte, Schneearmut im Winter, starke Windeinwirkung sowie eine häufig niedrige Einstrahlung sind wesentliche Standortbedingungen, die zur Herausbildung von Polsterseggenrasen führen. Die Gesellschaft ist daher schwerpunktmäßig in den höheren Lagen der alpinen Stufe und vorzugsweise in N-Exposition zu finden (vgl. Exposition der Aufnahmeflächen, Abb. 4). Weiterführende Beschreibungen zur Ökologie der Gesellschaften finden sich z. B. in LIPPERT (1966), OBERDORFER (1993), REISIGL & KELLER (1994) oder RÖSLER (1997).

RÖSLER (1997) unterteilt die alpine Höhenform des Horstseggenrasens standörtlich in die Horstseggenrasen „unreifer“ Standorte (*Seslerio-Caricetum sempervirentis caricetosum mucronatae*) und in die Horstseggenrasen „reifer“ Standorte (*Seslerio-Caricetum sempervirentis*, differentialartenlose Subassoziation). Während die Bestände des *Seslerio-Caricetum sempervirentis caricetosum mucronatae* trockene, windgefegte

meist südexponierte, steile und entsprechend humusarme Standorte besiedeln, stocken die Horstseggenrasen „reifer“ Standorte auf feinerde- und humusreicheren Böden in meist weniger exponierten Lagen.

Äquivalent zu den Horstseggenrasen unterteilt RÖSLER (1997) die subalpin-alpine Höhenform des Polsterseggenrasens standörtlich in die Polsterseggenrasen „unreifer“ Standorte (*Caricetum firmae*, differentialartenlose Subassoziation) und in die Polsterseggenrasen „reifer“ Standorte (*Caricetum firmae salicetosum retusae*). Die differentialartenlose Subassoziation ist durch starke Temperaturschwankungen und extreme Strahlungsverhältnisse (starke Ein- bzw. Ausstrahlung) sowie hohe mechanische Beanspruchungen durch Wind und Schnee charakterisiert. Einerseits erhalten die Bestände aufgrund ihrer Höhenlage zwar große Niederschlagsmengen, andererseits trocknen die skelettreichen Böden durch die herrschenden Strahlungs- und Windverhältnisse schnell wieder aus. Aufgrund der extremen Umweltbedingungen ist die Biomasseproduktion solcher Bestände sehr gering. Da unter derartigen Bedingungen kaum Feuchtigkeit gespeichert und Auflagehumus gebildet wird, fehlen Feuchtigkeit und Säure anzeigende Arten in der Vegetation.

Die Polsterseggenrasen „reifer“ Standorte finden sich unter eher ausgeglichenen Standortbedingungen (weni-



Abb. 9: Die niedrigen Polster der Polstersegge (*Carex firma*) sind das prägende Element des Polsterseggenrasens. Verglichen mit Beständen des Horstseggenrasens sind Polsterseggenrasen eher offen, niedrigwüchsig und ärmer an Blütenpflanzen.

ger extreme Wind- und Strahlungsverhältnisse, geringere mechanische Beanspruchung, ausgeglichener Wasserhaushalt) in vorzugsweise N-exponierten, abgeschatteten Lagen. Unter diesen Bedingungen geht die Bildung von Auflagehumus schneller vonstatten. Entsprechend sind die Polsterseggenrasen „reifer“ Standorte durch weiter entwickelte, humose Böden charakterisiert. Säure und Feuchtigkeit anzeigende Arten kommen in diesen Beständen regelmäßig vor.

2.3 Methodik

Dauerflächenbeobachtungen stellen zur Untersuchung zeitlicher Vegetationsveränderungen eine häufig angewandte Untersuchungsmethode dar. Einen Überblick über die Entwicklung und den aktuellen Stand von Dauerflächenuntersuchungen gibt FISCHER (1999).

In Mitteleuropa wurden in der Vergangenheit hunderttausende pflanzensoziologische Aufnahmen durchgeführt, die prinzipiell alle als Startpunkt für ein langfristiges Vegetationsmonitoring genutzt werden könnten. Da in den meisten Fällen die Aufnahmeflächen aber nicht markiert und die Positionen der Aufnahmeflächen nur sehr grob oder gar nicht beschrieben wurden, ist ein exaktes Wiederauffinden der Flächen i. a. R. nicht möglich. Um historische Vegetationsaufnahmen dennoch zur Untersuchung der Vegetationsdynamik nutzen zu können, wurden verschiedene Verfahren entwickelt (vgl. DIERSCHKE 1994, FISCHER 1999).

Ein Verfahren ist die Methode der „Quasi-Dauerflächen“ (nach SCHWABE et al. 1989). Die Untersuchungen stützen sich dabei meist auf Vegetationsaufnahmen, deren Lage in Karten verzeichnet wurde oder die exakte, nachvollziehbare Ortsbeschreibungen enthalten (z. B. HAGEN 1996, RÖDER et al. 1996). Die Wiederholungserhebungen werden so durchgeführt, dass sie den historischen Aufnahmeflächen bezüglich der Lage möglichst entsprechen, ohne aber eine exakte Übereinstimmung der Position – die i. a. R. sowieso nicht möglich wäre – anzustreben.

2.3.1 Aufnahmen von 1988

Auch im Rahmen der vorliegenden Untersuchung kam das Konzept der Quasi-Dauerflächen zur Anwendung. Als Referenzaufnahmen wurden im Rahmen des MaB-6 Projekts „Ökosystemforschung Berchtesgaden“ angefertigte Vegetationsaufnahmen herangezogen (HERRMANN et al. 1988). Die seinerzeit durchgeführten Vegetationsaufnahmen dienten der Beschreibung der Vegetationsverhältnisse der subalpin/alpinen Stufe des Nationalparks Berchtesgaden und wurden in den Jahren 1984 bis 1988 angefertigt. Ziel der damaligen Arbeit war es, durch Luftbildinterpretation abgegrenzte Flächeneinheiten (sog. „Realnutzungstypen“) vegetationskundlich zu charakterisieren. Um das Gesellschaftsspektrum eines Realnutzungstyps zu beschreiben, wurden die Flächeneinheiten im Gelände begangen und die darin vorkommenden Pflanzengesellschaften nach der pflanzensoziologischen Methode von BRAUN-BLANQUET

(1964) erfasst. Daraufhin konnten die Bezeichnungen der Realnutzungstypen durch Ausdrücke ersetzt werden, die die Flächentypen aus vegetationskundlicher Sicht charakterisieren (Vegetationskomplexe). Die verschiedenen Vegetationskomplexe wurden jeweils nach der dominanten Gesellschaft benannt (HERRMANN unveröffentl. Projektbericht).

Die Lage der Aufnahmeflächen wurde in einer topographischen Karte festgehalten. Die Lagepunkte wurden anschließend von der Nationalparkverwaltung digitalisiert. Zu jeder Aufnahmefläche wurden darüber hinaus Angaben zur Flächengröße (qm), Höhenlage (m ü. NN), Exposition (16-teilige Kompassrose) und Hangneigung (°) gemacht. Die Vegetationsbedeckung jeder Fläche (%) wurde geschätzt. Erfasst wurden alle Gefäßpflanzen; Moose und Flechten wurden nicht berücksichtigt. Die Mengenangaben zu jeder Art entsprechen der Skala von Braun-Blanquet (Tab. 3).

2.3.2 Aufnahmen von 2003

Zur Wiederholungserhebung wurden die Aufnahmen des Horst- bzw. des Polsterseggenrasens aus dem Sesslerio-Caricetum sempervirentis-Komplex herangezogen. Diese Einheit umfasst die großflächigen, zusammenhängenden Bestände an alpinen Rasen, in geringerem Umfang sind auch Felsspalten-, Schutt- und Schneetälchen-Gesellschaften in dem Komplex zu finden. Aus dem umfangreichen Aufnahmematerial wurden knapp 30 Aufnahmen des Horst- und ebenso viele des Polsterseggenrasens ausgewählt, wobei folgende Auswahlkriterien benutzt wurden:

- Lage zwischen Hohem Brett und Kahlersberg/Hohem Laafeld
- Höhenlage > 1.700 m ü. NN
- Hangneigung < 55°
- Flächengröße zwischen 30 und 60 m² (drei ausgewählte Aufnahmeflächen haben 100 m²)

Nach der anhand dieser Kriterien erfolgten Einengung des Original-Datensatzes wurden die verbleibenden Vegetationsaufnahmen ordiniert. Anhand des Ordinationsdiagramms wurden schließlich noch Aufnahmeflächen aus dem Datensatz entfernt, die sich von der Mehrheit der Aufnahmeflächen floristisch stark unterscheiden.

Da die Koordinaten der Aufnahmeflächen digital vorliegen, konnten die ungefähren Positionen der Flächen im

Gelände mittels eines GPS-Geräts bestimmt werden. Da durch Ungenauigkeiten beim Karteneintrag oder beim Digitalisieren der Flächen mit gewissen Fehlern zu rechnen ist, wurden für die Flächenwahl zusätzlich die vom Erstautor gemachten Angaben zur Höhenlage, Exposition, Neigung und Vegetationsbedeckung für die Flächenfindung herangezogen. Ferner wurde die Artenzusammensetzung der Erstaufnahmen berücksichtigt; die Aufnahmeflächen wurden also „artenkombinationshomolog“ zu den historischen Aufnahmen gewählt. Unterstellt man, dass sich die Standortbindung der Arten in dem Vergleichszeitraum nicht grundlegend verändert hat, kann man auch von „standorthomologen Quasi-Dauerflächen“ sprechen (vgl. HAGEN 1996). Aussagen, die auf diesem Wege erzielt werden, beschreiben Mindest-Veränderungen in der Artenausstattung der Bestände; auf fest markierten Dauerflächen wäre möglicherweise sogar mit größeren Veränderungen zu rechnen. Historische Aufnahmeflächen, für die kein standörtliches bzw. floristisches Äquivalent gefunden werden konnte, wurden verworfen. Es verblieben letztlich 25 Aufnahmeflächen in Beständen des Horstseggen- und 23 Aufnahmeflächen in Beständen des Polsterseggenrasens.

Die Wiederholungsaufnahmen wurden, wie bei der Erstaufnahme, nach der Methode von Braun-Blanquet durchgeführt; die Flächengrößen der Erstaufnahmen wurden beibehalten. Erfasst wurden alle Gefäßpflanzen; Kryptogamen wurden analog zu HERRMANN et al. (1988) nicht berücksichtigt. Die Artmächtigkeitsskala der Ersterhebung wurde übernommen (Tab. 3). Zusätzlich zu den gängigen Erhebungsparametern (vgl. Kap. 2.3.1) wurden Angaben zur prozentualen Verteilung der vegetationslosen Oberflächen (Fels/Schutt, Mineralboden) gemacht. Die Eckpunkte der Flächen wurden mit Rundmagneten vermarkiert und mit GPS verortet. Die exakten Koordinaten jeder Aufnahmefläche sind über die Vegetationsdatenbank des Nationalparks Berchtesgaden abrufbar. Als Ergänzung dazu wurde die Position jeder Aufnahmefläche fotografisch dokumentiert. Die Wiederholungserhebungen erfüllen somit einen Großteil der geforderten Mindeststandards, um die Flächen in Zukunft als echte Dauerflächen nutzen zu können (vgl. TRAXLER 1997). Eine zukünftige Verfeinerung der Schätzskala oder eine Erweiterung der Aufnahmemethodik um Verfahren der Vegetationsfeinanalyse wäre wünschenswert.

Symbol	Artmächtigkeit in %				mittleres Deckungsprozent
	Herrmann (1988)		Aufnahmen 2003		
r	(ganz vereinzelt)	bis 1	(1 bis 3 Individuen)	bis 1	0,1
+		bis 1		bis 1	0,5
1	1	bis 5	1	bis 5	3,0
2	5	bis 25	5	bis 25	15,0
3	25	bis 50	25	bis 50	37,5
4	50	bis 75	50	bis 75	62,5
5	75	bis 100	75	bis 100	87,5

Tab. 3: Für Geländearbeiten und Auswertung benutzte Artmächtigkeitsskala von 1988 und 2003.

2.3.3 Nomenklatorischer Abgleich

Der vorliegenden Arbeit liegt die Nomenklatur der „Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands“ (WISSKIRCHEN & HAEUPLER 1998) zu Grunde. Durch die umfangreiche Synonymie der Standardliste war es möglich, die von HERRMANN et al. (1988) verwendeten Namen der gültigen Nomenklatur der Standardliste eindeutig zuzuordnen.

Um im Rahmen der Artansprache einen Bearbeitereffekt abzuschwächen, wurden kritisch zu bestimmende Arten bzw. Unterarten zu übergeordneten Sippen zusammengefasst. Folgende Zuordnungen wurden getroffen:

- Alle Arten der Gattung *Alchemilla* → *Alchemilla spec.*
- *Euphrasia officinalis* ssp. *picta/rozkoviana* → *Euphrasia officinalis* s. l.
- *Helianthemum nummularium* ssp. *grandiflorum/nummularium* → *Helianthemum nummularium* s. l.
- *Luzula campestris/multiflora* → *Luzula campestris* agg.
- *Nigritella nigra/rubra* → *Nigritella nigra* agg.

2.3.4 Auswertungsverfahren

2.3.4.1 Tabellenvergleich

Die Auswertung basiert auf dem Vergleich der historischen mit den aktuellen Vegetationsaufnahmen (vgl. Anhang 1 und 2). Dabei wurden nicht Einzelflächen sondern Aufnahmekollektive miteinander verglichen. Der Vergleich erfolgte entweder für das gesamte Flächenkollektiv der untersuchten Pflanzengesellschaften oder für ausgeschiedene Untereinheiten (vgl. Kap. 2.4.1).

Im Rahmen der Auswertung wurden die folgenden Kenngrößen berechnet:

Artenzahl:

Anzahl aller erfassten Arten (Sippen) einer Aufnahmefläche.

Mittlere Artenzahl:

Arithmetisches Mittel der Artenzahlen eines Aufnahmekollektivs.

Relative Änderung der Artenzahl:

Änderung der Artenzahl seit 1988 bezogen auf die Artenzahl 1988.

Stetigkeit:

Relatives (prozentuales) Vorkommen der Arten innerhalb eines Aufnahmekollektivs.

Relative Stetigkeitsänderung:

Änderung der Stetigkeit seit 1988 bezogen auf die Stetigkeit 1988.

Homotonität:

Die Homotonität beschreibt den floristischen Einheitlichkeitsgrad von Vegetationstabellen. Je homotoner ein Aufnahmekollektiv, umso enger ist die Ähnlichkeit der Aufnahmen (vgl. TÜXEN et al. 1977).

$$Ho = \frac{mAZ}{AZ} * 100 \text{ wobei } mAZ: \text{ mittlere Artenzahl und } AZ: \text{ Gesamtartenzahl}$$

Mittlere Deckung:

Der Berechnung liegen die mittleren Deckungsprozente zu Grunde (Tab. 3). Die mittlere Deckung einer Art ist das arithmetische Mittel der mittleren Deckungsprozente der Art innerhalb eines Aufnahmekollektivs.

Relative Deckungsänderung:

Änderung der mittleren Deckung seit 1988 bezogen auf die mittlere Deckung 1988.

Evenness:

Die Evenness gibt Auskunft über die Dominanzstruktur des Artenkollektivs eines Pflanzenbestandes. Neben dem Artenreichtum (species richness) ist sie eine wesentliche Kenngröße für die Diversität von Pflanzenbeständen. Die Berechnung erfolgt gemäß PIELOU (1969).

$$E = \frac{H'}{\ln(AZ)} * 100 \text{ wobei } H': \text{ Shannon-Index und } AZ: \text{ Artenzahl des Bestandes}$$

Zeigerwerte:

Für jede Aufnahme wurden die ungewichteten mittleren Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001) berechnet. Um Aufnahmekollektive miteinander vergleichen zu können, wurde darüber hinaus für jedes Aufnahmekollektiv das arithmetische Mittel der mittleren Zeigerwerte berechnet.

2.3.4.2 Multivariate Analyseverfahren

Klassifikation

Um die standörtliche Variabilität der zwei untersuchten Gesellschaften zu berücksichtigen, wurde das gesamte Aufnahmematerial des Horst- bzw. Polsterseggenrasens (Aufnahmen von 1988 und 2003) in floristisch (und somit auch standörtlich) homogene Untergruppen unterteilt. Dazu wurde die „Two-way indicator species analysis“ (TWINSPAN; HILL 1979, GAUCH & WHITTAKER 1981) benutzt, welche gleichzeitig die Arten und die Aufnahmen eines Datensatzes klassifiziert. Aufbauend auf der Artenzusammensetzung der einzelnen Vegetationsaufnahmen werden durch wiederholte Teilungen eines Ordinationsraumes (CA; Korrespondenz-Analyse) floristisch ähnliche Aufnahmekollektive ausgeschieden und für jede Gruppe charakteristische Arten (sog. indicator species and preferentials) benannt.

Die Klassifikation wurde mittels des Computerprogramms PC-ORD durchgeführt (MCCUNE & MEFFORD 1999). Alle Standardeinstellungen wurden beibehalten, den Berechnungen liegt eine Präsenz-Absenz-Transformation der Daten zu Grunde (Verzicht auf pseudospecies cut levels).

Ordination

Alle aktuellen Aufnahmen des Horst- bzw. Polsterseggenrasens wurden zusammen mit den Parallelaufnahmen von HERRMANN et al. (1988) mittels einer DCA (Detrended Correspondence Analysis) ordiniert. Durch die grafische Darstellung im Ordinationsdiagramm kön-

nen Beziehungen der Vegetation zu Umweltparametern aufgezeigt werden. Darüber hinaus stellt die Ordination ein gutes Hilfsmittel dar um Vegetationsveränderungen im Zeitverlauf darzustellen und zu interpretieren.

Bei der Korrespondenzanalyse werden anhand der vorkommenden Arten und deren Deckung die Positionen der Aufnahmen (bzw. der Arten) im mehrdimensionalen Raum berechnet und in einem zweidimensionalen Diagramm dargestellt. Dabei weisen Aufnahmen mit ähnlichem Arteninventar eine benachbarte Positionierung auf, während floristisch unähnliche Aufnahmen weit voneinander entfernt liegen (vgl. HILL & GAUCH 1980).

Die DCA wurde mittels des Computerprogramms PC-ORD durchgeführt. Um Verzerrungen durch unterschiedliche Deckungsgradschätzungen zwischen den Bearbeitern zu berücksichtigen, wurden die mittleren Deckungsprozente wurzeltransformiert. Seltene Arten wurden in ihrer Gewichtung herabgesetzt (downweight rare species). Um die ersten zwei Achsen standörtlich interpretieren zu können, wurden die zur Verfügung stehenden Standortvariablen (vgl. Kap. 2.2, 2.3.1 und 2.3.2) sowie die ungewichteten Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001) als sekundäre Matrix über das Ordinationsdiagramm gelegt. Der Anteil der Varianz der durch die erste bzw. zweite Achse erklärt wird, beträgt 0,389 bzw. 0,111 im Horstseggenrasen sowie 0,366 bzw. 0,023 im Polsterseggenrasen. Die jeweils dritte Achse wurde aufgrund des geringen Anteils erklärender Varianz (< 0,07) bei der Auswertung nicht berücksichtigt.

2.3.4.3 Statistische Tests

Um Stichproben statistisch miteinander zu vergleichen, kamen verschiedene Signifikanztests zur Anwendung. Die Wahl des jeweils geeigneten Tests erfolgte in Anlehnung an die Entscheidungsbäume aus LOZÁN & KAUSCH (1998). Zum Vergleich zweier Stichproben wurde bei gegebener Normalverteilung (Kolmogorov-Smirnov-Test; $p > 0,05$) der t-Test gerechnet. Bei Abweichung von der Normalverteilung kam der U-Test zur Anwendung.

Zum Vergleich mehrerer Stichproben wurde bei Normalverteilung der F-Test benutzt. Bei nicht gegebener Vari-

anzgleichheit (Levene-Test; $p < 0,2$) wurde die Signifikanzgrenze für die Hypothesenprüfung auf $p < 0,01$ herabgesetzt (POSPECHILL 2001). Bei Abweichung von der Normalverteilung wurde der H-Test gerechnet. Als Post Hoc-Test (multipler Vergleichstest) wurde der Tukey-Test gewählt (Signifikanzniveau $p = 0,05$).

Die statistische Auswertung erfolgte mittels des Programms SPSS 12.0 für Windows.

2.3.4.4 Eigenschaften von Arten

Um die Reaktionen der Arten im Vergleichszeitraum in Beziehung zu ihren Arteigenschaften setzen zu können, wurden im Rahmen einer Literaturrecherche zur Verfügung stehende Daten über die Merkmale der Arten gesammelt. Dabei wurden sowohl vegetative als auch generative Merkmale berücksichtigt. Tab. 4 gibt einen Überblick über die ausgewählten Merkmale sowie die Literaturquellen.

2.4 Ergebnisse

2.4.1 Klassifikation und standörtliche Einordnung der Vegetation

Zur Wiederholungserhebung wurden die Aufnahmen des Horst- bzw. des Polsterseggenrasens aus dem Sesslerio-Caricetum sempervirentis-Komplex herangezogen (vgl. Kap. 2.3.2). Die Zuordnung der Aufnahmen zu den zwei Assoziationen wurde von HERRMANN et al. 1988 übernommen. Zur standörtlichen Charakterisierung der Assoziationen vgl. Kap. 2.2.4.

Mittels TWINSPLAN wurden die Aufnahmen des Horstseggenrasens weiter in drei Gruppen unterteilt, die Aufnahmen des Polsterseggenrasens in zwei Gruppen. Historische und aktuelle Aufnahmen wurden hierbei gemeinsam klassifiziert. Der jeweilige Grad der Unterteilung richtete sich nach der standörtlichen und ökologischen Interpretierbarkeit der ausgeschiedenen Gruppen. Tab. 5 zeigt die mittels TWINSPLAN gebildeten Untergruppen. Für jede der Gruppen werden die charakteristischen Arten benannt (indicator species) sowie die im

Tab. 4: Im Rahmen der Auswertung berücksichtigte funktionelle Merkmale.

Merkmal	Unterteilung/Einheit	Wertebereich	Datenquelle	Fehlende Werte (202 Arten)
Blühbeginn	Monat	1 bis 12	Rothmaler (1995)	11
Reproduktionstyp	auch vegetativ (vegetativ, Samen und vegetativ) vorwiegend generativ (meist Samen, Samen/Sporen)	0/1	Klotz et al. (2004)	10
Samengewicht	mg	>0	Klotz et al. (2004)	93
Lebensdauer	kurzlebig (anuell/bienn) perennierend	0/1	Klotz et al. (2004)	10
maximale Pflanzenhöhe	m	>0	Rothmaler (1995)	11
Blattausdauer	sommergrün immergrün/überwinternd grün	0/1	Klotz et al. (2004)	25
Rosettentyp	mit Rosette (Ganzrosette/Halbrosette) rosettenlos	0/1	Klotz et al. (2004)	10
oberer Höhengrenzwert	m ü. NN	600 bis 2.800	Hecht & Huber (2002)	41

Tab. 5: Ergebnis der TWINSPAN-Klassifikation für die Aufnahmen des Horst- bzw. des Polsterseggenrasens. Die Abkürzung a_ steht für die historischen, die Abkürzung n_ für die aktuellen Aufnahmen.

Gesellschaft	Gruppe	Aufnahmenummer		Indicator species	Bezeichnung			
		1988	2003					
Horstseggenrasen	1	a_100	n_100	<i>Primula minima</i>	Horstseggenrasen mit <i>Primula minima</i>			
		a_114	n_114	<i>Bartsia alpina</i>				
		a_118	n_118					
		a_120	n_120					
		a_213	n_213					
		a_218	n_218					
		a_220	n_220					
		a_224	n_224					
		a_245	n_245					
		a_259	n_259					
		a_265	n_265					
		a_277	n_277					
		a_279	n_279					
		a_94	n_94					
		Horstseggenrasen	2	a_58		n_58	<i>Achillea clavennae</i>	Horstseggenrasen mit <i>Achillea clavennae</i>
a_61	n_61			<i>Androsace chamaejasme</i>				
a_64	n_64			<i>Carex firma</i>				
a_65	n_65							
a_86	n_86							
a_87	n_87							
a_462	n_462							
Horstseggenrasen	3	a_319	n_319	<i>Festuca norica</i>	Horstseggenrasen mit <i>Festuca norica</i>			
		a_431	n_431	<i>Leontodon hispidus</i>				
		a_433	n_433					
		a_437	n_437					
Polsterseggenrasen	1	a_116	n_116	<i>Salix retusa</i>	Polsterseggenrasen mit <i>Salix retusa</i>			
		a_122	n_122	<i>Hedysarum hedysaroides</i>				
		a_125	n_125	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>				
		a_126	n_126					
		a_170	n_170					
		a_215	n_215					
		a_238	n_238					
		a_267	n_267					
		a_272	n_272					
		a_273	n_273					
		a_275	n_275					
		a_276	n_276					
		a_341	n_341					
		Polsterseggenrasen	2	a_115		n_115	<i>Achillea clavennae</i>	Polsterseggenrasen mit <i>Achillea clavennae</i>
				a_217		n_217	<i>Anthyllis vulneraria</i>	
a_222	n_222							
a_24	n_24							
a_247	n_247							
a_255	n_255							
a_29	n_29							
a_446	n_446							
a_450	n_450							
a_59	n_59							

Folgenden verwendeten Gesellschafts-Bezeichnungen angegeben. Für keine einzige Aufnahmefläche kann eine Änderung der Gruppenzugehörigkeit im Vergleichszeitraum aufgezeigt werden.

Die standörtliche Interpretation der ausgeschiedenen Gruppen erfolgte anhand der charakteristischen Arten, der zur Verfügung stehenden Standortdaten sowie der Zeigerwerte von ELLENBERG et al. (2001) (Tab. 6 und Tab. 7). Darüber hinaus wurde auch der bi-plot der Aufnahmen (Abb. 10 und Abb. 11) zur Gruppenbeschrei-

bung herangezogen. Anhand der durch Korrelation mit den Achsen erzeugten Vektoren lassen sich die standörtlichen und ökologischen Eigenschaften der Einheiten nachvollziehen.

Horstseggenrasen

Die Aufnahmen des Horstseggenrasens lassen sich auf der Basis der TWINSPAN-Analyse in eine Ausbildung mit *Primula minima* (Gruppe 1), eine Ausbildung mit *Achillea clavennae* (Gruppe 2) und eine Ausbildung mit *Festuca norica* (Gruppe 3) unterteilen.

Der Horstseggenrasen mit *Primula minima* (Gruppe 1) kommt in den höheren Lagen des Untersuchungsgebiets auf nicht S-exponierten, nicht zu stellen Standorten vor. Aufgrund der Exposition weist die Einheit von allen drei Untergruppen die niedrigste Einstrahlung auf. Die Ausbildung ist charakterisiert durch die im Durchschnitt höchsten Feuchtezahlen sowie die niedrigsten Temperaturzahlen (vgl. Tab. 6 und Abb. 10). Feuchtigkeit anzeigende Arten wie *Homogyne alpina*, *Parnassia palustris*, *Selaginella selaginoides*, *Soldanella alpina* oder *Viola biflora* kommen mit hoher Stetigkeit in den Aufnahmen dieses Vegetationstyps vor. Die verglichen mit den anderen Gruppen niedrigere mittlere Reaktionszahl weist auf das Vorhandensein von Auflagehumus hin, welcher das karbonathaltige Ausgangsgestein maskiert; das Auftreten von Säurezeigern in der Vegetation (z. B. *Primula minima*, *Homogyne alpina*, *Bartsia alpina*, *Vaccinium vitis-idaea*) kann dadurch erklärt werden.

Der Horstseggenrasen mit *Achillea clavennae* (Gruppe 2) besiedelt steile, S-exponierte Bereiche in den tieferen Lagen des Untersuchungsgebiets (hohe Einstrahlung). Die Vegetation ist durch vergleichsweise hohe Licht- und Temperaturzahlen charakterisiert. Aufgrund der Steilheit des Geländes und den damit verbundenen Erosionsereignissen ist die Bodenentwicklung nur wenig fortgeschritten (feinerde- und humusarme Böden), was sich hinsichtlich der Vegetation in durchschnittlich niedrigen Stickstoff- und Feuchtezahlen sowie hohen Reaktionszahlen äußert (Tab. 6, Abb. 10). Die für die Ausbildung mit *Primula minima* typischen Säure und Feuchtig-

keit anzeigenden Arten fehlen, dagegen erreichen Arten kalkreicher, steiniger Böden (z. B. *Achillea clavennae*, *Androsace chamaejasme*, *Carex firma*, *Carex mucronata*) hohe Stetigkeiten.

Der Horstseggenrasen mit *Festuca norica* (Gruppe 3) ist auf tiefgründigen, weit entwickelten Böden (lt. Standortkarte: Terra fusca-Braunerde) in den tieferen Lagen des Untersuchungsgebiets zu finden. Die Bestände sind geschlossen, und es handelt sich von allen Gruppen um die hochwüchsigsten. Ausdruck der günstigen Bodenbedingungen und des ausgeprägten Bestandesklimas sind die vergleichsweise hohen Stickstoff- und Temperaturzahlen (Tab. 6, Abb. 10). Arten nährstoff- und basenreicher Standorte (z. B. *Leontodon hispidus*, *Trifolium pratense*) sowie das Vorkommen von *Festuca norica* sind für diesen Vegetationstyp charakteristisch.

Polsterseggenrasen

Die Aufnahmen des Polsterseggenrasens wurden in eine Ausbildung mit *Salix retusa* (Gruppe 1) und eine Ausbildung mit *Achillea clavennae* (Gruppe 2) unterteilt.

Der Polsterseggenrasen mit *Salix retusa* (Gruppe 1) hat seinen Verbreitungsschwerpunkt in abgeschatteten Nordlagen (geringe Einstrahlung). Die Bestände weisen hohe Deckungsgrade auf (mittlere Deckung 67 %) und sind, verglichen mit der zweiten Gruppe, durch niedrigere Licht und höhere Feuchtezahlen gekennzeichnet. Da in abgeschatteten, kühlen Nordlagen mit einer günstigen Feuchtigkeitsversorgung die Bildung von Auflage-

Parameter	Gruppe	N	Mittelwert	Standardabweichung	F	Signifikanz	Post Hoc
Strahlung in der Vegetationsperiode (Watt/m ² ; Konert 2004)	1	28	27286	3857	21,927	*	a
	2	14	35143	2627			b
	3	8	29000	4342			a
Höhe (m ü. NN)	1	28	2113	49	37,516	*	a
	2	14	1952	86			b
	3	8	1963	65			b
Neigung (°)	1	28	26,8	9,7	4,794	*	a
	2	14	36,2	8,3			b
	3	8	30,4	9,9			ab
cos Exposition	1	28	0,0	0,5	16,898	*	a
	2	14	-0,8	0,1			b
	3	8	-0,5	0,5			b
L-Zahl	1	28	7,8	0,1	13,746	*	a
	2	14	8,0	0,2			b
	3	8	7,6	0,2			c
T-Zahl	1	28	2,5	0,1	17,665	*	a
	2	14	2,6	0,1			b
	3	8	2,7	0,2			b
F-Zahl	1	28	5,1	0,2	36,482	***	a
	2	14	4,6	0,2			b
	3	8	4,9	0,2			c
R-Zahl	1	28	6,8	0,3	50,163	***	a
	2	14	7,7	0,3			b
	3	8	7,1	0,2			c
N-Zahl	1	28	2,9	0,2	18,652	*	a
	2	14	2,7	0,2			b
	3	8	3,3	0,4			c

Tab. 6: Charakterisierung der Untereinheiten des Horstseggenrasens anhand ausgewählter Standortparameter und Zeigerwerte (ELLENBERG et al. 2001).

Parameter	Gruppe	N	Mittelwert	Standardabweichung	T	Signifikanz
Strahlung in der Vegetationsperiode (Watt/m ² ; Konnerth 2004)	1	26	18308	7729	-4,441	***
	2	20	28000	6790		
Höhe (m ü. NN)	1	26	2121	73	0,481	-
	2	20	2102	164		
Neigung (°)	1	26	34,0	7,6	-0,829	-
	2	20	35,9	7,9		
cos Exposition	1	26	0,7	0,2	7,648	***
	2	20	-0,2	0,5		
Deckung der Vegetation (%)	1	26	67,1	17,4	2,217	*
	2	20	55,5	17,8		
L-Zahl	1	26	7,9	0,2	-5,542	***
	2	20	8,2	0,2		
T-Zahl	1	26	2,2	0,1	-1,151	-
	2	20	2,3	0,2		
K-Zahl	1	26	4,0	0,2	3,302	**
	2	20	3,8	0,2		
F-Zahl	1	26	5,1	0,2	4,365	***
	2	20	4,8	0,3		
R-Zahl	1	26	7,0	0,4	-5,663	***
	2	20	7,6	0,3		
N-Zahl	1	26	2,6	0,2	3,367	**
	2	20	2,4	0,2		

Tab. 7: Charakterisierung der Untereinheiten des Polsterseggenrasens anhand ausgewählter Standortparameter und Zeigerwerte (ELLENBERG et al. 2001).

humus beschleunigt abläuft, kommt es zu einer Absenkung des pH-Werts und zu einer Anreicherung von Stickstoff in den obersten Bodenschichten, was zu durchschnittlich niedrigeren Reaktionszahlen und höheren Stickstoffzahlen in der Vegetation führt (vgl. Tab. 7 und Abb. 11). Arten sauer-humoser Standorte (z. B. *Huperzia selago*, *Rhododendron hirsutum*, *Salix retusa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium uliginosum*) sowie Feuchtigkeit anzeigende Arten (z. B. *Homogyne alpina*,

Selaginella selaginoides, *Soldanella alpina*) weisen eine hohe Stetigkeit in diesem Vegetationstyp auf.

Der Polsterseggenrasen mit *Achillea clavennae* (Gruppe 2) besiedelt nicht N-exponierte Hänge mit höherer Einstrahlung. Die Bestände sind i. d. R. offener (mittlere Deckung der Vegetation 56 %), weshalb Arten kalkreicher, initialer Steinböden (z. B. *Achillea clavennae*, *Anthyllis vulneraria*, *Petrocallis pyrenaica*) in diesem Vegetations-

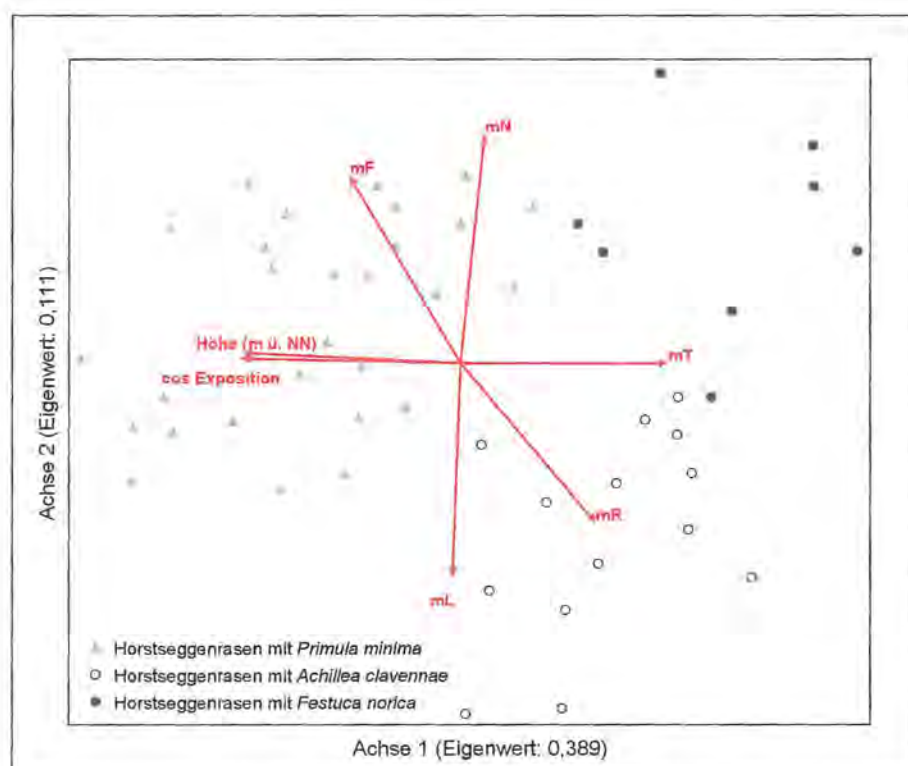


Abb. 10: Bi-plot der mittels TWINSpan ausgedehnten Gruppen (Horstseggenrasen) und ihre standörtliche Prägung.

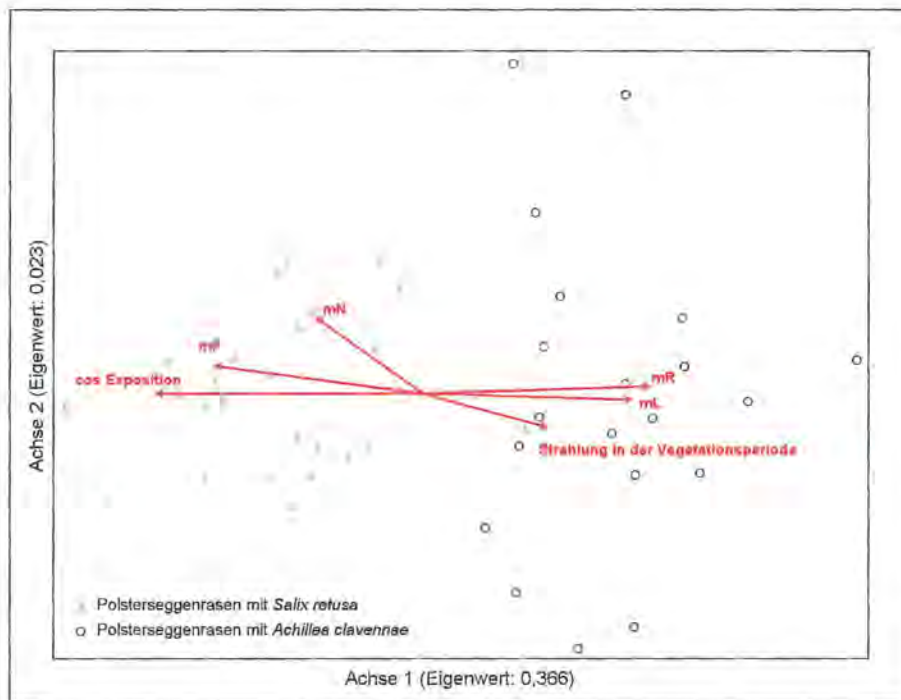


Abb. 11: Bi-plot der mittels TWIN-SPAN ausgeschiedenen Gruppen (Polsterseggenrasen) und ihre standörtliche Prägung.

typ häufig sind. Die Bildung von Auflagehumus findet nur partiell statt oder unterbleibt. Aufgrund der wenig fortgeschrittenen Bodenentwicklung (feinerde- und humusarme Böden) ist die Vegetation durch niedrigere Stickstoff- und Feuchtezahlen, sowie durch höhere Reaktionszahlen charakterisiert (vgl. Tab. 7 und Abb. 11). Die für die Ausbildung mit *Salix retusa* typischen Säure und Feuchtigkeit anzeigenden Arten fehlen.

Vergleicht man die Artenzusammensetzung und die standörtliche Situation der ausgeschiedenen Vegetationseinheiten mit der pflanzensoziologischen Literatur über die Bayerischen Kalkalpen (vgl. Kap. 2.2.4), so entspricht der Horstseggenrasen mit *Primula minima* dem Seslerio-Caricetum sempervirentis, differentialartenlose Subassoziation, der Horstseggenrasen mit *Achillea clavennae* dem Seslerio-Caricetum sempervirentis caricetosum mucronatae (RÖSLER 1997). Die Bestände des Horstseggenrasens mit *Festuca norica* leiten über zu dem z. B. von SPRINGER (1997) für die Berchtesgaderner Alpen beschriebenen Festucetum noricae.

Die Polsterseggenrasen mit *Salix retusa* können dem Caricetum firmiae salicetosum retusae, die Polsterseggenrasen mit *Achillea clavennae* der differentialartenlosen Subassoziation des Polsterseggenrasens nach RÖSLER (1997) zugeordnet werden.

Da der Horstseggenrasen mit *Festuca norica* sowohl aus floristischer Sicht („Übergangstyp“ zwischen Seslerio-Caricetum sempervirentis und Festucetum noricae) als auch aus standörtlicher Sicht (weit entwickelte Böden) eine gewisse Sonderstellung einnimmt und darüber hinaus nur durch vier Aufnahmeflächen beschrieben wird, wird diese Untergruppe im Rahmen der folgenden Auswertungen nicht weiter berücksichtigt.

Der für die Vegetationsdifferenzierung alpiner Rasen wesentliche Faktor ist die Bodenentwicklung. Sowohl die Horst- als auch die Polsterseggenrasen können in eine Untergruppe „reifer“ Böden mit fortgeschrittener Humusakkumulation (Horstseggenrasen mit *Primula minima*, Polsterseggenrasen mit *Salix retusa*) und in eine Untergruppe „initialer“, humusarmer Böden (Horstseggenrasen und Polsterseggenrasen mit *Achillea clavennae*) unterteilt werden. Da die Bildung von Auflagehumus aufgrund der Kürze der Vegetationsperiode und der hohen Feuchtigkeitsversorgung (gehemmter Streuabbau) bevorzugt in N-exponierten Lagen stattfindet, ist das Auftreten der jeweiligen Untereinheiten stark mit der Exposition korreliert (vgl. Abb. 10 und Abb. 11).

Da sich die ausgeschiedenen, floristisch homogenen Gruppen bezüglich wesentlicher Faktoren (Standortdaten, Zeigerwerte) nachweisbar unterscheiden und in der aktuellen Literatur vergleichbare Vegetationseinheiten beschrieben werden, wird diese Gruppenbildung der folgenden Auswertung zugrunde gelegt.

2.4.2 Zeitliche Veränderungen der Vegetation

2.4.2.1 Stetigkeit und Deckung

Vergleich der Stetigkeit der Arten

Der Stetigkeitsvergleich erfolgt getrennt nach Arten, die seit 1988 neu hinzugekommen sind bzw. 2003 nicht wieder gefunden werden konnten (Änderungen der Gesellschafts-Artenpools) und Arten, die nach wie vor (mit erhöhter, gleicher oder abnehmender Stetigkeit) auf den Aufnahmeflächen zu finden sind (vgl. Anhang 1 und 2).

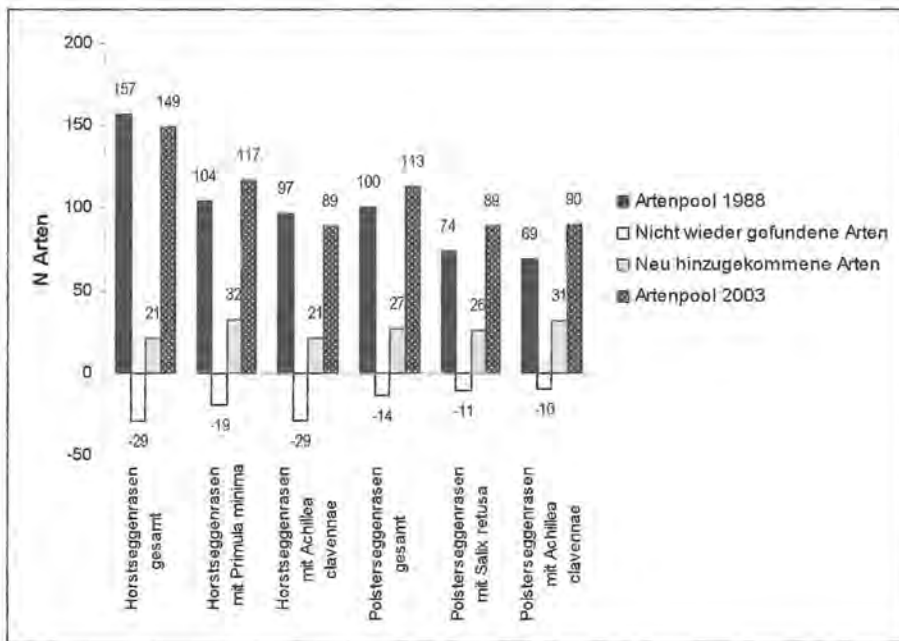


Abb. 12: Änderungen der Gesellschafts-Artenpools seit 1988.

Artenpool-Änderungen

In allen untersuchten Vegetationseinheiten kam es zu Änderungen der Gesellschafts-Artenpools¹ (Abb. 12). Im Horstseggenrasen sind mehr Arten nicht wieder gefunden worden als neu hinzugekommen sind; der Gesamtartenpool hat sich seit 1988 um acht Arten verkleinert. Im Polsterseggenrasen war es umgekehrt. Es sind mehr Arten neu hinzugekommen als nicht wieder gefunden worden sind; der Gesamtartenpool hat sich im Vergleichszeitraum um 13 Arten vergrößert. Dabei muss allerdings berücksichtigt werden, dass die nicht wieder gefundenen bzw. die neu hinzugekommenen Arten meist mit sehr geringer Stetigkeit in den Aufnahmen von 1988 bzw. 2003 vorkommen. Für nur wenige neue bzw. „ausgefallene“ Arten ist der Stetigkeitsunterschied seit 1988 tatsächlich signifikant (vgl. Tab. 8 und Tab. 9).

Betrachtet man die einzelnen Untergruppen (vgl. Kap. 2.4.1), lässt sich bis auf den Horstseggenrasen mit *Achillea clavennae* für alle Einheiten eine Erweiterung der Artenpools nachweisen. Genauso wie für die Gesamtdatensätze gilt: Für nur wenige neue bzw. „ausgefallene“ Arten ist die Stetigkeitszu- bzw. -abnahme seit 1988 tatsächlich statistisch nachweisbar (Tab. 8 und Tab. 9).

Änderung der Stetigkeit der sowohl 1988 als auch 2003 vorhandenen Arten

Vergleicht man die Stetigkeit der sowohl 1988 als auch 2003 vorhandenen Arten (= gemeinsame Arten), so zeigt sich: Seit 1988 haben deutlich mehr Arten in ihrer Stetigkeit zu- als abgenommen (Abb. 13). Im Horstseggenrasen zeigen 84 Arten (66 %) eine Stetigkeitszunahme, 26 Arten (20 %) haben in ihrer Stetigkeit abgenommen und 18 Arten (14 %) zeigen keine Änderung der Stetigkeit. Im Polsterseggenrasen sind es 61 Arten (71 %) mit

Stetigkeitszunahme, acht Arten (9 %) mit Stetigkeitsabnahme und 17 Arten (20 %) ohne Stetigkeitsänderung.

Betrachtet man die ausgeschiedenen Untergruppen des Horst- bzw. Polsterseggenrasens, ergibt sich ein differenzierteres Bild. In den Ausbildungen „initialer“ Böden (Horstseggenrasen bzw. Polsterseggenrasen mit *Achillea clavennae*) sind die Stetigkeitszunahmen geringer ausgeprägt als in den Ausbildungen „reifer“ Böden (Horstseggenrasen mit *Primula minima* bzw. Polsterseggenrasen mit *Salix retusa*). Entsprechend ist der Anteil von Arten mit konstanter Stetigkeit bzw. mit Stetigkeitsabnahme in diesen Ausbildungen höher (Abb. 13).

Arten mit signifikanter Änderung der Stetigkeit

Im Folgenden wird auf diejenigen Arten näher eingegangen, für die eine signifikante Änderung der Stetigkeit im Vergleichszeitraum nachgewiesen werden kann (Tab. 8 und Tab. 9).

Insgesamt finden sich deutlich mehr Arten mit signifikant positiven als mit signifikant negativen Stetigkeitsänderungen. Im Horstseggenrasen zeigen mehr Arten signifikante Zu- oder Abnahmen als im Polsterseggenrasen. In den Ausbildungen „reifer“ Böden sind die Effekte i. d. R. stärker ausgeprägt als in den Ausbildungen „initialer“ Böden.

Ein Vergleich der beiden Tabellen zeigt, dass viele der Arten sowohl im Horstseggenrasen als auch im Polsterseggenrasen eine signifikante Stetigkeitszunahme aufweisen (*Agrostis alpina*, *Arabis bellidifolia*, *Campanula cochlearifolia*, *Campanula scheuchzeri*, *Chamorchis alpina*, *Gentiana verna*, *Nigritella nigra*, *Phyteuma orbiculare*). Offenbar nahmen viele Arten der alpinen Rasenbestände unabhängig vom Vegetationstyp in ihrer Häufigkeit zu.

¹ Gesellschafts-Artenpool: Gesamtheit aller 1988 bzw. 2003 vorkommender Arten eines Vegetationstyps

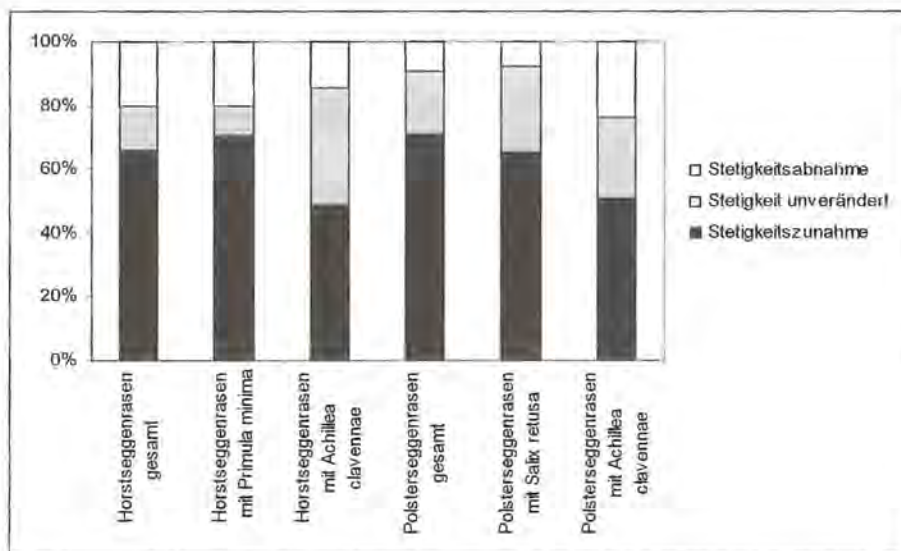


Abb. 13: Stetigkeitsänderungen der sowohl 1988 als auch 2003 vorhandenen Arten.

Können die Stetigkeitszunahmen durch ein „Höherwandern“ der Arten erklärt werden?

Um zu klären, ob die beobachteten Stetigkeitszunahmen durch ein Aufsteigen der Arten im Höhengradienten erklärt werden können, wurde anhand des Aufnahme-materials die aktuelle Höhenverbreitung der Arten mit signifikanter Stetigkeitszunahme (Tab. 8 und Tab. 9; Horstseggenrasen bzw. Polsterseggenrasen gesamt) ermittelt und mit der jeweiligen historischen Höhenverbreitung verglichen (Abb. 14). Dabei zeigt sich: (1) Die Arten haben in fast allen Höhenstufen in ihrer Häufigkeit

zugenommen. (2) Die Arten kommen heute in Höhenlagen vor, in denen sie in der Vegetationserhebung von 1988 nicht erfasst wurden.

Die Arten konnten sich also nicht nur innerhalb ihres historischen Höhenspektrums flächig ausbreiten, sondern offensichtlich auch ihr Verbreitungsgebiet (v. a. in größere Höhen) ausweiten. Während im Horstseggenrasen der Verbreitungsschwerpunkt der Arten annähernd gleich geblieben ist ($\bar{x}_{(1988)} = 2.046$ m ü. NN, $\bar{x}_{(2003)} = 2.045$ m ü. NN), hat sich im Polsterseggenrasen der Ver-

Tab. 8: Arten mit signifikanter Stetigkeitsänderung in den verschiedenen Ausbildungen des Horstseggenrasens (Reihenfolge: (1) neu hinzugekommene Arten; (2) nicht wieder gefundene Arten; (3) damals wie heute vorhandene Arten mit Stetigkeitszunahme; (4) damals wie heute vorhandene Arten mit Stetigkeitsabnahme).

Horstseggenrasen gesamt (N = 25)					Horstseggenrasen mit <i>Primula minima</i> (N = 14)					Horstseggenrasen mit <i>Achillea clavennae</i> (N = 7)					
Art	Stetigkeit (N Aufnahmen)		U	Sign.	Art	Stetigkeit (N Aufnahmen)		U	Sign.	Art	Stetigkeit (N Aufnahmen)		U	Sign.	
	1988	2003				1988	2003				1988	2003			
(1)					<i>Aconitum napellus</i>	0	10	28,0	***	<i>Euphrasia officinalis</i>	0	7	0,0	***	
					<i>Arabis bellidifolia</i>	0	4	70,0	*	<i>Soldanella alpina</i>	0	4	10,5	*	
(2)	<i>Ligusticum mutellinoides</i>	5	0	250,0	*	<i>Ligusticum mutellinoides</i>	5	0	63,0	*					
	<i>Veronica aphylla</i>	4	0	262,5	*										
(3)	<i>Aconitum napellus</i>	3	13	187,5	**	<i>Agrostis alpina</i>	10	14	70,0	*	<i>Agrostis alpina</i>	2	7	7,0	*
	<i>Agrostis alpina</i>	16	25	200,0	**	<i>Campanula cochlearifolia</i>	1	7	56,0	*	<i>Biscutella laevigata</i>	3	7	10,5	*
	<i>Alchemilla species</i>	7	14	225,0	*	<i>Campanula scheuchzeri</i>	10	14	70,0	*	<i>Campanula scheuchzeri</i>	1	7	3,5	**
	<i>Aster alpinus</i>	1	6	250,0	*	<i>Carex firma</i>	8	13	63,0	*	<i>Gypsophila repens</i>	3	7	10,5	*
	<i>Biscutella laevigata</i>	12	21	200,0	*	<i>Euphrasia officinalis</i>	4	12	42,0	**	<i>Thesium alpinum</i>	2	6	10,5	*
	<i>Campanula scheuchzeri</i>	14	25	175,0	***	<i>Gentiana verna</i>	7	12	63,0	**					
	<i>Carex firma</i>	12	21	200,0	*	<i>Gentianella aspera</i>	1	9	42,0	**					
	<i>Chamorchis alpina</i>	1	7	237,5	*	<i>Helianthemum nummularium</i>	3	11	42,0	**					
	<i>Euphrasia officinalis</i>	7	20	150,0	***	<i>Ligusticum mutellina</i>	8	13	63,0	*					
	<i>Festuca quadriflora</i>	15	23	212,5	*	<i>Lotus corniculatus</i>	1	6	63,0	*					
	<i>Gentiana verna</i>	12	19	225,0	*	<i>Minuartia verna</i>	4	11	49,0	*					
	<i>Gentianella aspera</i>	10	17	225,0	*	<i>Nigritella nigra</i>	7	12	63,0	*					
	<i>Helianthemum nummularium</i>	13	22	200,0	*	<i>Phyteuma orbiculare</i>	10	14	70,0	*					
	<i>Hutchinsia alpina</i>	3	9	237,5	*	<i>Viola biflora</i>	2	7	63,0	*					
	<i>Ligusticum mutellina</i>	10	19	200,0	*										
	<i>Lotus corniculatus</i>	6	15	200,0	*										
	<i>Myosotis alpestris</i>	8	16	212,5	*										
	<i>Nigritella nigra</i>	11	18	225,0	*										
	<i>Phyteuma orbiculare</i>	18	25	225,0	*										
	<i>Soldanella alpina</i>	8	19	175,0	**										
	<i>Thesium alpinum</i>	2	10	212,5	*										
	<i>Viola biflora</i>	2	10	212,5	*										
(4)	<i>Carex atrata</i>	9	2	225,0	*	<i>Anemone narcissiflora</i>	7	2	63,0	*	<i>Helianthemum alpestre</i>	5	1	10,5	*
	<i>Helianthemum alpestre</i>	19	5	137,5	***	<i>Carex atrata</i>	9	2	49,0	*					
						<i>Helianthemum alpestre</i>	12	2	28,0	***					

Tab. 9: Arten mit signifikanter Stetigkeitsänderung in den verschiedenen Ausbildungen des Polsterseggenrasens (Reihenfolge: (1) neu hinzugekommene Arten; (2) nicht wieder gefundene Arten; (3) damals wie heute vorhandene Arten mit Stetigkeitszunahme).

Polsterseggenrasen gesamt (N = 23)					Polsterseggenrasen mit <i>Salix retusa</i> (N = 13)					Polsterseggenrasen mit <i>Achillea clavennae</i> (N = 10)				
Art	Stetigkeit (N Aufnahmen)		U	Sign.	Art	Stetigkeit (N Aufnahmen)		U	Sign.	Art	Stetigkeit (N Aufnahmen)		U	Sign.
	1988	2003				1988	2003				1988	2003		
(1) <i>Asplenium viride</i>	0	4	218,5	*	<i>Minuartia sedoides</i>	0	10	19,5	***	<i>Campanula scheuchzeri</i>	0	6	20,0	**
<i>Minuartia sedoides</i>	0	18	57,5	***						<i>Euphrasia salisburgensis</i>	0	9	5,0	***
										<i>Minuartia sedoides</i>	0	8	10,0	***
										<i>Nigritella nigra</i>	0	4	30,0	†
(2) <i>Euphrasia officinalis</i>	4	0	218,5	*										
(3) <i>Agrostis alpina</i>	4	17	115,0	***	<i>Campanula scheuchzeri</i>	1	8	39,0	*	<i>Agrostis alpina</i>	1	9	10,0	***
<i>Arabis bellidifolia</i>	4	11	184,0	*	<i>Chamorchis alpina</i>	2	7	52,0	*					
<i>Campanula cochlearifolia</i>	1	6	207,0	*	<i>Euphrasia salisburgensis</i>	1	11	19,5	***					
<i>Campanula scheuchzeri</i>	1	14	115,0	***	<i>Gentiana clusii</i>	2	7	52,0	*					
<i>Euphrasia salisburgensis</i>	1	20	46,0	***	<i>Gentiana verna</i>	1	7	45,5	*					
<i>Phyteuma orbiculare</i>	2	9	184,0	*	<i>Pinguicula alpina</i>	3	10	39,0	*					
<i>Saxifraga aizoides</i>	2	8	195,5	*	<i>Ranunculus alpestris</i>	9	13	58,5	*					
					<i>Saxifraga caesia</i>	4	11	39,0	*					

breitungsschwerpunkt zu größeren Höhen hin verschoben ($\bar{x}_{(1988)} = 2.087 \text{ m ü. NN}$, $\bar{x}_{(2003)} = 2.125 \text{ m ü. NN}$).

Vergleicht man allerdings die im Rahmen der Untersuchungen dokumentierten höchstgelegenen Vorkommen der eben genannten Arten mit den für den gesamten Nationalpark Berchtesgaden ermittelten oberen Verbreitungsgrenzen² der Arten (HECHT & HUBER 2002), zeigt sich, dass die meisten Arten innerhalb ihres Höhen-Verbreitungsspektrums der Datenbank liegen. Nur für vier der insgesamt 26 Arten (*Arabis bellidifolia*, *Biscutella laevigata*, *Euphrasia salisburgensis* sowie *Lotus corniculatus*) konnten tatsächlich neue Höchstvorkommen dokumentiert werden. Somit können die beobachteten Stetigkeitszunahmen insgesamt wohl eher durch eine Häufigkeitszunahme der Arten innerhalb der bereits 1988 besiedelten Höhenstufen als durch ein tatsächliches „Höherwandern“ der Arten erklärt werden.

Zusammenhang zwischen Stetigkeits- und Deckungsänderung

Nimmt eine Art in ihrer Häufigkeit zu, könnte dies zum einen die Stetigkeit, zum anderen die mittlere Deckung dieser Art betreffen. Um zu prüfen, ob es einen Zusammenhang zwischen Stetigkeits- und Deckungsänderung gibt, wurden die relativen Deckungsänderungen der Arten gegenüber den relativen Stetigkeitsänderungen aufgetragen (Abb. 15). Die relativen Änderungen berücksichtigen, dass eine Art mit niedriger Ausgangsdeckung/-stetigkeit bei gleicher absoluter Änderung vergleichsweise stärker in ihrer Deckung/Stetigkeit zu- oder abgenommen hat als eine Art mit hoher Ausgangsdeckung/-stetigkeit. Für den Vergleich wurden nur diejenigen Arten berücksichtigt, die sowohl im Datensatz von 1988 als auch von 2003 zu finden sind.

Für den Gesamtdatensatz des Horst- bzw. Polsterseggenrasens sowie für alle ausgeschiedenen Untergrup-

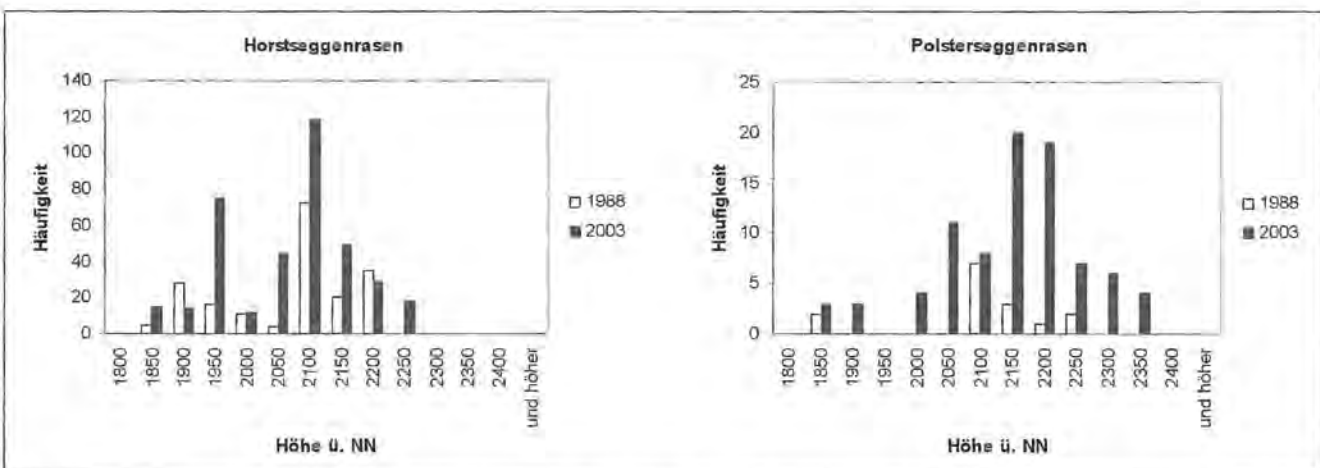


Abb. 14: Historische (1988) und aktuelle Höhenverbreitung (2003) aller Arten mit signifikanter Stetigkeitszunahme im Horstseggenrasen (links) und im Polsterseggenrasen (rechts). Die y-Achse entspricht der aufsummierten Anzahl der Vegetationsaufnahmen, in welcher die Arten jeweils dokumentiert wurden.

² Die Angaben beruhen auf pflanzensoziologischen Aufnahmen, die in dem Zeitraum zwischen 1960 und 1990 angefertigt wurden.

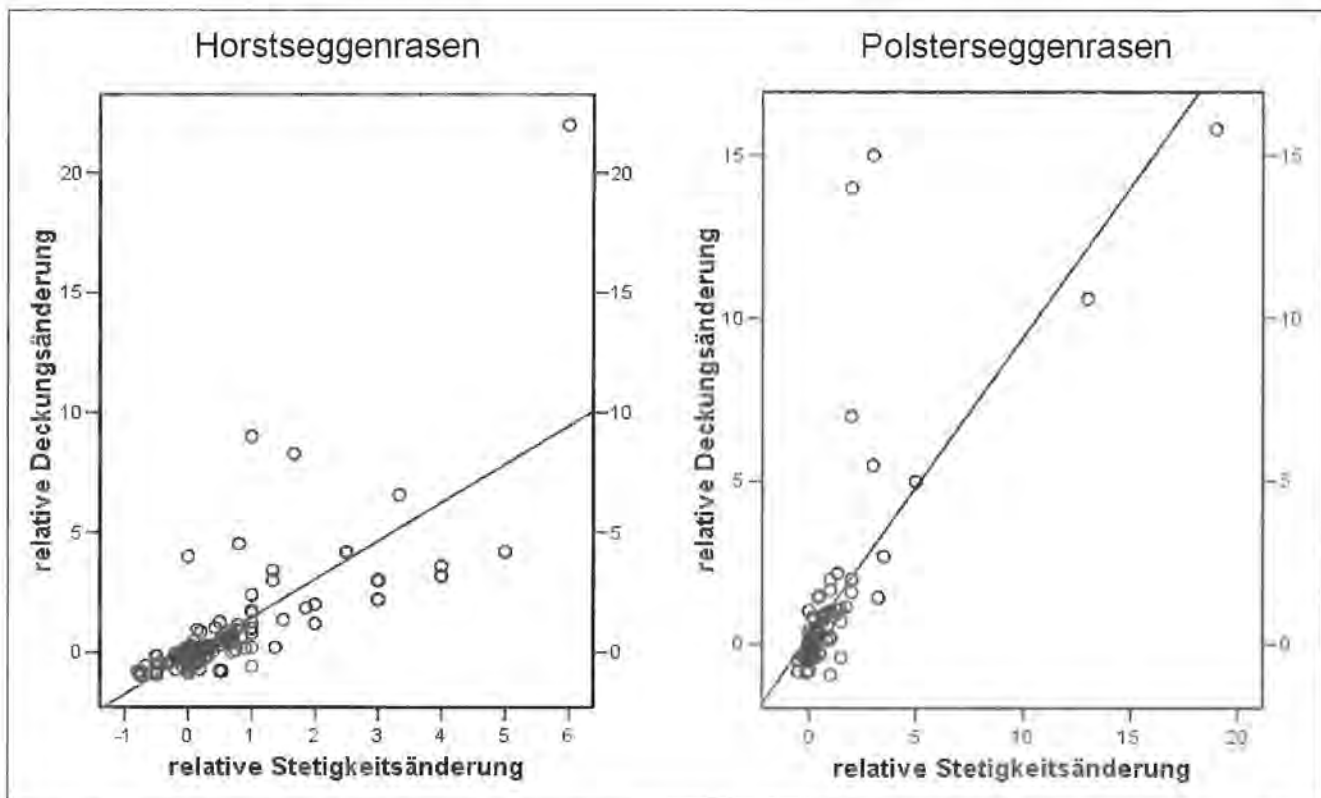


Abb. 15: Zusammenhang zwischen relativer Stetigkeitsänderung und relativer Deckungsänderung im Horstseggenrasen (links) und im Polsterseggenrasen (rechts).

Horstseggenrasen: $y = -0,144 + 1,597x$; $r = 0,73$; $T = 12,04$; $p = 0,000$.

Polsterseggenrasen: $y = 0,215 + 0,92x$; $r = 0,75$; $T = 10,517$; $p = 0,000$.

pen kann eine signifikant positive Beziehung zwischen relativer Stetigkeits- und relativer Deckungsänderung aufgezeigt werden (Tab. 10), d. h. Arten, die im Vergleichszeitraum in ihrer Stetigkeit zu- oder abgenommen haben, haben also gleichzeitig auch in ihrer Deckung zu- oder abgenommen.

Eigenschaften der Arten mit deutlicher Stetigkeitsänderung

Es wurde geprüft, ob sich Arten mit deutlicher Stetigkeitszunahme (Stetigkeitsdifferenz ≥ 20 %) bezüglich der Ausprägung bestimmter funktioneller Merkmale von Arten ohne deutliche Stetigkeitsänderung (Stetigkeitsdifferenz $< \pm 20$ %) unterscheiden (Abb. 16, Tab. 11). Arten mit deutlicher Stetigkeitsabnahme wurden aufgrund der geringen Anzahl nicht weiter berücksichtigt.

Im Horstseggenrasen wie im Polsterseggenrasen zeichnen sich die „Gewinner“ durch eine vergleichsweise niedrige Wuchshöhe, vorzugsweise generative Reproduktion und leichte Samen aus, wobei die Unterschiede

bezüglich des Reproduktionstyps (Polsterseggenrasen) und des Samengewichts statistisch nicht nachzuweisen sind (Abb. 16, Tab. 11). Offenbar handelt es sich bei den „Gewinnern“ also vorzugsweise um „mobile“ Arten ohne ausgeprägte Platzhalterstrategie. Im Polsterseggenrasen ist darüber hinaus der Blühbeginn der Arten von Bedeutung. So weisen die Arten mit deutlicher Stetigkeitszunahme einen durchschnittlich späteren Beginn der Blüte auf als die Arten ohne Stetigkeitsänderung. Um zu prüfen, ob es sich bei den „Gewinnern“ um Arten tieferer Lagen oder um typische alpine Arten handelt, wurde zusätzlich zu den Wachstums- und Reproduktionsmerkmalen die obere Höhenverbreitung der Arten im Nationalpark Berchtesgaden betrachtet. Der Vergleich zeigt, dass die „Gewinner“ im Mittel einen größeren oberen Höhengrenzwert aufweisen als die sich neutral verhaltenden Arten (Tab. 11). Der Unterschied ist im Horstseggenrasen sogar signifikant. Die Vermutung, dass es sich bei den „Gewinnern“ um Arten tieferer Lagen handelt, kann also nicht bestätigt werden.

Gesellschaft	N	Spearman-Rho	Signifikanz
Horstseggenrasen gesamt	128	0,813	***
Horstseggenrasen mit <i>Primula minima</i>	85	0,779	***
Horstseggenrasen mit <i>Achillea clavennae</i>	68	0,754	***
Polsterseggenrasen gesamt	86	0,763	***
Polsterseggenrasen mit <i>Salix retusa</i>	77	0,773	***
Polsterseggenrasen mit <i>Achillea clavennae</i>	59	0,801	***

Tab. 10: Korrelation zwischen relativer Stetigkeitsänderung und relativer Deckungsänderung für die verschiedenen Vegetationstypen.

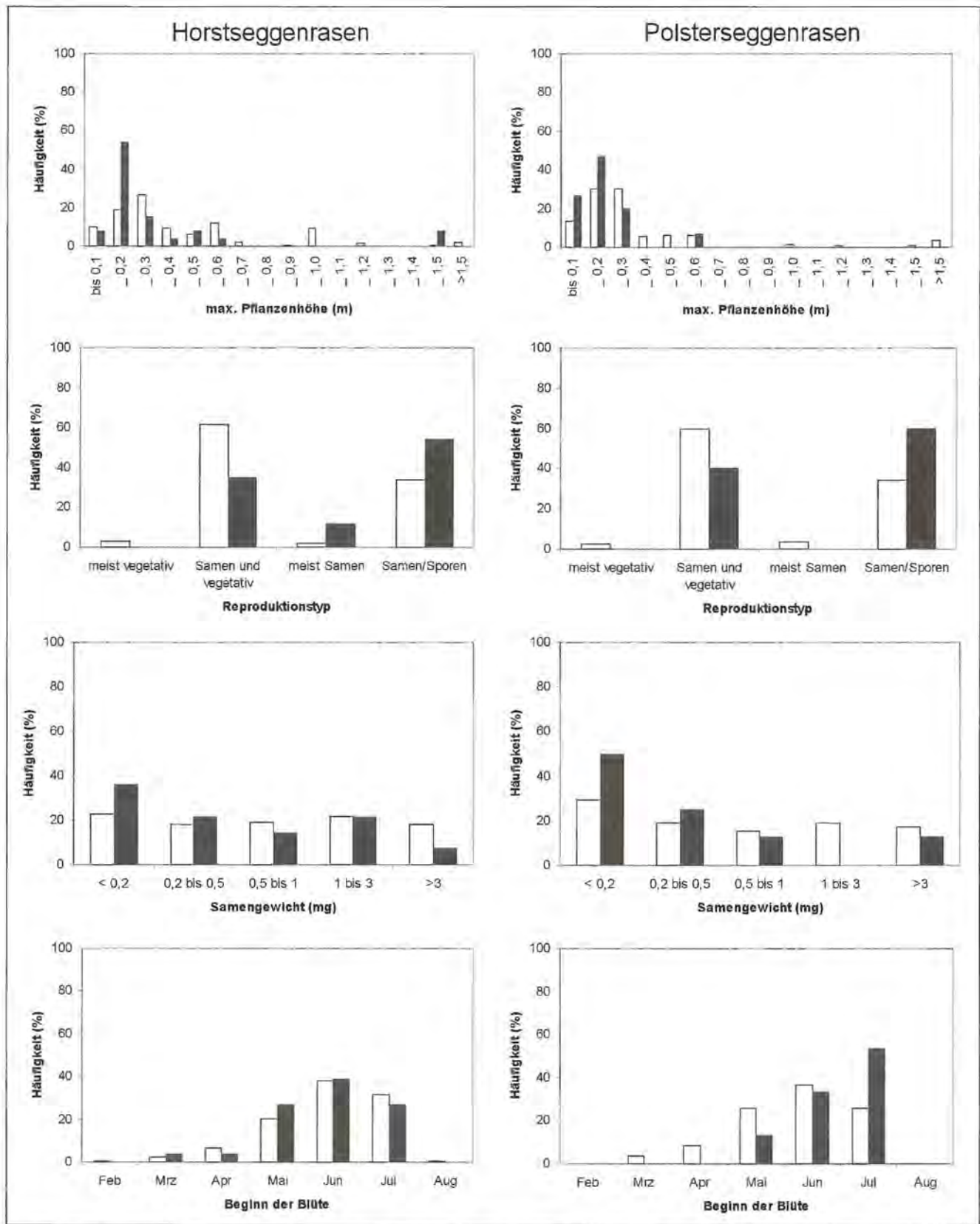


Abb. 16: Vergleich der Ausprägung ausgewählter funktioneller Merkmale von Arten mit deutlicher Stetigkeitszunahme (schwarze Balken) und solcher ohne deutliche Stetigkeitsänderung (weiße Balken). Die Abbildungen der linken Hälfte beziehen sich auf den Horstseggenrasen, die Abbildungen der rechten Hälfte auf den Polsterseggenrasen.

Zusätzlich zu den eben genannten Merkmalen wurden auch die Lebensformspektren der „Gewinner“ und der sich neutral verhaltenden Arten miteinander verglichen. Während im Horstseggenrasen keine Unterschiede zu

erkennen sind, zeichnen sich die Arten mit deutlicher Stetigkeitszunahme im Polsterseggenrasen durch einen höheren Anteil an Chamaephyten und einen geringeren Anteil an Hemikryptophyten aus (Abb. 17).

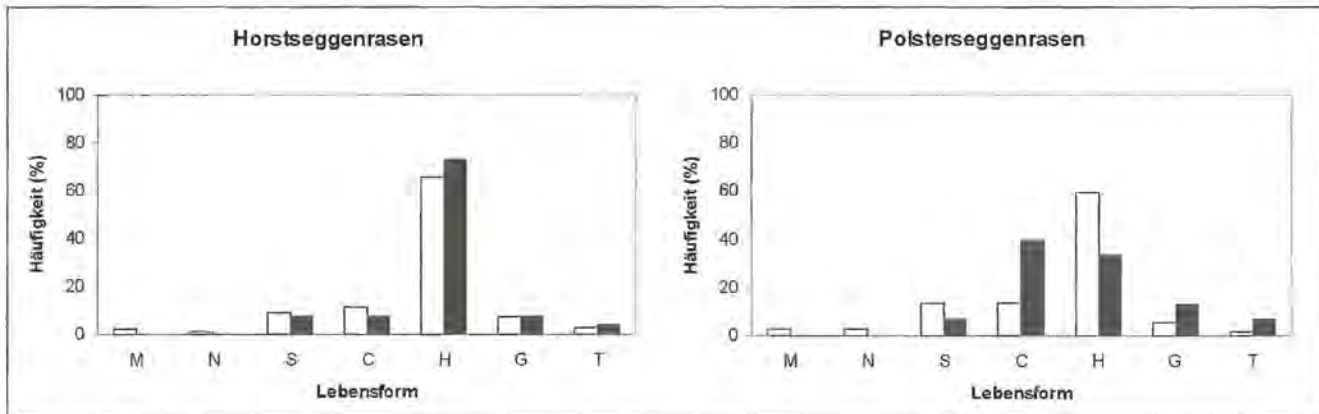


Abb. 17: Vergleich der Lebensformspektren von Arten mit deutlicher Stetigkeitszunahme (schwarze Balken) und solcher ohne deutliche Stetigkeitsänderung (weiße Balken). Die Abbildung der linken Hälfte bezieht sich auf den Horstseggenrasen, die Abbildung der rechten Hälfte auf den Polsterseggenrasen. Daten aus (KLOTZ et al. 2002). Abkürzungen: M/N: Makro- bzw. Nanophanerophyt, S: Hemiphanerophyt, C: Chamaephyt, H: Hemikryptophyt, G: Geophyt, T: Therophyt.

Tab. 11: Vergleich der Merkmalsausprägungen von Arten mit deutlicher Stetigkeitszunahme und solcher ohne deutliche Stetigkeitsänderung (Horstseggenrasen oben; Polsterseggenrasen unten). Zur Beschreibung der einzelnen Merkmale vgl. Tab. 4.

Merkmal	Gruppe	N	Mittelwert	Standardabweichung	U	Signifikanz
Blühbeginn	Stet.änderung $\geq 20\%$	30	5,83	0,99	1965,0	-
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	139	5,91	1,06		
Reproduktionstyp	Stet.änderung $\geq 20\%$	30	0,63	0,49	1520,0	**
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	140	0,36	0,48		
Samengewicht	Stet.änderung $\geq 20\%$	18	1,30	2,10	702,5	-
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	83	7,30	32,27		
Lebensdauer	Stet.änderung $\geq 20\%$	30	0,93	0,25	2080,0	-
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	140	0,94	0,23		
maximale Pflanzenhöhe	Stet.änderung $\geq 20\%$	30	0,34	0,35	1542,5	*
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	139	1,19	5,51		
Blattausdauer	Stet.änderung $\geq 20\%$	29	0,52	0,51	1766,0	-
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	128	0,47	0,50		
Rosettentyp	Stet.änderung $\geq 20\%$	30	0,23	0,43	1915,0	-
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	140	0,32	0,47		
oberer Höhengrenzwert	Stet.änderung $\geq 20\%$	27	2378	145	956,0	**
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	121	2245	191		
Blühbeginn	Stet.änderung $\geq 20\%$	15	6,40	0,74	516,0	*
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	109	5,72	1,05		
Reproduktionstyp	Stet.änderung $\geq 20\%$	15	0,60	0,51	634,5	-
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	109	0,38	0,49		
Samengewicht	Stet.änderung $\geq 20\%$	8	2,04	5,16	167,5	-
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	58	9,60	38,42		
Lebensdauer	Stet.änderung $\geq 20\%$	15	0,93	0,26	793,0	-
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	109	0,96	0,19		
maximale Pflanzenhöhe	Stet.änderung $\geq 20\%$	15	0,20	0,14	519,0	*
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	109	1,40	6,31		
Blattausdauer	Stet.änderung $\geq 20\%$	14	0,57	0,51	703,0	-
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	104	0,61	0,49		
Rosettentyp	Stet.änderung $\geq 20\%$	15	0,40	0,51	768,0	-
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	109	0,34	0,48		
oberer Höhengrenzwert	Stet.änderung $\geq 20\%$	14	2379	89	499,5	-
	Stet.änderung $< \pm 20\%$	92	2321	185		

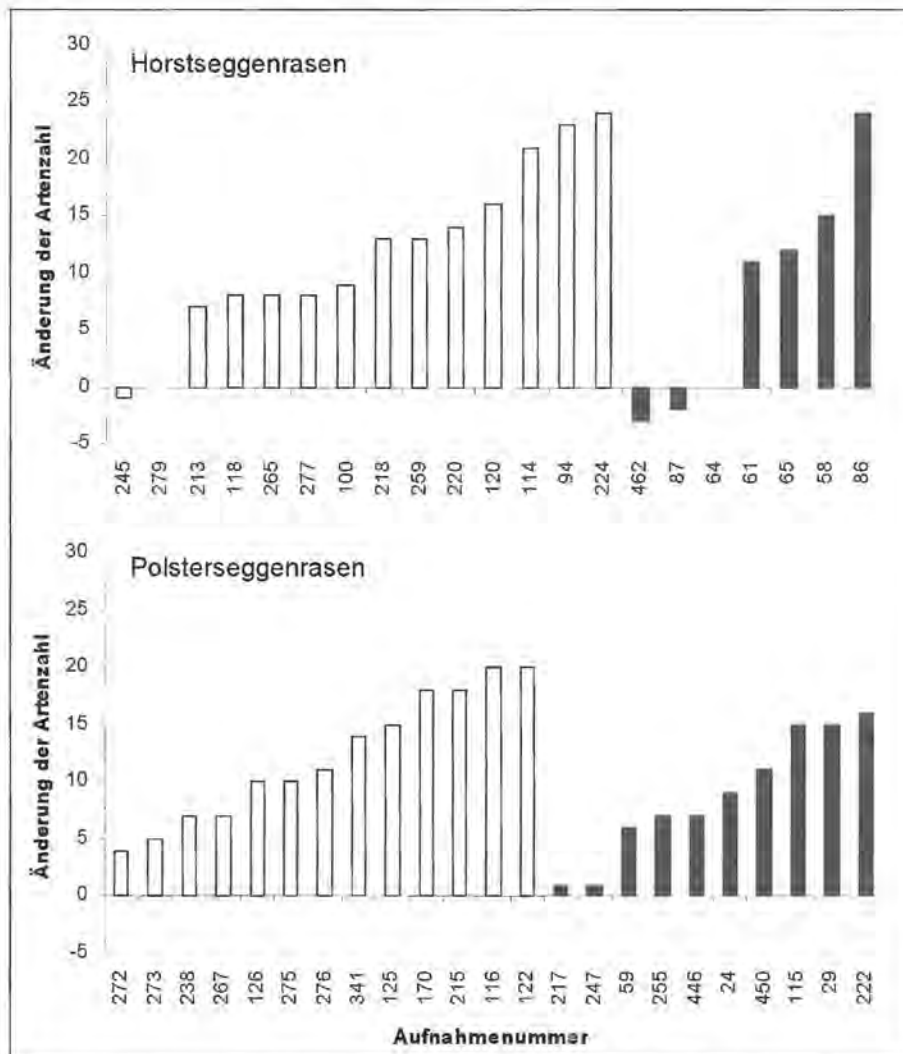


Abb. 18: Änderung der Artenzahlen auf den Flächen der Ausbildungen „reifer“ (weiße Balken) und „initialer“ Böden (schwarze Balken) im Horstseggenrasen (oben) bzw. im Polsterseggenrasen (unten).

2.4.2.2 Artenzahl

Änderung der Artenzahl der Aufnahmeflächen

Betrachtet man die einzelnen Aufnahmeflächen für sich, zeigen sich deutliche Unterschiede in der Änderung der Artenzahl. Während manche Flächen innerhalb der letzten 15 Jahre kaum eine Änderung erfuhren, fallen die Unterschiede auf anderen Flächen umso deutlicher aus. Dies gilt sowohl für die Ausbildungen „reifer“ Böden als auch für die Ausbildungen „initialer“ Böden (Abb. 18). Insgesamt schwanken die Änderungen der Artenzahl zwischen -3 und +24 im Horstseggenrasen bzw. +1 und +20 im Polsterseggenrasen.

Wodurch wird die Änderung der Artenzahl beeinflusst?

Sowohl GRABHERR et al. (1994) als auch KLANDERUD & BIRKS (2003) fanden im Rahmen ihrer Wiederholungserhebungen höhere Artenzahlzunahmen in tieferen Lagen als in höheren Lagen. Um zu prüfen, ob dieser Zusammenhang auch für die Untersuchungen in der alpinen Stufe des Nationalparks Berchtesgaden gilt, wurde eine Korrelation zwischen der relativen bzw. absoluten Artenzahlzunahme und der Höhe gerechnet. Dabei konnte keine Beziehung zwischen diesen zwei Parametern festgestellt werden (vgl. Tab. 12, Abb. 19).

Auch andere Standortparameter (Deckung der Vegetation, Neigung, Exposition) zeigen keine Beziehung zu den festgestellten Artenzahländerungen. Einziger Parameter, der mit der Änderung der Artenzahl korreliert, ist die Artenzahl der Aufnahmeflächen im Jahr 1988: Ehemals artenarme Flächen zeigen eine stärkere Artenzahlzunahme als 1988 bereits artenreiche Flächen (vgl. Tab. 12, Abb. 19).

Änderung der mittleren Artenzahl

Im Folgenden werden die mittleren Artenzahlen von 1988 den mittleren Artenzahlen von 2003 gegenübergestellt (Tab. 13). Im Horstseggenrasen wie im Polsterseggenrasen erhöhte sich die mittlere Artenzahl signifikant um ca. elf Arten. Bei Betrachtung der ausgeschiedenen Untergruppen zeigt sich, dass die Artenzahlzunahme in den Vegetationsausbildungen „reifer“ Böden (Horstseggenrasen mit *Primula minima*, Polsterseggenrasen mit *Salix retusa*) mit ca. zwölf Arten deutlicher ausfällt als in den Ausbildungen „initialer“ Böden (Horstseggenrasen bzw. Polsterseggenrasen mit *Achillea clavennae*) mit acht bzw. neun Arten. Wie für die Stetigkeitsänderungen gilt also auch hier: Die Veränderungen in den Beständen „reifer“ Böden sind stärker ausgeprägt als in den Beständen „initialer“ Böden (vgl. Kap. 2.4.2.1).

Tab. 12: Korrelation zwischen absoluter bzw. relativer Änderung der Artenzahl und ausgesuchten Parametern. Den Berechnungen liegen alle Aufnahmen des Horst- und Polsterseggenrasens zu Grunde.

Parameter	(N = 48)	Höhe (m ü. NN)	Artenzahl 1988	Deckung der Vegetation 1988 (%)	Neigung (°)	cos Exposition
Änderung der Artenzahl	Spearman-Rho Signifikanz	0,002 -	-0,124 -	0,049 -	0,148 -	0,183 -
Relative Änderung der Artenzahl	Spearman-Rho Signifikanz	0,137 -	-0,552 ***	-0,258 -	0,184 -	0,197 -

Eine Änderung der mittleren Artenzahl eines Aufnahme-kollektivs kann sowohl auf (i) einer Vergrößerung/Verkleinerung des Gesellschafts-Artenpools beruhen (Hinzukommen neuer bzw. Ausfall bisher vorhandener Arten), als auch auf (ii) einer Erhöhung/Erniedrigung der Stetigkeit gemeinsamer Arten (Arten, die sowohl 1988 als auch 2003 in den Aufnahmen einer Gesellschaft zu finden sind). Bestimmt man den Anteil beider Effekte (Artenpool-Effekt, Stetigkeitseffekt) an der Änderung der mittleren Artenzahl³, zeigt sich, dass in allen Gruppen der Anteil des Stetigkeitseffekts deutlich höher ist als der Anteil des Artenpool-Effekts (Abb. 20). Stetigkeitsänderungen führten in allen Fällen zu einer Erhöhung der mittleren Artenzahl, während ein Wandel des Artenpools die mittlere Artenzahländerung sowohl positiv (Polsterseggenrasen) als auch negativ (Horstseggen-

rasen) beeinflusste. Während die Zunahme der mittleren Artenzahl im Vergleichszeitraum im Horstseggenrasen also ausschließlich auf einer Erhöhung der Stetigkeit gemeinsamer Arten beruht, trägt im Polsterseggenrasen auch das Hinzukommen neuer Arten zu der Artenzahlerhöhung bei. Insgesamt beruht der beobachtete Anstieg der mittleren Artenzahl aber wesentlich stärker auf einer Erhöhung der Stetigkeiten als auf Änderungen des Artenpools.

2.4.2.3 Evenness

Ein weiteres wichtiges Diversitätskriterium neben der Artenzahl (species richness) ist die Evenness (vgl. PIELOU 1969). Sie gibt Auskunft über die Dominanzstruktur eines Pflanzenbestandes. Gelangen eine oder wenige

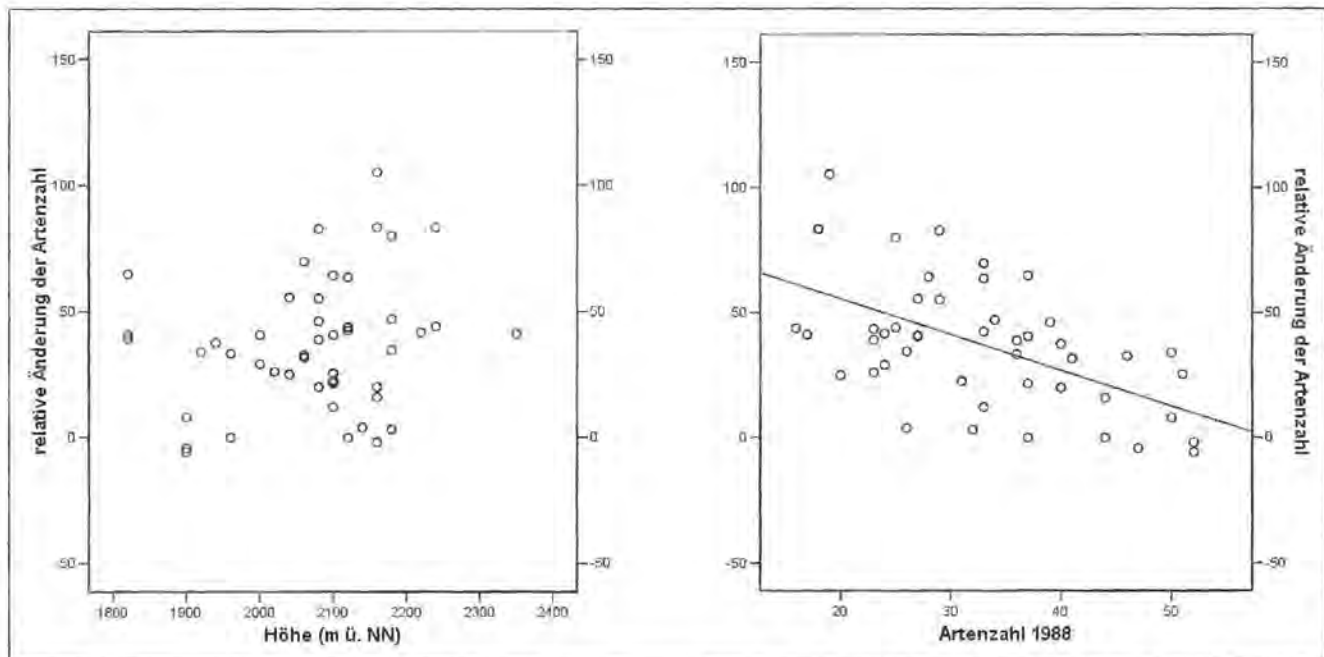


Abb. 19: Zusammenhang zwischen der relativen Änderung der Artenzahl und der Höhe (links) bzw. der Ausgangsartenzahl (rechts). Für die rechte Grafik gilt: $y = 84,2 - 1,43x$; $r = -0,563$; $T = -4,624$; $p = 0,000$. Der Darstellung liegen alle Aufnahmen des Horst- und Polsterseggenrasens zu Grunde.

³ Unterteilt man den Gesamtartenpool einer Vegetationseinheit (Gesamtheit aller aktuell und historisch vorkommenden Arten) in eine Gruppe neu hinzugekommener Arten (Gruppe 1), eine Gruppe nicht wieder gefundener Arten (Gruppe 2) und eine Gruppe gemeinsamer Arten (Gruppe 3; vgl. Anhang 1 und 2), kann für jedes Aufnahmepaar die auf einem Wandel des Gesellschafts-Artenpools beruhende Änderung der Artenzahl bestimmt werden (Anzahl der aus Gruppe 1 vorkommenden Arten minus Anzahl der aus Gruppe 2 vorkommenden Arten). Ferner kann für jedes Aufnahmepaar die Gesamtänderung der Artenzahl ermittelt werden. Subtrahiert man für ein Aufnahmekollektiv die auf einem Wandel des Gesellschafts-Artenpools beruhende mittlere Änderung der Artenzahl von der mittleren Gesamtänderung der Artenzahl, erhält man die durch eine Änderung der Stetigkeit verursachte Änderung der mittleren Artenzahl.

Gesellschaft	Jahr	N	Mittelwert	Standardabweichung	Differenz	T	Signifikanz
Horstseggenrasen gesamt	1988	25	39,6	8,1	10,8	-4,758	***
	2003	25	50,4	8,0			
Horstseggenrasen mit <i>Primula minima</i>	1988	14	38,6	7,5	11,6	-4,333	***
	2003	14	50,2	6,6			
Horstseggenrasen mit <i>Achillea clavennae</i>	1988	7	37,6	9,3	8,1	-1,737	-
	2003	7	45,7	8,2			
Polsterseggenrasen gesamt	1988	23	25,7	6,4	10,7	-4,710	***
	2003	23	36,4	8,9			
Polsterseggenrasen mit <i>Salix retusa</i>	1988	13	26,5	6,2	12,2	-4,243	***
	2003	13	38,7	8,3			
Polsterseggenrasen mit <i>Achillea clavennae</i>	1988	10	24,6	6,8	8,8	-2,455	*
	2003	10	33,4	9,1			

Tab. 13: Vergleich der mittleren Artenzahlen von 1988 und 2003 für die verschiedenen Vegetationseinheiten.

Gesellschaft	Jahr	N	Mittelwert	Standardabweichung	Differenz	T	Signifikanz
Horstseggenrasen gesamt	1988	25	61,8	0,7	8,6	-2,959	*
	2003	25	70,4	0,1			
Horstseggenrasen mit <i>Primula minima</i>	1988	14	63,8	0,7	10,3	-2,862	*
	2003	14	74,1	0,1			
Horstseggenrasen mit <i>Achillea clavennae</i>	1988	7	58,5	0,1	3,7	-0,675	-
	2003	7	62,2	0,1			
Polsterseggenrasen gesamt	1988	23	54,2	0,1	1,2	-0,393	-
	2003	23	55,4	0,1			
Polsterseggenrasen mit <i>Salix retusa</i>	1988	13	57,7	0,1	-1,5	0,419	-
	2003	13	56,2	0,1			
Polsterseggenrasen mit <i>Achillea clavennae</i>	1988	10	49,6	0,1	4,9	-0,915	-
	2003	10	54,5	0,1			

Tab. 14: Vergleich der Evenness der Vegetationseinheiten im Vergleichszeitraum.

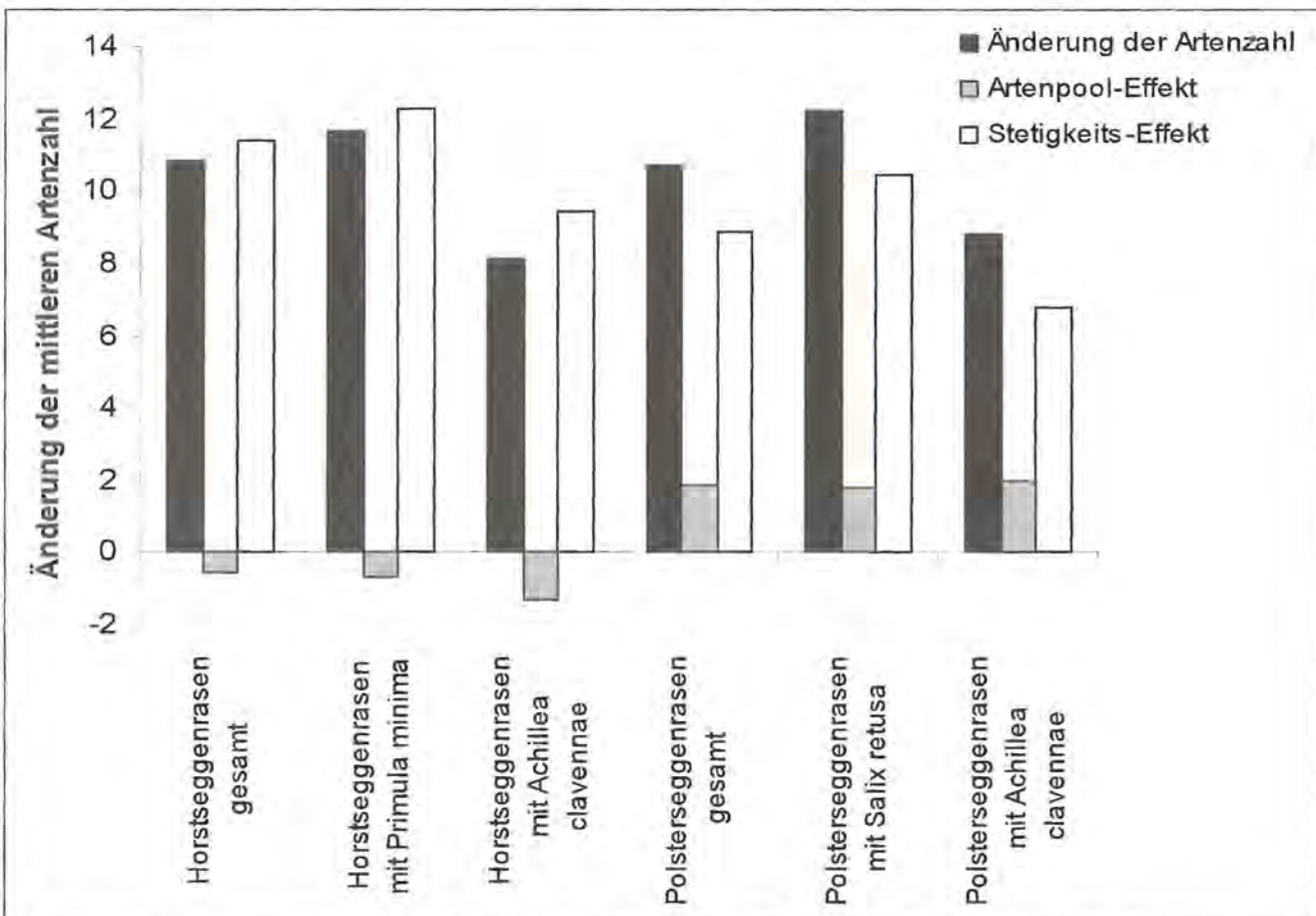


Abb. 20: Änderung der mittleren Artenzahl der ausgeschiedenen Gruppen differenziert nach Artenpool- und Stetigkeitseffekt.

Tab. 15: Vergleich der mittleren Zeigerwerte der Vegetationseinheiten von 1988 und 2003.

Gesellschaft	Zeigerwert	Jahr	N	Mittelwert	Standardabweichung	Differenz	T	Signifikanz	
Horstseggenrasen gesamt	L	1988	25	7,8	0,2	0,0	0,933	-	
		2003	25	7,8	0,2				
	T	1988	25	2,5	0,2	0,0	-0,273	-	
		2003	25	2,5	0,1				
	K	1988	25	3,8	0,1	0,0	0,000	-	
		2003	25	3,8	0,1				
	F	1988	25	4,9	0,3	0,0	0,174	-	
		2003	25	4,9	0,2				
	R	1988	25	7,0	0,5	0,1	-0,733	-	
		2003	25	7,1	0,5				
	N	1988	25	2,9	0,3	0,1	-1,077	-	
		2003	25	3,0	0,3				
	Horstseggenrasen mit <i>Primula minima</i>	L	1988	14	7,8	0,1	0,0	1,513	-
			2003	14	7,8	0,1			
T		1988	14	2,4	0,1	0,1	-1,987	-	
		2003	14	2,5	0,1				
K		1988	14	3,8	0,1	0,1	-0,518	-	
		2003	14	3,9	0,1				
F		1988	14	5,1	0,2	-0,1	0,778	-	
		2003	14	5,0	0,2				
R		1988	14	6,7	0,3	0,1	-1,265	-	
		2003	14	6,8	0,3				
N		1988	14	2,9	0,2	0,2	-2,416	*	
		2003	14	3,0	0,2				
Horstseggenrasen mit <i>Achillea clavennae</i>		L	1988	7	8,0	0,2	-0,1	0,735	-
			2003	7	7,9	0,1			
	T	1988	7	2,6	0,1	0,0	0,381	-	
		2003	7	2,6	0,1				
	K	1988	7	3,8	0,1	0,0	0,850	-	
		2003	7	3,8	0,1				
	F	1988	7	4,5	0,2	0,1	-0,773	-	
		2003	7	4,6	0,2				
	R	1988	7	7,6	0,4	0,1	-0,771	-	
		2003	7	7,7	0,1				
	N	1988	7	2,7	0,2	0,0	-0,427	-	
		2003	7	2,7	0,2				
	Polsterseggenrasen gesamt	L	1988	23	8,0	0,3	0,0	0,567	-
			2003	23	8,0	0,2			
T		1988	23	2,3	0,2	0,0	-0,402	-	
		2003	23	2,3	0,1				
K		1988	23	4,0	0,2	-0,2	2,817	*	
		2003	23	3,8	0,2				
F		1988	23	4,9	0,3	0,0	-0,124	-	
		2003	23	4,9	0,3				
R		1988	23	7,2	0,6	0,0	0,355	-	
		2003	23	7,2	0,4				
N		1988	23	2,5	0,2	0,1	-1,406	-	
		2003	23	2,6	0,2				
Polsterseggenrasen mit <i>Salix retusa</i>		L	1988	13	7,9	0,2	0,0	0,012	-
			2003	13	7,9	0,2			
	T	1988	13	2,2	0,1	0,1	-0,830	-	
		2003	13	2,3	0,1				
	K	1988	13	4,1	0,2	-0,2	2,455	*	
		2003	13	3,9	0,1				
	F	1988	13	5,0	0,2	0,1	-1,076	-	
		2003	13	5,1	0,1				
	R	1988	13	6,9	0,5	0,1	-0,313	-	
		2003	13	7,0	0,4				
	N	1988	13	2,6	0,2	0,0	-0,569	-	
		2003	13	2,6	0,2				
	Polsterseggenrasen mit <i>Achillea clavennae</i>	L	1988	10	8,2	0,2	-0,1	1,111	-
			2003	10	8,1	0,1			
T		1988	10	2,3	0,2	0,0	0,004	-	
		2003	10	2,3	0,1				
K		1988	10	3,9	0,2	-0,2	2,032	-	
		2003	10	3,7	0,1				
F		1988	10	4,8	0,3	-0,1	0,659	-	
		2003	10	4,7	0,3				
R		1988	10	7,6	0,3	-0,1	1,626	-	
		2003	10	7,5	0,2				
N		1988	10	2,3	0,2	0,2	-1,593	-	
		2003	10	2,5	0,2				

Arten zur Dominanz, ist die Evenness gering. Kommen dagegen alle Arten mit vergleichbarer Artmächtigkeit in einem Bestand vor, ist die Evenness hoch.

Der Vergleich der Evenness der Vegetationseinheiten von 1988 und 2003 (Tab. 14) zeigt für den Horstseggenrasen einen signifikanten Anstieg der Evenness. Die Differenzen der Evenness im Polsterseggenrasen sind dagegen statistisch nicht signifikant. Offenbar weisen die Bestände des Horstseggenrasens heute einen größeren Grad der Gleichverteilung der Arten auf als 1988. Tatsächlich haben dort die dominanten Arten *Carex sempervirens* und *Sesleria albicans* in ihrer mittleren Deckung um 3,3 bzw. 11,3 % abgenommen.

Dies kann im Zusammenhang mit dem „Platzangebot“ der Bestände stehen. In den relativ dichten und geschlossenen Beständen des Horstseggenrasens erfolgt eine Etablierung zusätzlicher Arten (bzw. Individuen) offensichtlich auf Kosten der bereits etablierten, dominanten Arten, welche in ihrer Deckung abnehmen, während in den vergleichsweise offeneren Beständen des Polsterseggenrasens scheinbar noch ausreichend Raum für zusätzliche Arten (bzw. Individuen) vorhanden ist. Dies wird durch die Tatsache unterstrichen, dass die Evenness zwar in den geschlossenen Beständen des Horstseggenrasens mit *Primula minima* signifikant zugenommen hat, in den offeneren Beständen des Horstseggenrasens mit *Achillea clavennae* dagegen nicht (Tab. 14).

2.4.2.4 Zeigerwerte

Durch einen Vergleich der mittleren Zeigerwerte von 1988 und 2003 kann geprüft werden, ob die floristischen Veränderungen innerhalb der Bestände auf einen Wandel der standörtlichen Situation hindeuten.

Vergleicht man die mittleren Zeigerwerte der Vegetationseinheiten von 1988 und 2003, zeigen sich kaum Unterschiede (Tab. 15). Im Horstseggenrasen unterscheiden sich die aktuellen mittleren Zeigerwerte nicht signifikant von den Ursprungswerten; im Polsterseggenrasen zeigt nur die Kontinentalitätszahl eine signifikante Abnahme von 4,0 auf 3,8.

Auch innerhalb der Untereinheiten sind die Unterschiede gering. In den jeweiligen Ausbildungen „reifer“ Böden kam es zu einer signifikanten Zunahme der Stickstoffzahl um 0,2 (Horstseggenrasen mit *Primula minima*), bzw. zu einer signifikanten Abnahme der Kontinentalitätszahl von 4,1 auf 3,9 (Polsterseggenrasen mit *Salix retusa*). In den Ausbildungen „initialer“ Böden (Horstseggenrasen/Polsterseggenrasen mit *Achillea clavennae*) unterscheiden sich die Werte von 1988 und 2003 dagegen statistisch nicht. Dies kann als weiteres Indiz dafür gewertet werden, dass der floristische Wandel innerhalb der Bestände auf „reifen“ Böden stärker ausgefallen ist als in Beständen auf „initialen“ Böden.

Insgesamt betragen die größten Zeigerwert-Differenzen aber lediglich max. 0,2 Einheiten. Geht man davon aus, dass die Fehlergrenze bei einem Vergleich von Aufnahmekollektiven bei 0,2 Einheiten liegt (BÖCKER et al. 1983), können die gefundenen Veränderungen kaum interpretiert werden. Ein grundlegender Wandel der Standortsituation kann aus der Zeigerwertanalyse auf jeden Fall nicht abgeleitet werden.

2.4.2.5 Vegetationsdynamik in der Gradientenanalyse

Die Gradientenanalyse stellt ein gutes Hilfsmittel dar, Vegetationsveränderungen im Zeitverlauf aufzuzeigen

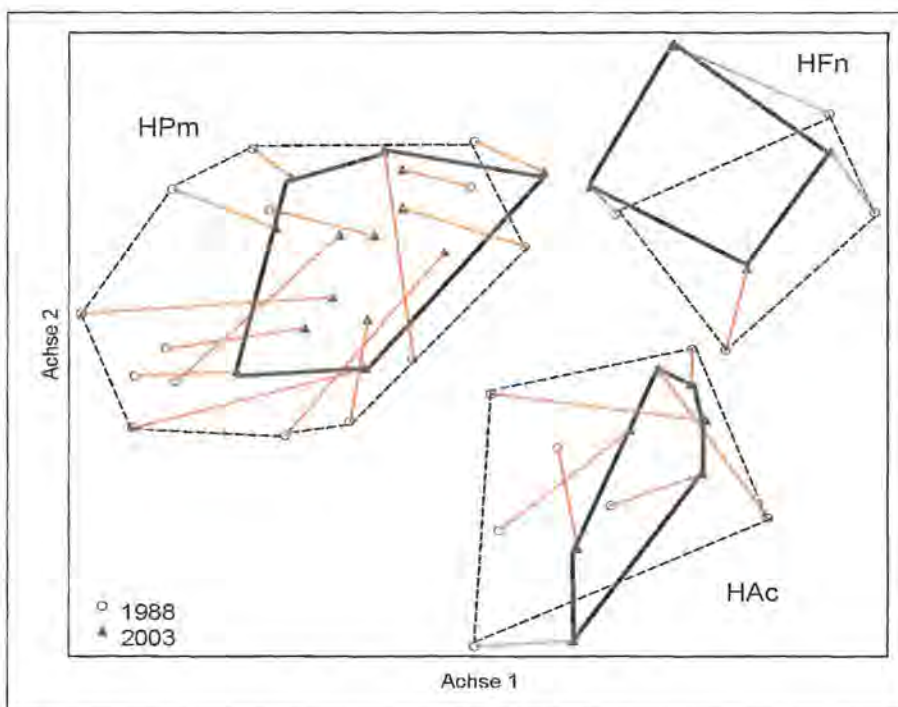


Abb. 21: Ordinationsdiagramm der historischen (Kreise) und aktuellen Vegetationsaufnahmen (Dreiecke) des Horstseggenrasens. Jede historische Aufnahme ist mit der dazugehörigen aktuellen Aufnahme über einen Vektor verbunden. Für jede der drei ausgeschiedenen Untergruppen (Horstseggenrasen mit *Primula minima* (HPm): links; Horstseggenrasen mit *Achillea clavennae* (HAc): rechts unten; Horstseggenrasen mit *Festuca norica* (HFn): rechts oben) ist sowohl der durch die ersten zwei Achsen beschriebene Ordinationsraum der historischen Aufnahmen (unterbrochene Linien) als auch der Ordinationsraum der aktuellen Aufnahmen dargestellt (durchgezogene Linien).

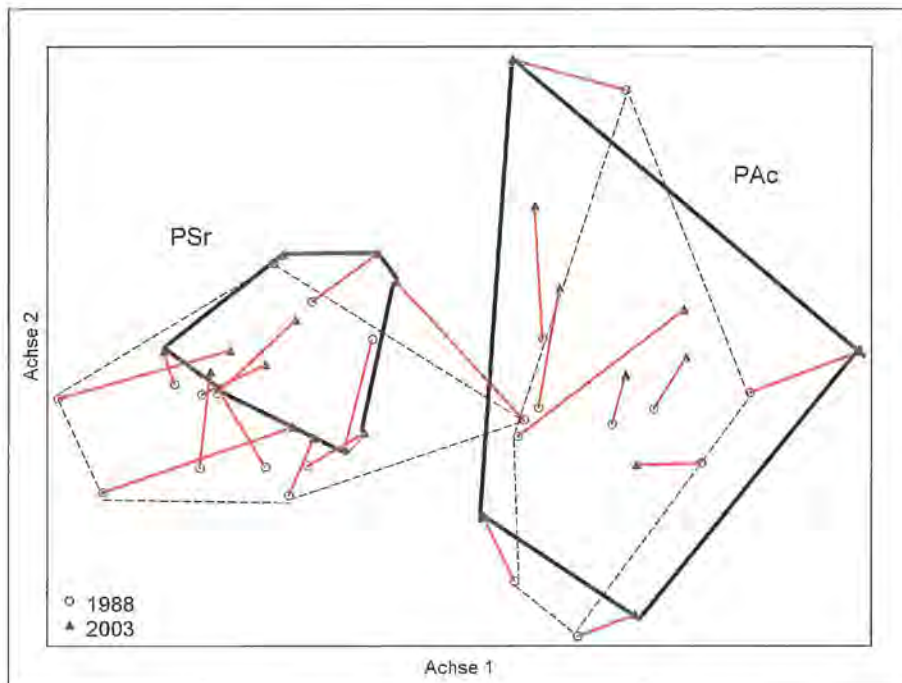


Abb. 22: Ordinationsdiagramm der historischen (Kreise) und aktuellen Vegetationsaufnahmen (Dreiecke) des Polsterseggenrasens. Polsterseggenrasen mit *Salix retusa* (PSr): links; Polsterseggenrasen mit *Achillea clavennae* (PAc): rechts. Für weitere Erläuterungen zum Diagramm vgl. Abb. 21.

und zu interpretieren. In den folgenden Ordinationsdiagrammen (Abb. 21 und Abb. 22) ist jede aktuelle Aufnahme mit ihrer dazugehörigen historischen Aufnahme über einen Vektor verbunden (zeitliche Veränderung der Aufnahme). Zusätzlich ist für jeden Vegetationstyp der durch die ersten zwei Achsen beschriebene Ordinationsraum der historischen Aufnahmen und der aktuellen Aufnahmen dargestellt. Ein Vergleich der beiden Ordinationsräume zeigt die zeitliche Veränderung eines Vegetationstyps. Die Darstellungsweise lässt folgende Schlüsse zu:

- Die floristischen Veränderungen im Vergleichszeitraum spielten sich innerhalb der ausgeschiedenen Gruppen ab. Es erfolgte kein Übergang von einer Ausbildung in eine andere, also kein Gesellschaftsübergang (vgl. auch Tab. 5).

- Für den Horstseggenrasen mit *Primula minima*, den Horstseggenrasen mit *Achillea clavennae* sowie den Polsterseggenrasen mit *Salix retusa* gilt: Der aktuelle Ordinationsraum ist kleiner als der historische Ordinationsraum. Die Vegetationsbestände innerhalb dieser Typen sind sich heute also untereinander ähnlicher als noch 1988; offenbar kam es zu einer floristischen „Homogenisierung“ der Bestände dieser Gesellschaften. Für den Polsterseggenrasen mit *Achillea clavennae* gilt dieser Trend nicht, der Ordinationsraum hat sich kaum verändert. Für den Horstseggenrasen mit *Festuca norica* liegen zu wenig Aufnahmeplätze vor, als dass man einen Trend ableiten könnte.
- Die einzelnen Untergruppen grenzen sich heute deutlicher voneinander ab als 1988.
- Die Homotonität als Maß für den floristischen Einheitlichkeitsgrad von Aufnahmekollektiven bestätigt diese

Gesellschaft	Jahr	N	Homotonität	Differenz
Horstseggenrasen	1988	25	25,2	8,6
gesamt	2003	25	33,8	
Horstseggenrasen mit <i>Primula minima</i>	1988	14	37,1	5,8
	2003	14	42,9	
Horstseggenrasen mit <i>Achillea clavennae</i>	1988	7	38,7	12,6
	2003	7	51,4	
Polsterseggenrasen	1988	23	25,7	6,6
gesamt	2003	23	32,2	
Polsterseggenrasen mit <i>Salix retusa</i>	1988	13	35,8	7,7
	2003	13	43,5	
Polsterseggenrasen mit <i>Achillea clavennae</i>	1988	10	35,7	1,5
	2003	10	37,1	

Tab. 16: Homotonität der verschiedenen Vegetationseinheiten in den Jahren 1988 und 2003.

Aussage. Die Homotonität des Horstseggenrasens mit *Primula minima* bzw. mit *Achillea clavennae* sowie des Polsterseggenrasens mit *Salix retusa* hat deutlich zugenommen, während der Polsterseggenrasen mit *Achillea clavennae* kaum eine Änderung zeigt (Tab. 16).

2.5 Diskussion

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

Durch einen Vergleich der Aufnahmekollektive wurden floristische Veränderungen im Vergleichszeitraum nachgewiesen. Seit 1988 hat sich die mittlere Artenzahl sowohl im Polsterseggenrasen als auch im Horstseggenrasen um rund elf Arten erhöht. Der Anstieg beruht im Wesentlichen auf einer Stetigkeitszunahme bereits damals vorhandener Arten und nicht auf einer Erweiterung der Gesellschafts-Artenpools (Zuwanderung neuer Arten). Die Artenzahlzunahme ist auf ehemals artenarmen Flächen stärker ausgeprägt als auf 1988 schon artenreichen Flächen. Eine Abhängigkeit der Artenzahlzunahme von der Höhenlage kann nicht aufgezeigt werden. Die Arten, die in ihrer Stetigkeit deutlich zugenommen haben, zeichnen sich durch eine niedrige Wuchshöhe, vorzugsweise generative Reproduktion und leichte Samen (im Polsterseggenrasen zusätzlich durch einen späten Blühbeginn) aus. Es sind allesamt typische Arten der alpinen Rasenstufe. Die Aufnahmen der einzelnen Gesellschaften weisen heute einen höheren floristischen Einheitlichkeitsgrad als damals auf. Der Grad der floristischen Veränderung ist in den Ausbildungen „reifer“ Böden stärker ausgeprägt als in den Ausbildungen „initialer“ Böden. Die Bestände des Horst- und des Polsterseggenrasens weisen insgesamt vergleichbare Entwicklungstendenzen auf.

Mögliche Ursachen der floristischen Veränderungen

Jeder Pflanzenbestand ist Ausdruck eines dynamischen Gleichgewichts zwischen verschiedenen Wirkungskomponenten endogener (= autogener) und exogener (= allogener) Faktoren (DIERSCHKE 1994). Ändern sich diese Faktoren im Lauf der Zeit, kommt es zu Änderungen in der Artenzusammensetzung. Im Folgenden werden die beobachteten Vegetationsveränderungen vor dem Hintergrund mehrerer endogener sowie exogener Faktoren diskutiert, um mögliche Ursache-Wirkungsbeziehungen ableiten zu können. Dabei sind die Veränderungen sicher nicht ausschließlich monokausal erklärbar, sondern stellen vielmehr das Ergebnis vielfältig miteinander verknüpfter Einzelfaktoren dar. Auch Bearbeitereffekte und methodische Probleme müssen bei der Interpretation der Veränderungen berücksichtigt werden.

Methodische Probleme und Bearbeitereffekte

Floristische Veränderungen können – gerade bei langfristigen Untersuchungen – methoden- und bearbeiterbedingt sein. Da im Rahmen der Quasi-Dauerflächenmethodik eine exakte Rekonstruktion der Lage der historischen Aufnahmeflächen nicht möglich ist, muss immer – selbst unter der Voraussetzung, es hätte keine floristischen Veränderungen gegeben – mit Unterschieden

in der Artenzusammensetzung gerechnet werden, die auf einer Verschiebung der Position der Aufnahmeflächen beruhen. Die zu erwartenden Unterschiede sind umso größer, je vielfältiger die Standortbedingungen eines Landschaftsausschnittes sind und je kleinflächiger diese wechseln (Standortmosaik). Berücksichtigt man aber, wie in diesem Fall, bei der Flächenwahl zusätzlich zu den Lageparametern die Artenkombination der historischen Aufnahmeflächen, können mögliche, durch Lageverschiebung hervorgerufene Vegetationsveränderungen reduziert werden. Anhand von Arten mit enger Standortbindung kann die standörtliche Situation der Erstaufnahmefläche relativ gut nachvollzogen und im Zuge der Flächenwahl berücksichtigt werden (HAGEN 1996). So war es in den meisten Fällen möglich, Flächen im Gelände zu lokalisieren, die den historischen Aufnahmeflächen floristisch wie lagebedingt sehr nahe kommen. Flächen, bei denen dies nicht möglich war, wurden zur wiederholten Erhebung nicht herangezogen. Eine der Flächensuche vorgeschaltete Klassifikation des Aufnahmematerials erleichtert die Arbeit, da die hierbei gefundenen gruppencharakteristischen Arten bei der Flächenwahl im Gelände herangezogen werden können. DIERSCHKE (1994) schlägt vor, methodische Ungenauigkeiten (z. B. exaktes Wiederauffinden der Aufnahmefläche) durch eine Berücksichtigung möglichst vieler historischer Aufnahmen auszugleichen. Tatsächlich zeigte sich im Rahmen der Auswertung, dass eine hohe Aufnahmezahl wichtig ist, um teilweise nur schwer erkennbare Muster der zeitlichen Veränderung aufzuzeigen (die Aufnahmeflächen des Horstseggenrasens mit *Festuca norica* wurden deshalb im Rahmen des Zeitvergleichs nicht weiter berücksichtigt). Gerade für ein langfristiges Monitoring erscheint daher eine ausreichende Zahl von Dauerflächen sehr wichtig, die der jeweils gewünschten Genauigkeit angepasst sein muss (TRAXLER 1997).

Gewisse, auf Flächenverschiebungen beruhende Vegetationsveränderungen können in Kauf genommen werden, da es in den meisten Untersuchungen (wie auch in dieser) nicht um konkrete Veränderungen einer Dauerfläche, sondern um Veränderungen von Vegetationstypen geht (FISCHER 1997, TRAXLER 1997). Wichtiger erscheint es daher, wie in dieser Arbeit geschehen, die Vegetation möglichst fein zu untergliedern, sodass es sich bei den zu vergleichenden Vegetationstypen möglichst um Subassoziationen oder Varianten handelt (WILMANN 1989).

Auch der Bearbeiterfehler wird, gerade im Hinblick auf visuelle Deckungsschätzungen, immer wieder als Fehlerquelle genannt und es werden objektive Methoden gefordert (z. B. STAMPFLI 1991). Aber selbst Kontinuität in Hinblick auf den Bearbeiter kann Fehler nicht ausschließen, da auch die Bearbeitungsgenauigkeit und die Schätzwerte ein und derselben Person Schwankungen unterliegen (Intra-Bearbeiterfehler; vgl. TRAXLER 1997). Zwangsläufig auftretende Differenzen bei der Deckungsschätzung können aber (in gewissen Grenzen) in Kauf genommen werden, da in Langfriststudien in erster

Linie das Arteninventar und nicht die Quantität einzelner Arten von Bedeutung ist (FISCHER 1996). Um subjektive Deckungsschätzungen durch verschiedene Bearbeiter zu reduzieren, wurden im Rahmen der Ordination die mittleren Deckungsprozente wurzeltransformiert und somit in ihrer Gewichtung deutlich herabgesetzt. Auch die Verwendung einer groben Deckungsskala (Braun-Blanquet Skala) verringert Bearbeitereffekte, da individuelle Schätzwertungen abgeschwächt werden (TRAXLER 1997).

Als Problem bei Wiederholungserhebungen wird die Artenkenntnis und speziell die Ansprache der Kryptogamen genannt (HAGEN 1996). Da im Rahmen dieser Arbeit aber nur die vergleichsweise gut zu bestimmenden Gefäßpflanzen berücksichtigt wurden und kritisch zu bestimmende Arten zu übergeordneten Sippen zusammengefasst wurden (vgl. Kap. 2.3.3), ist der Bearbeiterfehler durch Falschansprache stark minimiert.

Dass es sich bei der gefundenen Erhöhung der Artenzahl nicht um einen Bearbeitereffekt handelt, wird durch andere Untersuchungen bestätigt, die ebenfalls einen deutlichen Anstieg der Artenzahlen in alpinen Ökosystemen nachgewiesen haben (HOFER 1992, GRABHERR et al. 1994, KLANDERUD & BIRKS 2003, BURGA et al. 2004). Vergleicht man die Vegetationsaufnahmen des Polsterseggenrasens mit *Salix retusa* von LIPPERT (1966), HERRMANN et al. (1988) bzw. RÖSLER (1997) mit der aktuellen Arbeit, zeigt sich, dass die mittlere Artenzahl dieses Vegetationstyps seit Beginn der 1960er Jahre kontinuierlich angestiegen ist (Tab. 17). Auch dieser Typenvergleich unterstreicht also, dass es sich bei dem beobachteten Anstieg der Artenzahlen um einen tatsächlich ablaufenden Prozess und nicht um einen Bearbeitereffekt handelt.

Globaler Klimawandel

Für die letzten zwanzig Jahre konnten deutliche klimatische Veränderungen in der alpinen Stufe der Nördlichen Kalkalpen nachgewiesen werden. So erhöhte sich die Jahresmitteltemperatur um ca. 1,9°C, wodurch sich die Länge der Vegetationsperiode erhöhte und die Dauer der Schneebedeckung abnahm. Die Niederschläge zeigten starke Schwankungen zwischen den Jahren, blieben in Mittel aber konstant (vgl. Kap. 1). Somit sind insbesondere die Veränderungen der Temperatur und der damit gekoppelten Umweltfaktoren für die Vegetation von Bedeutung.

Auswirkungen der globalen Erwärmung sind insbesondere in Ökosystemen zu erwarten, deren Artenzusammensetzung und Stoffhaushalt durch niedrige Temperaturen begrenzt werden (vgl. THEURILLAT & GUI SAN

2001). Da der Artenreichtum alpiner Pflanzenbestände im Wesentlichen durch Temperaturstress limitiert ist (KAMMER & MOHL 2002), sollte eine Temperaturerhöhung alpine Pflanzenbestände besonders stark betreffen.

Dass Wachstum und Reproduktion alpiner Pflanzenarten durch eine Erwärmung stimuliert werden, konnte im Rahmen mehrerer Erwärmungsexperimente nachgewiesen werden (z. B. TOTLAND 1997, WELKER et al. 1997, TOTLAND & NYLEHN 1998, NYLEHN & TOTLAND 1999, TOTLAND 1999, ERSCHBAMER 2001, GUGERLI & BAUERT 2001, WADA et al. 2002, KUDO & SUZUKI 2003, SANDVIK et al. 2004, KLANDERUD 2005). Anhand einer Meta-Analyse konnte ebenfalls ein positiver Effekt einer Temperaturerhöhung auf das vegetative Wachstum und den Reproduktionserfolg alpiner Pflanzenarten aufgezeigt werden (ARFT et al. 1999). Neben Wachstum und Reproduktion werden auch phänologische Ereignisse (Verfrühung der Phänophasen; ALATALO & TOTLAND 1997, TOTLAND 1997, WELKER et al. 1997, ARFT et al. 1999, TOTLAND 1999) sowie die Vegetationsstruktur (KUDO & SUZUKI 2003) durch eine induzierte Erwärmung beeinflusst.

Insgesamt zeigen die Untersuchungen, dass die Reaktionen der Arten auf eine experimentelle Erwärmung artspezifisch sind, sowie in Raum und Zeit variieren. Daher gestaltet es sich schwierig, von kurzfristigen Erwärmungsexperimenten Rückschlüsse auf mittel- bis langfristige Vegetationsveränderungen zu ziehen. Dennoch erscheint es plausibel, dass Arten, die in ihrem Wachstum, ihrer Reproduktion und ihrer Entwicklungsgeschwindigkeit von einer Erwärmung profitieren, über die Zeit in ihrer Häufigkeit zunehmen (Erhöhung der Populationsdichte) und ihre Populationen räumlich ausweiten (vgl. z. B. WAGNER & REICHEGGER 1997). Insbesondere „mobile“, ausbreitungseffiziente Arten (vgl. Kap. 2.4.2.1) sollten dazu in der Lage sein. Die nachgewiesenen Stetigkeits- und Deckungszunahmen der Arten und der damit verbundene Anstieg der Artenzahlen könnten somit erklärt werden.

Direkt gekoppelt mit einer Erwärmung ist eine Verlängerung der Vegetationsperiode (MENZEL & FABIAN 1999, THEURILLAT & GUI SAN 2001). Man geht davon aus, dass insbesondere spät blühende Arten (sog. „seed riskers“; vgl. MOLAU 1993) von einer Verlängerung der Vegetationsperiode profitieren, während früh blühende Arten („pollen riskers“) davon nicht beeinflusst werden (THEURILLAT & GUI SAN 2001). TOTLAND (1997) zeigt im Rahmen eines Erwärmungsexperiments für die spät blühende Art *Leontodon autumnalis* var. *taraxaci* eine Verfrühung des Blühzeitpunkts sowie eine Erhöhung

Autor	Aufnahmezeitpunkt	N	Mittelwert	Standardabweichung	F	Sign.	Post Hoc
Lippert (1966)	1961-1963	12	21,3	5,1	15,242	***	a
Herrmann et al. (1988)	1984-1988	13	26,5	6,2			ab
Rösler (1997)	1990-1993	28	28,9	6,6			b
Kudernatsch	2003	13	38,7	8,3			c

Tab. 17: Vergleich der Artenzahlen des Polsterseggenrasens mit *Salix retusa* zwischen verschiedenen Autoren. In allen Fällen wurden Kryptogamen (Moose, Flechten) nicht berücksichtigt.

von Reproduktion und Wachstum auf. Tatsächlich handelt es sich im Polsterseggenrasen bei den „Gewinnern“ (Arten mit deutlicher Stetigkeitszunahme) vorwiegend um spät blühende Arten; für den Horstseggenrasen gilt dieser Zusammenhang nicht. Da die Dauer der Vegetationsperiode im Horstseggenrasen im Allgemeinen länger ist als im Polsterseggenrasen, unterliegen spät blühende Arten dort keinem so hohen Risiko; eine Verlängerung der Wachstumsperiode wirkt sich daher nicht in dem Umfang aus wie im Polsterseggenrasen.

Erwärmungsbedingte Änderungen der Vegetationsstruktur (siehe oben) führen zu Änderungen des Konkurrenzgefüges. Eine Hypothese, die in diesem Zusammenhang genannt wird, geht davon aus, dass in der alpinen Stufe Chamaephyten auf Kosten der Hemikryptophyten zunehmen werden (THEURILLAT & GUISSAN 2001). Wie im Ergebnisteil gezeigt werden konnte, profitieren im Polsterseggenrasen tatsächlich vorwiegend die Chamaephyten, während die Hemikryptophyten nicht in dem Umfang zu den Gewinnern zählen. Ähnlich wie beim Blühbeginn gilt dieser Trend für den Horstseggenrasen aber nicht.

Die Reaktion der Arten auf eine Erwärmung kann auf direkten Temperatureffekten (z. B. höhere Photosyntheseraten) oder auf indirekten Temperatureffekten (z. B. verbesserte Nährstoffverfügbarkeit durch verstärkten Streuabbau und erhöhte N-Mineralisation) beruhen (RUSTAD et al. 2001). Tatsächlich konnte in vielen Erwärmungsexperimenten ein Anstieg der N-Mineralisationsraten nachgewiesen werden (für einen Überblick vgl. RUSTAD et al. 2001). Unter nährstoffarmen Bedingungen wird der dabei freigesetzte Stickstoff auch wirklich von den Pflanzen aufgenommen; eine Festsetzung des Stickstoffs durch Mikroorganismen findet nicht statt (JONASSON et al. 1999). Da es sich bei alpinen Kalkmagerrasen um vergleichsweise nährstoffarme Ökosysteme handelt, spielen dort neben direkten Temperatureffekten wohl auch indirekte Temperatureffekte eine wesentliche Rolle. Die im Rahmen der Untersuchung gefundenen Unterschiede zwischen der Reaktion der Ausbildungen „reifer“, humusreicher Böden und der Reaktion der Ausbildungen „initialer“, humusarmer Böden können dadurch erklärt werden: Die N-Freisetzung und damit die Pflanzenreaktionen sind auf den „reifen“ Böden aufgrund der größeren Humusmengen höher als auf den humusarmen, „initialen“ Böden. Unterschiede in der Reaktion zwischen den zwei Standortstypen können allerdings auch auf verschiedenen Etablierungsbedingungen beruhen. Die Ausbildungen „reifer“ Böden bieten möglicherweise günstigere Keimungs- und Etablierungsbedingungen als die Ausbildungen „initialer“ Böden mit ihren vergleichsweise extremen Umweltbedingungen. So etablieren sich beispielsweise im Rahmen eines Experiments auf einem Gletschervorfeld der Zentralalpen mehr Individuen und Arten auf bewachsenen Flächen als auf vegetationslosen Flächen (NIEDERFRINGER-SCHLAG & ERSCHBAMER 2000).

Vegetationsveränderungen in der alpinen und nivalen Stufe werden schon seit Längerem mit einer Klimaände-

rung in Verbindung gebracht. Bereits BRAUN-BLANQUET (1957) führt den beobachteten Anstieg der Artenzahl am Piz Linard (3.414 m ü. NN) zwischen 1835 und 1947 auf eine Temperaturerhöhung zurück. Auch HOFER (1992), GRABHERR et al. (1994) und BURGA et al. (2004) stellen im Rahmen von Wiederholungserhebungen historischer Gipffloren deutliche Anstiege der Artenzahlen hochalpiner und nivaler Pflanzenbestände fest und nennen als Hauptursache die globale Erwärmung. Der Anstieg der Artenzahlen wird in diesen Untersuchungen durch ein Aufsteigen von Arten der (unteren) alpinen Stufe erklärt. Auch ausgeprägte Stetigkeitszunahmen von Arten in alpinen Ökosystemen sind dokumentiert. So nahmen in der Untersuchung von KLANDERUD & BIRKS (2003) in skandinavischen Gebirgen 73 % aller Arten in ihrer Stetigkeit zu, während nur 20 % der Arten in ihrer Stetigkeit abgenommen haben. Viele alpine Pflanzenarten profitieren also von den für sie günstigeren Umweltbedingungen und weiten ihre Populationen räumlich aus; Veränderungen der Artenzusammensetzung und der Artenzahlen sind die Folge.

Erwärmungsbedingte Änderungen in der Artenzusammensetzung alpiner und nivaler Ökosysteme können nach GRABHERR et al. (1995) durch ein „filling“ und/oder ein „moving“ hervorgerufen werden. Unter filling wird dabei eine Besiedlung der Räume ausgehend von bereits vorhandenen, seltenen Arten verstanden. Moving dagegen meint das Aufsteigen von Arten im Höhengradienten.

Während die oben genannten Untersuchungen an hochalpinen bzw. nivalen Gipfeln als Erklärungsursache für die floristischen Änderungen v. a. den moving-Prozess in den Vordergrund stellen (Einwanderung von Arten der (unteren) alpinen Stufe in die obere alpine bzw. nivale Stufe), werden die im Rahmen dieser Untersuchung aufgezeigten Artenzahlzunahmen überwiegend durch ein filling (entspricht Stetigkeitszunahme von typischen Arten der unteren bzw. mittleren alpinen Stufe innerhalb der unteren bzw. mittleren alpinen Stufe) erklärt. Eine ausgeprägte Zuwanderung von Arten der hochmontanen bzw. subalpinen Stufe konnte in der vorliegenden Untersuchung nicht beobachtet werden. Während sich Pflanzenarten der alpinen Stufe also offenbar erfolgreich in Beständen der nivalen Stufe etablieren, scheint eine Besiedlung alpiner Pflanzenbestände durch Arten der hochmontanen bzw. subalpinen Stufe (zumindest mittelfristig) nicht in dem Ausmaß zu erfolgen. Eine Etablierung vieler dieser Arten ist möglicherweise an das Vorhandensein von Gehölzen (Bäume, Sträucher) und den daraus resultierenden Umweltfaktoren gekoppelt (Schutz-Effekt). Auch GOTTFRIED et al. (1999) betonen, dass das alpin-nivale Ökoton stärker auf eine Temperaturerhöhung reagieren wird als das Ökoton der Waldgrenze. Somit sind es insbesondere Pflanzenarten der alpinen Stufe, die von einer Erwärmung profitieren und ihr Verbreitungsgebiet ausweiten. Diese Hypothese wird sowohl von der vorliegenden Untersuchung als auch den oben genannten Untersuchungen bestätigt.

Die unterschiedliche Gewichtung der beiden Prozesse beruht darüber hinaus auch auf der jeweiligen methodischen Vorgehensweise. Betrachtet man, wie z. B. GRABHERR et al. (1994), einzelne isolierte Gipfel, so führt die Häufigkeitszunahme einer vorhandenen Art nicht zu einer Änderung der Artenzusammensetzung und der Artenzahl, während dies bei Berücksichtigung mehrerer benachbarter Flächen (vgl. vorliegende Untersuchung) sehr wohl der Fall sein kann. Auch die kurze Zeitspanne zwischen den Erstaufnahmen (1988) und den Wiederholungsaufnahmen (2003) sowie die von GRABHERR et al. (1994) kalkulierte geringe durchschnittliche Migrationsrate von ein bis vier Metern pro Jahrzehnt lassen es plausibel erscheinen, dass vertikale Wanderungsprozesse in der vorliegenden Untersuchung keine ausgeprägte Rolle spielen (zum Vergleich: der Vergleichszeitraum betrug bei HOFER (1992) ca. 80 Jahre, bei GRABHERR et al. (1994) zwischen ca. 40 und 90 Jahren und bei KLANDERUD & BIRKS (2003) ca. 70 Jahre).

Sowohl GRABHERR et al. (1994) als auch KLANDERUD & BIRKS (2003) zeigen, dass die Artenzahlzunahme in tieferen Lagen stärker ausgeprägt ist als in höheren Lagen. Dieser Zusammenhang kann in der aktuellen Untersuchung nicht bestätigt werden. Dagegen stimmt die Beobachtung von GOTTFRIED et al. (1994), dass artenreiche Gipfel über weniger Zuwanderer verfügen als artenärmere Gipfelzonen, mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit überein. Als Ursache sehen GOTTFRIED et al. (1994) den noch nicht abgesättigten Artenpool der Bestände. Neben den Ausgangsartenzahlen spielt auch das Störungsregime für das Ausmaß der Veränderungen eine wichtige Rolle. So finden GOTTFRIED et al. (1994) auf festen Fels- und Flankenpartien höhere Artenzahlzuwächse als auf schuttreichen Erosionsstandorten (vgl. auch PAULI et al. 1999). Dieser Befund deckt sich mit dem Ergebnis, dass die floristischen Veränderungen in den Ausbildungen „initialer“ Böden (vergleichsweise offene und somit störungsanfällige Bestände) geringer ausfallen als in den Ausbildungen „reifer“ Böden (geschlossene und damit stabilisierte Bestände). Bestände, deren Artenreichtum stärker durch Störungen als durch Temperaturstress begrenzt wird, können offenbar nicht in dem Ausmaß von einer Temperaturerhöhung profitieren wie vorwiegend nur stressdominierte Bestände.

Während für Schneetälchen und hochalpin-nivale Pflanzenbestände der Alpen Vegetationsveränderungen im Verlauf des letzten Jahrhunderts aufgezeigt worden sind, wurden für typische Klimaxstadien der alpinen Stufe (alpine Rasen und Zwergstrauchgesellschaften) bislang keine floristischen Veränderungen dokumentiert. Die Bestände werden deshalb als relativ stabil gegenüber Umweltveränderungen angesehen (KÖRNER 1999, GRABHERR 2003). Insofern stellt die vorliegende Arbeit offenbar den ersten Nachweis dar, dass auch alpine Rasenbestände während des letzten Jahrhunderts Veränderungen der Artenzusammensetzung erfahren haben.

Stickstoffimmissionen

Auch Stickstoffeinträge können eine mögliche Ursache für Vegetationsveränderungen darstellen. So konnte im Rahmen mehrerer N-Düngeexperimente in alpinen Ökosystemen ein Anstieg der Biomasseproduktion und des Wachstums nachgewiesen werden (z. B. HEGG et al. 1992, KÖRNER et al. 1997, THEODOSE & BOWMAN 1997), wobei insbesondere Gräser auf eine Düngung reagieren. Auch Änderungen der Bestandesstruktur und der Artenzusammensetzung infolge Stickstoffdüngung werden aufgezeigt (HEGG et al. 1992, KÖRNER et al. 1997, THEODOSE & BOWMAN 1997). KÖRNER (1995) geht davon aus, dass v. a. schnell wachsende Arten von Stickstoffeinträgen profitieren, während langsam wachsende Arten zu den „Verlierern“ zählen. Insgesamt sind die Reaktionen alpiner Vegetation auf Stickstoffeinträge vielfältig und teilweise widersprüchlich. Nach KÖRNER (1999) ist die Reaktion arten-, lebensform- und bodenspezifisch.

THEODOSE & BOWMAN (1997) weisen in einer Untersuchung in der alpinen Stufe der Rocky Mountains nach, dass Stickstoffdüngung in nährstoffarmen, trockenen Rasen zu einer Erhöhung der Diversität führt, während nährstoffreiche, feuchtere Rasen in ihrer Diversität abnehmen. Dies unterstützt die Hypothese, dass unter intermediären Nährstoffbedingungen die Diversität höher ist als unter sehr nährstoffarmen bzw. nährstoffreichen Verhältnissen (TILMAN 1984). Auch nach KÖRNER (1995) zeigt v. a. Pioniervegetation auf nährstoffarmen Standorten eine deutliche Reaktion auf Stickstoffgabe, während besser mit Nährstoffen und insbesondere Stickstoff versorgte Klimaxstadien dies nicht tun. So führte beispielsweise auf einem schutt-dominierten Gletschervorfeld die Zugabe von jährlich 100 kg N/m² innerhalb zweier Jahre zur Herausbildung von üppigen, *Poa alpina*-dominierten Rasenflecken (KÖRNER 1999).

Diese Ergebnisse stehen im Kontrast zu den beobachteten Vegetationsveränderungen in der alpinen Rasenstufe der Berchtesgadener Alpen. Dort zeigen insbesondere die besser nährstoffversorgten Ausbildungen „reifer“ Böden einen Anstieg der Artenzahlen und der Evenness (also der Diversität), während die Effekte in den Ausbildungen „initialer“ Böden (schlechtere Stickstoffversorgung; vgl. mittlere N-Zahlen der Ausbildungen) geringer ausgeprägt sind. Widersprüchlich erscheint auch, dass es sich bei den „Gewinnern“ schwerpunktmäßig um niedrigwüchsige Arten handelt und nicht um Arten mit hoher Wuchskraft.

Zieht man ferner in Betracht, dass der Berchtesgadener Raum mit aktuell ca. fünf kg N/ha*a die niedrigsten Stickstoffeinträge in ganz Bayern aufweist (Tendenz seit 1993 sogar leicht fallend; Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (LWF) 2004), so erscheint es unplausibel, dass die Stickstoffeinträge die Hauptursache für die nachgewiesenen Vegetationsveränderungen darstellen.

Änderungen der Landnutzung

Auch Landnutzungsänderungen stellen eine mögliche Ursache für Vegetationsveränderungen alpiner Pflanzenbestände dar (z. B. KÖRNER 1999, TASSER & TAPPEINER 2002). Im Bereich des Nationalparks Berchtesgaden ist dabei insbesondere an die Almwirtschaft, die Jagd und den Tourismus zu denken. Die in der alpinen Stufe befindlichen Almen wurden bereits vor langer Zeit aufgegeben: Die im Untersuchungsgebiet liegende Kahlersberg- bzw. Seeleinalm um 1915, die Reinersbergalm um 1929 (SPRINGER 1997). Nach SPATZ (1980) werden alpine Rasen durch Beweidung insgesamt nur wenig beeinflusst und entwickeln sich nach Aufgabe der Beweidung vergleichsweise rasch in ihren Ursprungszustand zurück. Eine immer noch andauernde Rückentwicklung der Rasen kann daher als Ursache für die floristischen Veränderungen ausgeschlossen werden, zumal nur wenige der Aufnahmeflächen tatsächlich im Bereich ehemaliger Almen liegen.

Seit ungefähr acht Jahren ist die Jagd in der Kernzone des Nationalparks eingestellt. Denkbar wäre, dass seitdem die Wildtierpopulationen (Gams-, und Steinwild) im Untersuchungsgebiet zugenommen haben und die Vegetation verstärkt beeinflussen. Im Rahmen von Tierzählungen konnte bislang allerdings kein eindeutiger Trend in der Populationsentwicklung des Schalenwildes nachgewiesen werden (FRANZ mündl.). Geht man weiter davon aus, dass Beweidung in nährstoffarmen, unproduktiven Ökosystemen eher einen negativen Einfluss auf den Artenreichtum hat (PROULX & MAZUMDER 1998, AUSTRHEIM & ERIKSSON 2001), kann damit der beobachtete Anstieg der Artenzahlen nicht begründet werden.

Eine Beeinflussung der Vegetation durch den Tourismus ist auszuschließen, da alle Aufnahmeflächen abseits der viel begangenen Wege liegen.

Autogene Vegetationsveränderungen

Mittel- bis langfristige Vegetationsveränderungen können nicht nur durch allogene Faktoren ausgelöst werden (siehe oben) sondern auch durch den Pflanzenbestand selber (autogen). Die für Gebirgslandschaften typische progressive Vegetationsentwicklung von Schutthalden zu initialen und schließlich reifen Rasenstadien stellt ein Beispiel für einen überwiegend autogenen Prozess dar (vgl. z. B. THIELE 1978, KUDERNATSCH et al. 2004). Im Zuge mehrerer Untersuchungen wurde gezeigt, dass eine progressive Sukzession einen Anstieg des Artenreichtums bewirkt (BEGON et al. 1991). Der gefundene Artenzahlanstieg könnte also auch aus einer natürlichen Weiterentwicklung der Pflanzenbestände resultieren. Dafür spricht, dass die Mehrheit der Arten mit signifikanter Stetigkeitszunahme typische Arten später Sukzessionsstadien sind (vgl. BECK 2004, KRENZER 2004).

In Abb. 21 und Abb. 22 kann für drei der vier untersuchten Vegetationstypen eine Verkleinerung des Ordinationsraums im Vergleich zu 1988 aufgezeigt werden. Diese Entwicklung ist gekoppelt mit einem Anstieg der Homotonität der Vegetationseinheiten. Bis auf den

Polsterseggenrasen mit *Achillea clavennae* weisen die Aufnahmen eines Vegetationstyps heute also eine größere Ähnlichkeit untereinander auf als 1988. Es scheint, als würden sich die Bestände eines Vegetationstyps in Richtung eines gemeinsamen Endstadiums hin entwickeln. Da sich die einzelnen Untergruppen im Ordinationsdiagramm heute sogar deutlicher voneinander abgrenzen als 1988, gibt es offenbar nicht ein für alle Vegetationstypen gemeinsames Endstadium, sondern verschiedene, standortsabhängige Endstadien. Dass die eben aufgezeigte Entwicklung für den Polsterseggenrasen mit *Achillea clavennae* nicht gilt, kann durch die extremen Umweltbedingungen erklärt werden, unter denen dieser Vegetationstyp anzutreffen ist. Immer wieder auftretende Störungen (z. B. Bodenkriechen, Wasser-, Winderosion, Überrollungen) verhindern oder unterbrechen eine progressive Vegetationsentwicklung auf diesem Standort.

Vergleicht man die Ergebnisse mit den in der Literatur diskutierten Sukzessionstheorien, entspricht der Entwicklungstrend am ehesten der Polyklimax-Theorie. Diese geht davon aus, dass es in einer Landschaft ein standortsbedingtes Nebeneinander mehrerer Schlussgesellschaften gibt (edaphischer Klimax; ODUM 1980). Mehrere Indizien deuten also darauf hin, dass es sich bei den aufgezeigten floristischen Veränderungen um natürlich ablaufende, autogene Sukzessionsprozesse handeln könnte („Reifung“ der Rasen). Dabei gilt es allerdings die Zeitspanne zu berücksichtigen, in welcher solche Veränderungen normalerweise ablaufen.

BRAUN-BLANQUET (1964) untersuchte die Vegetationsentwicklung auf Kalk- und Dolomitschutt am Ofenpass (1.800-2.000 m ü. NN). Für eine Entwicklung von initialen *Dryas octopetala*-Spalieren (entsprechen initialen Rasenstadien) zu reifen Rasengesellschaften mit *Pinus mugo*-Bestockung ermittelte er eine Zeitspanne von durchschnittlich 200 Jahren. KUDERNATSCH (2001) macht Angaben über die Geschwindigkeit der Vegetationsentwicklung im Wimbachtal des Nationalparks Berchtesgaden (ca. 1.000-1.500 m ü. NN). Dort dauert die Sukzession von initialen zu reifen Polsterseggenrasen durchschnittlich 100 Jahre, wobei sich die mittlere Artenzahl um 5 Arten erhöht. Als mögliche Ursache für die vergleichsweise raschere Entwicklung als am Ofenpass vermutet er die aufgrund der tieferen Lage günstigeren klimatischen Verhältnisse. Auch GRABHERR (2003) veranschlagt Zeiträume von über 100 Jahren für die Regeneration einmal gestörter alpiner Rasenbestände.

Demgegenüber erscheint die Zeitspanne von knapp 20 Jahren zu kurz, als dass die aufgezeigten Veränderungen (z. B. Zunahme der Artenzahlen um durchschnittlich 11 Arten) allein durch autogene Prozesse erklärt werden könnten, zumal die Vegetationsentwicklung in Höhenlagen über 2.000 m ü. NN vermutlich noch langsamer abläuft als in den eben genannten Beispielen. Allerdings scheint es wahrscheinlich, dass die normalerweise langsam ablaufenden Sukzessionsprozesse durch die globale Erwärmung und Stickstoffeinträge aus der At-

mosphäre beschleunigt werden (KLANDERUD & BIRKS 2003).

Fazit

Wägt man die eben diskutierten möglichen Ursachen der floristischen Veränderungen gegeneinander ab, ergibt sich folgendes Bild:

Methoden- und bearbeiterbedingte Effekte sind, wie grundsätzlich in langfristigen Umweltbeobachtungen, nicht ganz auszuschließen, stellen aber sicher nicht die Hauptursache für die aufgezeigten Vegetationsveränderungen alpiner Pflanzenbestände dar. Dass von verschiedenen Bearbeitern in verschiedenen Gebirgsregionen vergleichbare Veränderungen aufgezeigt werden können, bestätigt diese Vermutung. Vielmehr scheint es sich (insbesondere bei der Erhöhung der Artenzahl) um einen überregionalen (möglicherweise sogar globalen?) Prozess zu handeln.

Unter allen allogenen bzw. autogenen Ursachen kommt den Landnutzungsänderungen die geringste Bedeutung zu. Die lange zurückliegende Almwirtschaft sowie die erst kürzlich geänderten Jagdpraktiken können die ausgeprägten floristischen Veränderungen der letzten knapp 15 Jahre nicht erklären. Der Tourismus scheidet als Ursache ebenfalls aus, da alle Aufnahmeflächen abseits viel begangener Wege liegen.

Stickstoffeinträge können alpine Pflanzenbestände zwar in mehrfacher Hinsicht verändern, allerdings stehen die in der Literatur aufgezeigten stickstoffbedingten Vegetationsveränderungen z. T. im Gegensatz zu den hier gefundenen Veränderungen. Darüber hinaus lassen es die niedrigen Stickstoffeinträge im Berchtesgadener Raum unwahrscheinlich erscheinen, dass es sich bei den N-Depositionen um die Hauptursache der nachgewiesenen Veränderungen handelt.

Auch autogen ablaufende Sukzessionsprozesse könnten einen Teil der aufgezeigten Veränderungen erklären, allerdings scheint die Zeitspanne zwischen der historischen und der aktuellen Erhebung zu kurz, als dass die Veränderungen auf natürliche Sukzessionsprozesse zurückgeführt werden können. Allerdings ist es nicht unwahrscheinlich, dass natürliche Sukzessionsprozesse v. a. durch die globale Erwärmung, aber auch durch Stickstoffeinträge heutzutage beschleunigt ablaufen.

Unter allen Faktoren kann somit die globale Erwärmung als wesentliche Ursache angesehen werden. Die in der Literatur beschriebenen Auswirkungen einer Temperaturerhöhung auf alpine und nivale Ökosysteme stimmen am besten mit den aufgezeigten floristischen Veränderungen überein. Auch ist die Temperatur der Faktor, der sich in dem Vergleichszeitraum am stärksten verändert hat. Berücksichtigt man darüber hinaus, dass niedrige Temperaturen der hauptsächlich limitierende Faktor alpiner Ökosysteme sind, kann die globale Erwärmung als *der* Hauptfaktor angesehen werden.

Nimmt man die zeitliche Änderung der Diversität als Hilfsmittel, die aufgezeigten Vegetationsveränderungen

zu bewerten, so zeigt sich, dass sowohl im Horst- als auch im Polsterseggenrasen die Diversität (Artenreichtum, Evenness) im Mittel zugenommen hat. Insofern gibt nicht der aufgezeigte floristische Wandel der Bestände an sich Anlass zur Sorge, als vielmehr die Kürze der Zeit, in der die Veränderungen abgelaufen sind. Hält dieser Trend unvermindert an, so ist langfristig durchaus mit negativen Auswirkungen auf einzelne Arten (z. B. Extinktion konkurrenzschwacher Arten durch Änderungen des Konkurrenzgefüges) zu rechnen (z. B. GRABHERR et al. 1994, LESICA & MCCUNE 2004). Mittelfristig ist die Biodiversität alpiner Pflanzenbestände durch die globale Erwärmung allerdings nicht bedroht (GOTTFRIED et al. 1999).

2.6 Zusammenfassung

Alpine Pflanzenbestände sind – wie grundsätzlich alle Vegetationstypen der Erde – zeitlichen Veränderungen unterworfen. Als Ursache der Veränderungen kommen sowohl allogene als auch autogene, d. h. durch den Pflanzenbestand selbst induzierte Prozesse in Frage. Da alpine Pflanzenbestände durch niedrige Temperaturen begrenzt werden, wird in der aktuellen Literatur insbesondere die Erwärmung der Erdatmosphäre während der letzten hundert Jahre als treibende Kraft für bereits beobachtete floristische Veränderungen (Anstieg der Artenzahlen, Zuwanderung von Arten aus tieferen Lagen) angesehen.

Um zu überprüfen, ob sich die Artenzusammensetzung alpiner Kalk-Magerrasen (Horstseggenrasen, Polsterseggenrasen) geändert hat, wurden von HERRMANN et al. zwischen 1984 und 1988 pflanzensoziologisch erhobene Aufnahmeflächen in der alpinen Stufe des Nationalparks Berchtesgaden mittels der Quasi-Dauerflächen-Methodik erneut aufgesucht und die aktuelle Artenzusammensetzung dokumentiert.

Ziel der Arbeit war es, durch einen Vergleich der Aufnahmekollektive, Vegetationsveränderungen während der letzten ca. 15 Jahre aufzuzeigen und diese als allogene oder autogene Prozesse zu interpretieren. Dabei wurde insbesondere der Frage nachgegangen, ob der deutliche Temperaturanstieg innerhalb der letzten zwei Jahrzehnte als Hauptursache für mögliche Veränderungen angesehen werden kann.

Tatsächlich konnten ausgeprägte floristische Veränderungen im Vergleichszeitraum aufgezeigt werden. Die Bestände des Horst- und des Polsterseggenrasens weisen dabei vergleichbare Entwicklungstendenzen auf. Die im Rahmen der Untersuchung gestellten Fragen (vgl. Kap. 2.1) können wie folgt beantwortet werden:

Seit 1988 hat sich die mittlere Artenzahl sowohl im Polsterseggenrasen als auch im Horstseggenrasen um rund elf Arten erhöht. Der Anstieg beruht im Wesentlichen auf einer Stetigkeitszunahme bereits damals vorhandener Arten und nicht auf einer Erweiterung der Gesellschafts-

Artenpools (Hinzukommen neuer Arten). Die Artenzahlzunahme ist auf ehemals artenarmen Flächen stärker ausgeprägt als auf 1988 schon artenreichen Flächen. Eine Abhängigkeit der Artenzahlzunahme von der Höhenlage kann nicht aufgezeigt werden. Die Arten, die in ihrer Stetigkeit deutlich zugenommen haben, zeichnen sich durch eine niedrige Wuchshöhe, vorzugsweise generative Reproduktion und leichte Samen aus („mobile“ Arten). Es sind allesamt typische Arten der alpinen Rasenstufe. Durch eine Stetigkeitszunahme vieler Arten weisen die Aufnahmen der Gesellschaften heute einen höheren floristischen Einheitlichkeitsgrad als damals auf. Der Grad der floristischen Veränderung ist in den Ausbildungen „reifer“ Böden stärker ausgeprägt als in den Ausbildungen „initialer“ Böden.

Es zeigt sich, dass die floristischen Veränderungen am besten durch die globale Erwärmung erklärt werden können. Auch natürlich ablaufende Sukzessionsprozesse könnten die aufgezeigten Änderungen in der Artensammensetzung erklären, allerdings ist die Zeitspanne von ca. 15 Jahren zu kurz, als dass autogene Sukzessionsprozesse als der Hauptfaktor angesehen werden können. Denkbar ist aber, dass natürliche Sukzessionsprozesse durch die globale Erwärmung sowie durch N-Emissionen heutzutage beschleunigt ablaufen. Stickstoffeinträge, geänderte Landnutzungsformen und methodenbedingte Unschärfen spielen als Erklärungsmodelle für die Vegetationsveränderungen eine untergeordnete Rolle.

Insgesamt geben nicht so sehr die floristischen Veränderungen an sich Anlass zur Sorge, als vielmehr die Kürze der Zeit, in der diese abgelaufen sind. Hält dieser Trend unvermindert an, sind langfristig durchaus auch negative Effekte auf einzelne Arten möglich. Eine Extinktion konkurrenzschwacher Arten beispielsweise kann dann nicht mehr ausgeschlossen werden.

3 Kurzfristige Vegetationsveränderungen alpiner Rasen – Erwärmungsexperimente

3.1 Einleitung und Fragestellung

Manipulationsexperimente stellen eine Möglichkeit dar, Auswirkungen veränderter Umweltbedingungen auf Ökosysteme tatsächlich nachzuweisen, weshalb sie gerade im Rahmen der Global Change-Forschung häufig angewendet werden. So wurden im Rahmen zahlreicher Erwärmungsexperimente die Auswirkungen einer Temperaturerhöhung auf den Boden und/oder die Vegetation untersucht. Die Spanne der untersuchten Ökosysteme reicht dabei von wechselgrünen Laubwäldern (z. B. PETERJOHN et al. 1994) bis hin zur arktischen Tundra (z. B. CHAPIN et al. 1995), wobei die meisten Experimente in Ökosystemen kalter Klimate (boreale, arktische und alpine Ökosysteme) durchgeführt wurden (SHAVER et al. 2000); sie gelten in Hinblick auf die glo-

bale Erwärmung als besonders „verwundbar“. Die Methodik der Erwärmung ist dabei so vielseitig wie die Experimente selbst. Generell wird unterschieden zwischen aktiven und passiven bzw. offenen und geschlossenen Systemen (für einen Überblick vgl. SHAVER et al. 2000).

Auch im Bereich alpiner Ökosysteme wurden Erwärmungsexperimente durchgeführt, so unter anderem in Finse/Norwegen (TOTLAND 1997), Niwot Ridge/USA (ISARD 1987) oder im Tateyama- bzw. Taisetsu-Gebirge/Japan (WADA et al. 2002, KUDO & SUZUKI 2003). Im Bereich der Alpen sind bis zum heutigen Zeitpunkt zwei Temperatur-Manipulationsexperimente in den silikatischen Zentralalpen durchgeführt worden (Österreich bzw. Schweiz; vgl. ERSCHBAMER 1997 bzw. STENSTRÖM et al. 1997), während vergleichbare Untersuchungen in den Kalkalpen mit ihrer stark unterschiedlichen, artenreicheren Flora fehlen.

Die bisher durchgeführten Erwärmungsexperimente zeigen, dass die Reaktionen der Pflanzen auf eine Temperaturerhöhung (Änderungen im Bereich der Phänologie, des Wachstums und der Reproduktion) art- bzw. lebensformenspezifisch sind sowie in Raum und Zeit variieren (ARFT et al. 1999). Die in anderen Ökosystemen, in anderen Regionen der Erde bzw. an anderen Pflanzenarten gewonnenen Ergebnisse können daher nicht einfach verallgemeinert und übertragen werden. Vielmehr sind weitere Untersuchungen, speziell in bisher unterrepräsentierten Biomen, nötig, um differenziertere Aussagen treffen zu können (RUSTAD et al. 2001).

Um die Auswirkungen der globalen Erwärmung auf die Vegetation alpiner Polsterseggenrasen- bzw. Horstseggenrasen (flächenhaft bedeutsamste Vegetationseinheiten der alpinen Kalk-Magerrasen) zu untersuchen, wird seit dem Jahr 2002 ein Erwärmungsexperiment in der alpinen Stufe des Nationalparks Berchtesgaden durchgeführt. Die Erwärmung wird dabei mittels sog. Open Top Chambers (OTCs) passiv induziert. Durch einen Vergleich von erwärmten Flächen mit nicht erwärmten Kontrollflächen werden folgende Fragen untersucht:

- Werden die Streuzersetzung und damit verbunden die Stickstoff-Mineralisation durch die Erwärmung erhöht?
- Führt eine Temperaturerhöhung zu einer Änderung der Häufigkeit der Arten und zu einem Anstieg der Artenzahl?
- Kann eine Erhöhung des Wachstums bzw. der Reproduktion der Arten nachgewiesen werden?
- Können Unterschiede in der Reaktion zwischen den Arten bzw. zwischen verschiedenen Wuchsformen festgestellt werden?
- Können im Horstseggenrasen und im Polsterseggenrasen vergleichbare Prozesse induziert werden?
- Kann eine Beschleunigung der phänologischen Entwicklung beobachtet werden?
- Wird der Etablierungserfolg von Arten tieferer Lagen durch die experimentell induzierte Erwärmung erhöht?

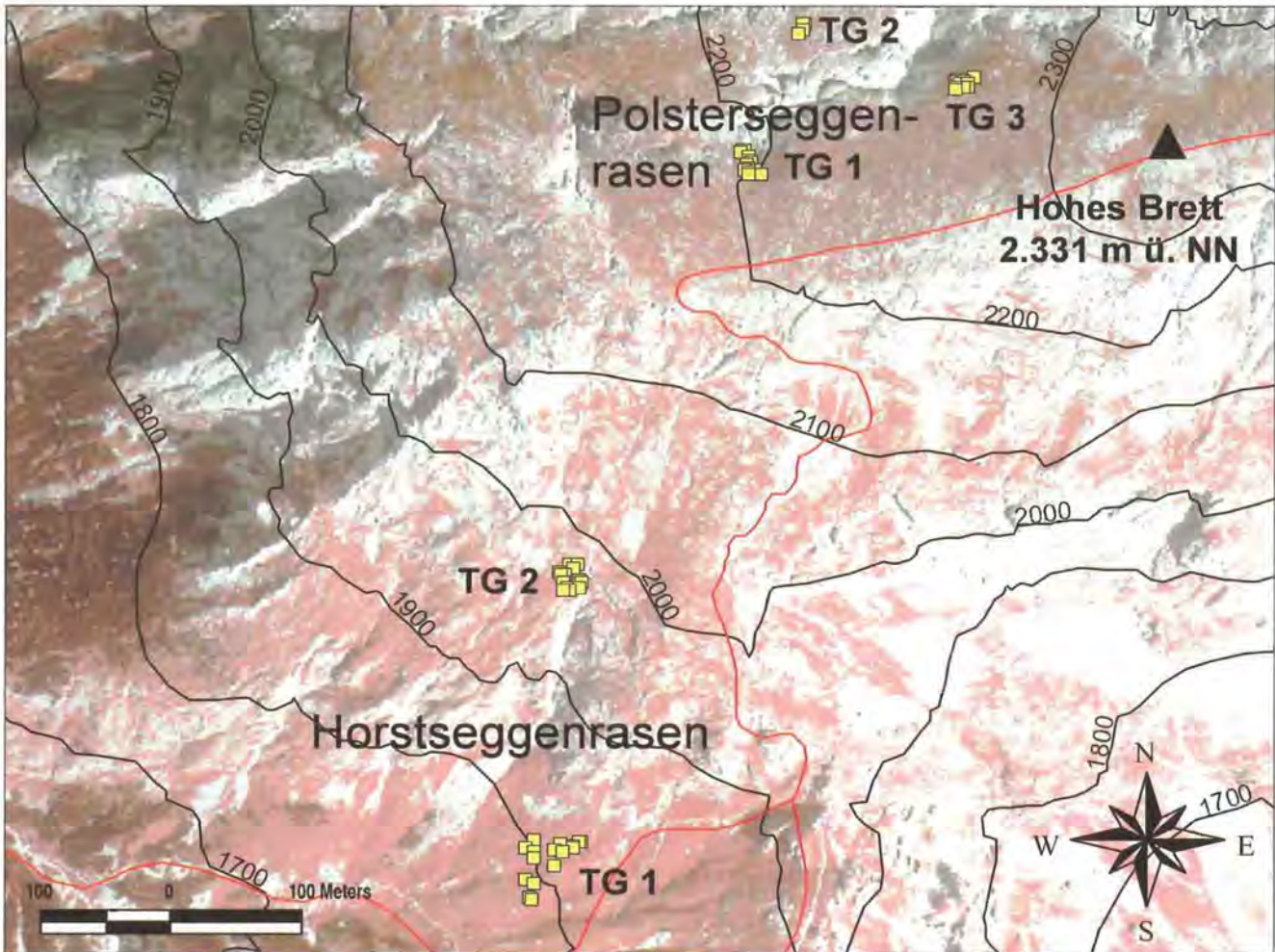


Abb. 23: Lage der Experimentierflächen des Horstseggenrasens und des Polsterseggenrasens im Bereich des Hohen Bretts (2.331 m ü. NN) im NO des Nationalparks Berchtesgaden (TG = Teilgebiet).

3.2 Untersuchungsgebiet

3.2.1 Lage

Das Experiment wurde im Bereich des Hohen Bretts (2.331 m ü. NN) im NO des Nationalparks Berchtesgaden eingerichtet. Die 32 Aufnahmeflächen des Horstseggenrasens befinden sich auf den steileren (Neigung: 20 bis 40°), SSW- bis W-exponierten Hängen zwischen 1.800 und 2.000 m ü. NN, während die 32 Experimentierflächen des Polsterseggenrasens auf dem eher flachen (Neigung: 14 bis 32°), WSW- bis NNW-exponiertem Gipfelplateau des Hohen Bretts zwischen 2.200 und 2.300 m ü. NN liegen (vgl. Abb. 23 bzw. Tab. 18 und Tab. 19). Eine gewisse räumliche und somit auch standörtliche Streuung der Experimentierflächen (Horstseggenrasen: zwei Teilgebiete; Polsterseggenrasen: drei Teilgebiete) wurde bewusst in Kauf genommen, um eine bessere Übertragbarkeit der Ergebnisse auf andere Bestände des Horst- bzw. Polsterseggenrasens zu gewährleisten.

3.2.2 Klima

Im Untersuchungsgebiet des Horstseggenrasens schwankt die Jahresmitteltemperatur zwischen 2 und

3°C. Die mittlere Januar-temperatur (kältester Monat) beträgt je nach Lage zwischen -2 und 0°C, die mittlere Juli-temperatur (wärmster Monat) beträgt 11°C. Die potenzielle Strahlung in der Vegetationsperiode variiert zwischen 30.000 und 40.000 Watt pro m². Der mittlere Jahresniederschlag liegt zwischen 1.925 und 1.950 mm, wobei über die Hälfte der Niederschläge (1.050 mm) im Sommerhalbjahr fällt (KONNERT 2004).

Im Untersuchungsgebiet des Polsterseggenrasens liegt die Jahresmitteltemperatur zwischen -1 und 0°C. Die mittlere Januar-temperatur (kältester Monat) beträgt zwischen -4 und -3°C, die mittlere Julitemperatur (wärmster Monat) beträgt 8 bis 9°C. Die potenzielle Strahlung in der Vegetationsperiode schwankt zwischen 23.000 und 33.000 Watt pro m². Der mittlere Jahresniederschlag liegt bei 2.025 mm. Über die Hälfte der Niederschläge (1.100 mm) fällt ebenfalls im Sommerhalbjahr.

Die untersuchten Bestände des Horstseggenrasens sind – im Vergleich zu den Beständen des Polsterseggenrasens – durch eine höhere Einstrahlung, höhere Temperaturen (und somit auch eine längere Vegetationsperiode) sowie durch geringere Niederschläge charakterisiert. Trockenphasen während des Sommers sind daher in den Beständen des Horstseggenrasens eher möglich.

Tab. 18: Charakterisierung der experimentellen Einheiten des Horstseggenrasens anhand ausgewählter Parameter.

Fläche	Erwärmung (0: nein; 1: ja)	Einsaat (0: nein; 1: ja)	Teilgebiet	Höhe (m. ü. NN)	Exposition (°)	Neigung (°)	Deckung gesamt (%)	Deckung Kryptog. (%)	Hochwert	Rechtswert
11	0	1	1	1828	226	28	95	0	5271749	4578511
12	0	0	1	1829	242	30	98	0	5271755	4578510
13	1	0	1	1826	244	25	95	2	5271750	4578506
14	1	1	1	1822	252	35	100	0	5271737	4578506
21	1	0	1	1811	258	26	98	5	5271726	4578484
22	1	1	1	1809	210	25	95	2	5271712	4578487
23	0	1	1	1809	230	23	95	3	5271711	4578488
24	0	0	1	1815	256	30	98	5	5271724	4578490
41	1	1	1	1815	260	22	95	5	5271752	4578484
42	1	0	1	1818	242	25	100	0	5271748	4578490
43	0	0	1	1815	240	25	98	10	5271744	4578490
44	0	1	1	1820	240	20	98	2	5271758	4578490
51	0	0	1	1832	222	37	95	2	5271751	4578519
52	0	1	1	1835	230	30	98	0	5271753	4578520
53	1	0	1	1837	225	25	95	4	5271757	4578525
54	1	1	1	1840	235	23	97	2	5271757	4578526
31	1	1	2	1994	220	35	92	3	5271957	4578524
32	0	1	2	1998	220	33	80	0	5271961	4578526
33	1	0	2	1999	210	27	90	0	5271963	4578525
34	1	0	2	1998	234	25	98	0	5271964	4578523
61	1	0	2	1986	236	30	95	3	5271955	4578512
62	1	1	2	1988	234	32	93	3	5271956	4578512
63	0	1	2	1986	240	30	95	0	5271956	4578517
64	0	0	2	1988	228	34	90	1	5271957	4578515
71	0	0	2	1990	220	36	98	0	5271961	4578511
73	0	0	2	1993	230	30	98	0	5271970	4578508
74	0	1	2	1993	236	28	93	4	5271968	4578510
75	1	1	2	1994	230	25	100	0	5271968	4578513
81	0	1	2	1997	238	34	95	2	5271975	4578517
82	0	0	2	1999	222	37	95	0	5271976	4578517
83	1	1	2	2001	226	32	98	1	5271973	4578520
84	1	0	2	2002	238	38	90	0	5271975	4578522

3.2.3 Geologie und Boden

Der Gebirgsstock des Hohen Bretts besteht im unteren Teil aus karnisch-norischem Dolomit (aufgeschlossen im unteren Bereich der Südflanke), im oberen, flächenmäßig wesentlich größeren Teil aus Dachsteinkalk, ausgebildet als Rifffazies. Während das untere Teilgebiet des Horstseggenrasens im Bereich des karnisch-norischen Dolomits liegt, befinden sich alle restlichen Experimentierflächen über Dachsteinkalk (KONNERT 2004). Als Bodentypen finden sich im Bereich des Hohen Bretts im Wesentlichen Karbonat-Rohböden sowie verschiedene Typen von Rendzinen. Die untersuchten Bestände des Horstseggenrasens stocken auf Mull-Rendzinen, die Bestände des Polsterseggenrasens auf Moder-Rendzinen. Entsprechend sind auf den Flächen des Polsterseggenrasens Säure anzeigende Arten (z. B. *Primula minima*) mit hoher Stetigkeit vorhanden, während diese in den Beständen des Horstseggenrasens fehlen.

3.2.4 Vegetation

Auf eine nähere floristische sowie standörtliche Charakterisierung des Horstseggenrasens bzw. des Polster-

seggenrasens wird an dieser Stelle verzichtet (vgl. hierzu Kap. 2.2.4). Die Auswahl der Experimentierflächen im Gelände richtete sich nach dem Vorkommen vorab ausgewählter Schlüssel-Arten der Gesellschaften (vgl. Kap. 3.3.2). Durch das Vorhandensein gesellschaftstypischer Arten auf den Flächen konnte gewährleistet werden, dass es sich aus pflanzensoziologischer Sicht um „charakteristische“ Bestände der Gesellschaften handelt. Die Deckung der Vegetation auf den Experimentierflächen schwankt in beiden Gesellschaften zwischen 80 und 100 %. Die Deckung der Kryptogamen beträgt im Horstseggenrasen 0 bis 10 %, im Polsterseggenrasen 0 bis 15 % (Tab. 18 und Tab. 19). Die Bestände des Horstseggenrasens zeichnen sich durch einen größeren Artenreichtum aus: Die mittlere Artenzahl pro Aufnahme-fläche liegt im Horstseggenrasen bei 33, im Polsterseggenrasen bei nur 22 Arten.

3.3 Methodik

3.3.1 Methodik der Erwärmung

Die Umgebungstemperatur der Pflanzen und die Oberbodentemperatur wurden mittels sog. Open Top Cham-

bers (OTCs) passiv erhöht. Bei den OTCs handelt es sich um oben offene Kunststoffkammern, die aufgrund einer erhöhten Absorption von Wärmestrahlung durch die Seitenwände sowie durch eine gewisse Windberuhigung eine Erwärmung induzieren. Die im Verlauf des International Tundra Experiment (ITEX; vgl. HENRY & MO-LAU 1997) bereits umfangreich getesteten OTCs erweisen sich als günstig, da sie (i) einfach zu konstruieren, kostengünstig und widerstandsfähig sind, (ii) die Temperatur deutlich erhöhen und (iii) ungewollte ökologische Effekte (verglichen mit geschlossenen Systemen) auf ein Minimum beschränken (MARION et al. 1997). Die verwendeten OTCs (vgl. Abb. 24) bestehen aus UV-durchlässigem, 3 mm dicken Acrylglas (BARLO XT UVT; BARLO plastics) und besitzen eine quadratische Grundfläche von 1 m² sowie eine Höhe von 40 cm. Die Seitenwände weisen einen Neigungswinkel von 70° auf. Um „Kammer“-Effekte möglichst zu vermeiden, wurden die OTCs in ca. 2 cm Abstand von der Bodenoberfläche installiert (verbesserte Be-/Entlüftung, geringere Isolationswirkung für die Zoonose). Die OTCs wurden jedes Jahr kurz nach der Schneeschmelze (ca. Mitte Mai) aufgestellt und vor Einbruch des Winters (ca. Anfang bis Mitte Oktober) wieder abgebaut.

3.3.2 Experimentelles Design

Das Experiment basiert auf einem Vergleich von erwärmten OTC-Flächen mit benachbarten, nicht erwärmten Kontrollflächen (einfaktorielles Experiment mit zwei Behandlungen: Erwärmung 0: nein bzw. 1: ja; Abb. 25). Sowohl im Horstseggenrasen als auch im Polsterseggenrasen wurde jede Behandlung 16-mal realisiert. Über beide untersuchte Ökosysteme hinweg wurden also insgesamt 64 experimentelle Einheiten (Versuchsflächen) am Hohen Brett eingerichtet und dauerhaft markiert (vgl. Tab. 18 und Tab. 19).

Die Auswahl der experimentellen Einheiten (Quadrate mit 80 cm Seitenlänge) im Gelände erfolgte nach dem Vorkommen vorab ausgewählter Schlüssel-Arten der Gesellschaften. Tab. 20 gibt einen Überblick über die zur Flächensuche herangezogenen, für die jeweiligen Gesellschaften typischen Arten. Eine Fläche wurde dann als vorläufige Experimentierfläche bestimmt, wenn möglichst alle geforderten Arten mit ausreichender Individuenzahl (mindestens vier) vertreten waren. Insgesamt wurden mehr Flächen ausgewählt, als letztlich gebraucht worden sind. Vor Beginn der eigentlichen Manipulation wurde die Artenzusammensetzung jeder aus-

Tab. 19: Charakterisierung der experimentellen Einheiten des Polsterseggenrasens anhand ausgewählter Parameter.

Fläche	Erwärmung (0: nein; 1: ja)	Einsaat (0: nein; 1: ja)	Teilgebiet	Höhe (m. ü. NN)	Exposition (°)	Neigung (°)	Deckung gesamt (%)	Deckung Kryptog. (%)	Hochwert	Rechtswert
21	0	0	1	2209	325	18	98	3	5272296	4578652
22	0	1	1	2209	326	22	94	2	5272295	4578653
23	1	1	1	2211	340	27	95	1	5272294	4578654
24	1	0	1	2207	334	26	85	3	5272298	4578652
31	0	1	1	2212	316	26	98	0	5272292	4578651
32	0	0	1	2212	320	25	85	3	5272287	4578649
33	0	0	1	2213	330	22	80	4	5272289	4578652
34	1	1	1	2212	330	30	94	5	5272287	4578652
35	1	0	1	2213	331	26	93	1	5272285	4578652
41	1	1	1	2206	330	22	98	0	5272303	4578650
42	0	1	1	2205	330	18	95	3	5272303	4578648
45	1	0	1	2204	318	18	100	1	5272302	4578647
51	1	1	1	2213	330	28	98	0	5272286	4578653
52	1	0	1	2214	322	20	80	5	5272288	4578657
53	0	0	1	2211	330	25	90	2	5272293	4578655
54	0	1	1	2216	330	30	85	15	5272285	4578662
11	0	0	2	2247	268	16	95	2	5272404	4578695
12	0	1	2	2245	250	14	90	5	5272403	4578693
13	1	1	2	2246	250	14	95	2	5272399	4578693
14	1	0	2	2245	260	32	94	4	5272396	4578691
62	1	1	3	2278	296	30	98	1	5272358	4578809
63	1	0	3	2280	282	21	93	0	5272353	4578810
64	0	0	3	2281	280	32	92	1	5272352	4578809
71	0	0	3	2282	280	30	90	0	5272358	4578811
72	1	0	3	2282	302	24	94	2	5272360	4578811
73	0	1	3	2282	282	28	94	1	5272359	4578813
74	1	1	3	2283	292	21	100	1	5272357	4578812
81	1	0	3	2283	280	24	98	0	5272358	4578816
82	1	1	3	2285	250	26	96	0	5272356	4578818
83	0	0	3	2285	272	14	100	0	5272354	4578819
84	0	1	3	2284	276	28	98	0	5272353	4578816
85	0	1	3	2287	288	32	97	0	5272361	4578824



Abb. 24: Open Top Chamber (OTC) zur Erhöhung der Umgebungstemperatur der Pflanzen sowie der Oberbodentemperatur im Bereich des Horstseggenrasens.



Abb. 25: Erwärmte OTC-Fläche und benachbarte, nicht erwärmte Kontrollfläche im Polsterseggenrasen. Durch den Vergleich von erwärmten mit nicht erwärmten Flächen können die Auswirkungen einer Temperaturerhöhung auf die Vegetation untersucht werden.

	Horstseggenrasen	Polsterseggenrasen
Graminoide	<i>Carex sempervirens</i>	<i>Carex firma</i>
	<i>Sesleria albicans</i>	<i>Festuca quadriflora</i>
	<i>Agrostis alpina</i>	
Zwergsträucher	<i>Helianthemum nummularium</i>	<i>Dryas octopetala</i>
	ssp. <i>grandiflorum</i>	<i>Helianthemum alpestre</i>
Krautige	<i>Aster bellidiastrum</i>	<i>Androsace chamaejasme</i>
	<i>Androsace chamaejasme</i>	<i>Primula minima</i>
	<i>Primula auricula</i>	<i>Ranunculus alpestris</i>
	<i>Ranunculus montanus</i>	

Tab. 20: Zur Flächenwahl im Gelände herangezogene Schlüssel-Arten.

gewählten Fläche dokumentiert (vgl. Kap. 3.3.4.1). Dadurch war es möglich, im Rahmen einer Cluster-Analyse jeweils 32 Flächen auszuwählen, die untereinander eine hohe floristische Ähnlichkeit aufweisen (homogene Ausgangsbedingungen). Diese wurden dann als die eigentlichen experimentellen Einheiten bestimmt; die restlichen Flächen wurden verworfen. Die Zuordnung der Behandlung auf jede experimentelle Einheit erfolgte innerhalb der Teilgebiete nach dem Zufallsprinzip (vgl. Tab. 18 und Tab. 19).

Das Experiment erstreckte sich über drei Jahre (2002 bis 2004). Die Manipulation während der drei Vegetationsperioden dauerte vom 08.08. bis zum 10.10.2002, vom 19.05. bis zum 01.10.2003 bzw. vom 09.06. bis zum 03.10.2004.

3.3.3 Standortdokumentation

3.3.3.1 Messung der Temperatur

Zur Messung der Temperatur wurde jede zweite experimentelle Einheit während der Geländesaison 2003 bzw. 2004 mit einem 2-Kanal-Temperaturlogger (Tinytag Plus H/H Ext) versehen (Genauigkeit: 0,5°C, Auflösung: 0,1°C). Ein Messfühler diente der Messung der Temperatur im Pflanzenbestand, ein Messfühler der Messung im Boden bzw. an der Bodenoberfläche. Die Messungen erfolgten fortlaufend zwischen dem 29.05. und 01.10.2003 bzw. zwischen dem 13.06. und 03.10.2004. Das Messintervall betrug 15 Minuten.

3.3.3.2 Messung des Bodenwassergehalts

Während der Vegetationsperiode 2004 wurden sowohl im Horst- als auch im Polsterseggenrasen Wassergehaltsmessungen mittels FD-Sonden (ECHO probe, Dielectric Aquameter) durchgeführt. Die Messungen erfolgten in den obersten 10 cm des Bodens (senkrecht Einstecken der Sonden). Innerhalb jedes Vegetationstyps wurde gleichzeitig in jeweils acht erwärmten und acht Kontrollflächen gemessen. Die Messungen erfolgten fortlaufend vom 10.07. bis zum 27.07.2004 (Horstseggenrasen) bzw. vom 06.08. bis zum 24.08.2004 (Polsterseggenrasen). Das Messintervall betrug 10 Minuten.

3.3.3.3 Messung der Luftfeuchte

Am 24.08.2004 wurden bei bewölktem, windigem Wetter in beiden untersuchten Vegetationstypen auf jeweils acht OTC- und acht Kontrollflächen Messungen der rel. Luftfeuchtigkeit durchgeführt (Punktmessungen). Die Messungen erfolgten mittels eines kombinierten Temperatur/Luftfeuchte-Handmessgeräts in 10 cm über der Bodenoberfläche.

3.3.3.4 Entnahme der Bodenlösung

Zur Bestimmung der Ammonium- und Nitrat-Konzentration im Bodenwasser wurden periodisch Entnahmen der Bodenlösung durchgeführt. Die Gewinnung der Bodenlösung erfolgte mittels Mikro-Saugwurzeln (SMS1-100; Vorteil: minimale Bodenstörung). Auf jeder zweiten experimentellen Einheit wurden jeweils zwei bis drei Saugkerzen dauerhaft installiert (Einsteckwinkel bezogen auf die Bodenoberfläche: 45°). Die pro Fläche periodisch entnommenen zwei bis drei Bodenwasserproben wurden für die Analyse zu jeweils einer Mischprobe vereinigt. Die Probenahmen erfolgten am 29.07.2003, 18.06.2004 und 09.08.2004 jeweils nach Niederschlagsereignissen.

Die Bestimmung der Ammonium-Konzentration erfolgte mit einem SKALAR Autoanalyser, die Bestimmung der Nitrat-Konzentration mit dem Messgerät ICP DIONEX DX-120.

3.3.3.5 Untersuchung der Streuzersetzung

Im Polsterseggenrasen wurden der Umfang und die Geschwindigkeit der Streuzersetzung mittels des Litterbag-Verfahrens untersucht. Dazu wurde im Frühsommer 2004 autochthone Streu geerntet und anschließend gemahlen, getrocknet und homogenisiert. Insgesamt wurden zehn 1,1 g schwere Gaze-Säckchen mit jeweils 2,0 g getrockneter Streu befüllt und am 16.07.04 auf fünf OTC- bzw. fünf Kontrollflächen im Bereich des Oberbodens ausgebracht. Am 03.10.04 wurden die Litterbags wieder ausgegraben und anschließend der Massenverlust bestimmt.



Abb. 26: Als ein Vertreter der mehrjährigen krautigen Arten wurde die Alpen-Aurikel (*Primula auricula*) untersucht. Um Wachstum und Reproduktion der Art zu charakterisieren, wurden jedes Jahr folgende Parameter auf OTC- und Kontrollflächen erfasst: Blattlänge, Blattzahl, Sprosslänge, Anzahl der Blüten (vgl. Tab. 21).

3.3.4 Vegetationsdokumentation

3.3.4.1 Frequenzanalyse

Vor Beginn (2002) als auch gegen Ende des Experiments (2004) wurde die Artenzusammensetzung jeder Experimentierfläche mittels einer Frequenzanalyse erfasst (Anhang 3 bis 6). Jede experimentelle Einheit wurde dafür in vier Kleinflächen unterteilt, für welche das Arteninventar getrennt erhoben wurde. Auf jeder Kleinfläche wurde ferner die Deckung jeder Art mittels einer dreiteiligen Skala angeschätzt (1: < 5 %; 2: 5-50 %; 3: 50-100 %). Für jede Art kann somit die Frequenz (4-stufig) als auch die mittlere Deckung (arithmetisches Mittel der Deckungen auf den Teilflächen) pro Aufnahmefläche angegeben werden. Die Gesamtdeckung aller Arten pro Fläche kann ebenfalls errechnet werden. Eine Unterteilung der Aufnahmeflächen in mehrere Kleinflächen wäre zwar wünschenswert gewesen, war aufgrund des hohen Zeitaufwands aber nicht durchführbar.

3.3.4.2 Messung von Wachstum und Reproduktion

Im Rahmen des Experiments wurden gezielt Schlüssel-Arten des Horst- und des Polsterseggenrasens ausgewählt und populationsökologisch näher untersucht. Da sich die alpine Vegetation im Wesentlichen aus Grami-

noiden (Süßgräser, Seggen), Zwergsträuchern, Polsterpflanzen und mehrjährigen krautigen Arten zusammensetzt (KÖRNER 1999), wurden (soweit möglich) innerhalb der Gesellschaften mindestens zwei Vertreter jeder Wuchsform populationsbiologisch näher untersucht (vgl. Abb. 26). Polsterpflanzen wurden aufgrund ihres spärlichen Vorkommens in den Beständen nicht berücksichtigt.

Für jede der Arten wurden aussagekräftige Wachstums- und Reproduktionsparametern ausgewählt und auf den experimentellen Einheiten erfasst (für einen Überblick über die untersuchten Arten und die gemessenen Parameter vgl. Tab. 21 und Tab. 22). Auf jeder Fläche wurden die jeweils vier bis fünf größten blühenden bzw. nicht blühenden Individuen einer Art vermessen. Im Rahmen der Auswertung ging für jeden Parameter das flächenbezogene arithmetische Mittel in die jeweilige statistische Analyse ein. Die Vegetationsdokumentation erfolgte vor Beginn der Manipulation (Juli 2002) sowie nach einem Jahr (Anfang bis Mitte August 2003) bzw. nach zwei Jahren (Anfang bis Mitte August 2004) experimenteller Behandlung. Wachstum und Reproduktion frühblühender Arten (z. B. *Primula minima*, *Ranunculus montanus*) wurden, wenn erforderlich, zeitiger im Jahr erfasst. Um einen besseren Abgleich zwischen den Ergebnissen der Wiederholungserhebungen und der Ex-

Tab. 21: Erfasste Wachstums- (W) und Reproduktionsparameter (R) an nicht blühenden (n. bl.) bzw. blühenden (bl.) Individuen der ausgewählten Schlüsselarten des Horstseggenrasens.

Wuchsform	Art	Entwicklungsphase	Parameter	Beschreibung der Parameter
Graminoide	<i>Agrostis alpina</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts (Horst) von Bodenoberfläche zur Blattspitze
		bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts (Horst) von Bodenoberfläche zur Blattspitze
			Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von Bodenoberfläche bis zur äußersten Spitze
			Rispenlänge (R)	Länge vom Ansatzpunkt des untersten Rispenastes zur äußersten Spitze
	<i>Carex sempervirens</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts von Bodenoberfläche zur Blattspitze
		bl.	Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von Bodenoberfläche bis zur äußersten Spitze
			Ährenlänge männl. (R)	Länge der endständigen, männlichen Ähre (ohne Stiel)
			Ährenlänge weibl. (R)	Länge der untersten weiblichen Ähre (ohne Stiel)
			Anzahl weibl. Ähren (R)	Anzahl der weiblichen Ähren
	<i>Festuca quadriflora</i>	n. bl.	Anzahl Samen (R)	Anzahl der Früchte (Utriculus) der untersten weiblichen Ähre
Blattlänge (W)			Länge des längsten Blatts (Horst) von Bodenoberfläche zur Blattspitze	
<i>Sesleria albicans</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts von Bodenoberfläche zur Blattspitze	
	bl.	Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von Bodenoberfläche bis zur äußersten Spitze	
		Ährenlänge (R)	Länge der endständigen Ähre	
Zwergsträucher	<i>Helianthemum alpestre</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Einzelblatts vom Blattgrund zur Blattspitze
		bl.	Anzahl Blattpaare (W)	Anzahl der entfaltenen Blattpaare des Triebes
			Anzahl Blattpaare (W)	Anzahl der Blattpaare des Triebes
			Internodienlänge (W)	Sprosslänge/(Anzahl Blattpaare+1)
			Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von letzter Verzweigung bis zur äußersten Spitze
		Anzahl Blüten (R)	Anzahl der Blüten pro Trieb	
	<i>Helianthemum nummularium</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Einzelblatts vom Blattgrund zur Blattspitze
			Sprosslänge (W)	Länge des Triebes vom Ansatz des untersten grünen Blattpaars zum Ansatz des obersten entfaltenen Blattpaars
			Anzahl Blattpaare (W)	Anzahl der entfaltenen Blattpaare des Triebes
		bl.	Internodienlänge (W)	Sprosslänge/(Anzahl Blattpaare-1)
			Blattlänge (W)	Länge des längsten Einzelblatts vom Blattgrund zur Blattspitze
			Anzahl Blattpaare (W)	Anzahl der Blattpaare des Triebes
			Internodienlänge (W)	Sprosslänge/(Anzahl Blattpaare)
		Sprosslänge (R)	Länge des Triebes vom Ansatz des untersten grünen Blattpaars zur äußersten Spitze	
		Anzahl Blüten (R)	Anzahl der Blüten pro Trieb	
	<i>Thymus polytrichus</i>	bl.	Anzahl Blattpaare (W)	Anzahl der Blattpaare bis zum Ansatz des ±gedrängten Blütenköpfcens
			Internodienlänge (W)	Sprosslänge/(Anzahl Blattpaare+1)
			Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von letzter Verzweigung bis zur äußersten Spitze
Anzahl Blüten (R)			Anzahl der Blüten pro Trieb	
Mehrjährige Krautige	<i>Androsace chamaejasme</i>	n. bl.	Rosettendurchmesser (W)	Maximaler Durchmesser der Blattrosette
		bl.	Rosettendurchmesser (W)	Maximaler Durchmesser der Blattrosette
			Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von Bodenoberfläche bis zur äußersten Spitze
		Anzahl Blüten (R)	Anzahl der Blüten pro Blüten spross	
	<i>Aster bellidiastrum</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts vom Blattgrund zur Blattspitze
			Blattbreite (W)	Maximale Breite der Blattspreite
			Blattzahl (W)	Anzahl der grundständigen Blätter
		bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts vom Blattgrund zur Blattspitze
			Blattbreite (W)	Maximale Breite der Blattspreite
		Blattzahl (W)	Anzahl der grundständigen Blätter	
		Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von Bodenoberfläche bis zur äußersten Spitze	
	<i>Campanula scheuchzeri</i>	bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten stängelständigen Blatts
			Blattzahl (W)	Anzahl der stängelständigen Blätter
			Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von Bodenoberfläche bis zur äußersten Spitze
			Anzahl Blüten (R)	Anzahl der Blüten pro Blüten spross
	<i>Galium anisophyllum</i>	bl.	Anzahl Blattquirle (W)	Anzahl der Blattquirle der durchgehend längsten Verzweigung
			Internodienlänge (W)	Sprosslänge/(Anzahl Blattquirle+1)
			Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von Bodenoberfläche bis zur äußersten Spitze
Anzahl Blüten (R)			Anzahl der Blüten pro Trieb	
<i>Phyteuma orbiculare</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts vom Blattgrund zur Blattspitze	
		Blattbreite (W)	Maximale Breite der Blattspreite	
		Blattzahl (W)	Anzahl der grundständigen Blätter	
	bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten grundständigen Blatts	
		Anzahl Grundblätter (W)	Anzahl der grundständigen Blätter	
		Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von Bodenoberfläche bis zur äußersten Spitze	
<i>Primula auricula</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts vom Blattgrund zur Blattspitze	
		Blattzahl (W)	Anzahl der grundständigen Blätter	
	bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts vom Blattgrund zur Blattspitze	
		Blattzahl (W)	Anzahl der grundständigen Blätter	
		Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses vom Ansatz der Grundblätter bis zur äußersten Spitze	
	Anzahl Blüten (R)	Anzahl der Blüten pro Blüten spross		
<i>Ranunculus montanus</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts vom Blattgrund zur Blattspitze	
		Blattbreite (W)	Maximale Breite der Blattspreite	
		Blattzahl (W)	Anzahl der grundständigen Blätter	
	bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts vom Blattgrund zur Blattspitze	
		Blattbreite (W)	Maximale Breite der Blattspreite	
		Blattzahl (W)	Anzahl der grundständigen Blätter	
		Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von Bodenoberfläche bis zur äußersten Spitze	

Tab. 22: Erfasste Wachstums- (W) und Reproduktionsparameter (R) an nicht blühenden (n. bl.) bzw. blühenden (bl.) Individuen der ausgewählten Schlüsselarten des Polsterseggenrasens.

Wuchsform	Art	Entwicklungsphase	Parameter	Beschreibung der Parameter
Graminoide	<i>Agrostis alpina</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts (Horst) von Bodenoberfläche zur Blattspitze
		bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts (Horst) von Bodenoberfläche zur Blattspitze
			Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von Bodenoberfläche bis zur äußersten Spitze
			Rispenlänge (R)	Länge vom Ansatzpunkt des untersten Rispenastes zur äußersten Spitze
	<i>Carex firma</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts vom Blattgrund zur Blattspitze
			Zahl der Ausläufer (W)	Anzahl der dem Haupttrieb entspringenden Nebentriebe
		bl.	Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses vom Ansatz der Grundblätter bis zur äußersten Spitze
			Ährenlänge männl. (R)	Länge der endständigen, männlichen Ähre (ohne Stiel)
			Ährenlänge weibl. (R)	Länge der untersten weiblichen Ähre (ohne Stiel)
			Anzahl weibl. Ähren (R)	Anzahl der weiblichen Ähren
	<i>Festuca quadriflora</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts (Horst) von Bodenoberfläche zur Blattspitze
		bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts von Bodenoberfläche zur Blattspitze
		Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von Bodenoberfläche bis zur äußersten Spitze	
		Rispenlänge (R)	Länge vom Ansatzpunkt des untersten Rispenastes zur äußersten Spitze	
		Anzahl Ährchen (R)	Anzahl der Ährchen pro Rispe	
Zwergsträucher	<i>Dryas octopetala</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts vom Blattgrund zur Blattspitze
			Blattzahl (W)	Anzahl der Blätter eines Triebes
		bl.	Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses vom Ansatz der Grundblätter bis zum Blütenboden
	<i>Helianthemum alpestre</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Einzelblatts vom Blattgrund zur Blattspitze
			Anzahl Blattpaare (W)	Anzahl der entfaltenen Blattpaare des Triebes
		bl.	Anzahl Blattpaare (W)	Anzahl der Blattpaare des Triebes
			Internodienlänge (W)	Sprosslänge/(Anzahl Blattpaare+1)
			Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von letzter Verzweigung bis zur äußersten Spitze
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts vom Blattgrund zur Blattspitze
			Blattzahl (W)	Anzahl der Blätter pro Trieb
			Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von letzter Verzweigung bis zur äußersten Spitze
	Mehrjährige Krautige	<i>Androsace chamaejasme</i>	n. bl.	Rosettendurchmesser (W)
bl.			Rosettendurchmesser (W)	Maximaler Durchmesser der Blattrosette
			Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von Bodenoberfläche bis zur äußersten Spitze
<i>Campanula alpina</i>			Anzahl Blüten (R)	Anzahl der Blüten pro Blüten spross
		n. bl.	Rosettendurchmesser (W)	Maximaler Durchmesser der grundständigen Blattrosette
			Blattzahl (W)	Anzahl der Blätter der Grundrosette
		bl.	Rosettendurchmesser (W)	Maximaler Durchmesser der grundständigen Blattrosette
			Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von Bodenoberfläche bis zur äußersten Spitze
<i>Primula minima</i>			Anzahl Blüten (R)	Anzahl der Blüten pro Blüten spross
		n. bl.	Rosettendurchmesser (W)	Maximaler Durchmesser der Blattrosette
			Blattzahl (W)	Anzahl der Blätter pro Blattrosette
		bl.	Rosettendurchmesser (W)	Maximaler Durchmesser der Blattrosette
			Blattzahl (W)	Anzahl der Blätter pro Blattrosette
<i>Ranunculus alpestris</i>			Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von Bodenoberfläche bis zur äußersten Spitze
			Anzahl Blüten (R)	Anzahl der Blüten pro Blüten spross
		n. bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts vom Blattgrund zur Blattspitze
			Blattbreite (W)	Maximale Breite der Blattspreite
			Blattzahl (W)	Anzahl der grundständigen Blätter
	bl.	Blattlänge (W)	Länge des längsten Blatts vom Blattgrund zur Blattspitze	
		Blattbreite (W)	Maximale Breite der Blattspreite	
	Blattzahl (W)	Anzahl der grundständigen Blätter		
	Sprosslänge (R)	Länge des Blüten sprosses von Bodenoberfläche bis zur äußersten Spitze		
	Anzahl Samen (R)	Anzahl der Früchte pro Blüte		

perimente zu ermöglichen, wurden im letzten Jahr des Experiments zusätzlich weitere Arten berücksichtigt (vgl. Tab. 29 und Tab. 30).

3.3.4.3 Phänologische Untersuchungen

Vom 17.06. bis zum 22.08.2004 wurde im unteren Teilgebiet des Horstseggenrasens auf acht OTC- und acht Kontrollflächen die Blühentwicklung fünf ausgewählter Arten (*Anthyllis vulneraria*, *Campanula scheuchzeri*, *Galium anisophyllum*, *Helianthemum nummularium* ssp.

grandiflorum, *Stachys alopecuroides*) untersucht. Im Abstand von zwei Tagen wurde auf jeder Fläche die Anzahl der blühenden Individuen einer Art ermittelt. Beginn und Ende der Blüte wurden durch das Öffnen der Blütenknospe bzw. durch die Verbraunung/das Abfallen der Blütenblätter definiert.

3.3.4.4 Erfassung von Keimung und Etablierung

Um die Auswirkungen der Erwärmung auf die Etablierung von Arten tieferer Lagen zu untersuchen, wurden

im Herbst 2002 (13.09.02) jeweils 100 Samen von *Pinus mugo*, *Aposeris foetida* und *Dactylis glomerata* auf jeder zweiten experimentellen Einheit ausgesät (vgl. Tab. 18 und Tab. 19). Die Samen von *Pinus mugo* stammen von der Staatl. Samenklengle Laufen und wurden im Bereich des Forstamts Schliersee in Lagen oberhalb 1.300 m ü. NN geerntet. Die Samen von *Aposeris foetida* und *Dactylis glomerata* wurden in unmittelbarer Umgebung des Carl von Stahl-Hauses (1.734 m ü. NN) im NO des Nationalparks Berchtesgaden gesammelt.

Während *Dactylis glomerata* im Nationalpark Berchtesgaden in Rasen- und Weidebeständen bis ca. 1.700 m NN verbreitet ist, sind *Pinus mugo* und *Aposeris foetida* typische Vertreter montaner und subalpiner Wälder und Gebüsche. Alle drei Arten weisen also ihren Verbreitungsschwerpunkt unterhalb der alpinen Stufe auf.

Vor der Aussaat im Gelände wurden die Samen auf ihre Keimfähigkeit unter standardisierten Bedingungen getestet. Dazu wurden jeweils 5*25 Samen einer Art im Brutschrank folgenden Keimungsbedingungen ausgesetzt: Sechs Stunden Nacht bei 14°C sowie 16 Stunden Tag (mit Beleuchtung) bei 24°C. Der Übergang von Tag zu Nachtbedingungen (und umgekehrt) erfolgte innerhalb einer Stunde bei einer Aufheizung bzw. Abkühlung von 10°C pro Stunde. Die Samen befanden sich in permanent befeuchteten Petrischalen; die Kontrolle der Keimung erfolgte alle drei Tage.

Die Aussaat im Gelände erfolgte für jede Art getrennt auf 16*16 cm großen Teilflächen der experimentellen Einheiten. Die Samen wurden möglichst gleichmäßig über die Fläche verteilt und leicht in die Vegetation eingearbeitet. Die Anzahl der etablierten Individuen auf den experimentellen Einheiten wurde sowohl Ende September 2003 als auch Ende September 2004 dokumentiert.

3.3.5 Auswertungsverfahren

Zum Vergleich zweier Stichproben wurde bei gegebener Normalverteilung (Kolmogorov-Smirnov-Test; $p > 0,05$) der t-Test gerechnet. Bei Abweichung von der Normalverteilung kam der U-Test zur Anwendung.

Um den Einfluss mehrerer unabhängiger Variablen auf eine abhängige Variable zu untersuchen, wurde die Methode des Allgemeinen Linearen Modells (General Linear Model – GLM) benutzt. Bei nicht gegebener Normalverteilung der Daten bzw. bei nicht gegebener Varianzgleichheit wurde die Signifikanzgrenze für die Hypothesenprüfung auf $p = 0,01$ herabgesetzt (POSPECHILL 2001).

Um den Einfluss der Erwärmung auf übergeordnete Hierarchieebenen (Wachstum/Reproduktion, blühende/nicht blühende Individuen, Wuchsformen, Ökosysteme) zu untersuchen, wurde eine Meta-Analyse durchgeführt. Dazu wurden für jeden gemessenen Parameter (vgl. Tab. 29 und Tab. 30) die Mittelwerte der erwärmten Flächen und der Kontrollflächen in Beziehung ge-

setzt und sog. Effektgrößen berechnet. Die Berechnung der Effektgrößen erfolgte in Anlehnung an ARFT et al. (1999) nach folgender Formel:

$$E = \ln \left(\frac{\bar{x}_{OTC}}{\bar{x}_{Kontrolle}} \right) \text{ wobei:}$$

E = Effektgröße eines Parameters, \bar{x}_{OTC} = Mittelwert eines Parameters auf allen erwärmten Flächen und $\bar{x}_{Kontrolle}$ = Mittelwert eines Parameters auf allen nicht erwärmten Flächen.

Ein positiver Erwärmungseffekt wird angezeigt durch eine positive Effektgröße, ein negativer Erwärmungseffekt durch eine negative Effektgröße. Besteht kein Unterschied zwischen den zwei Behandlungen, ist die Effektgröße Null.

Aufbauend auf den Effektgrößen der einzelnen Parameter wurden für jede Art mittlere Effektgrößen berechnet. In die jeweilige Meta-Analyse ging jede Art im Normalfall mit drei Effektgrößen ein: mittlere Effektgröße des Wachstums der nicht blühenden Individuen, mittlere Effektgröße des Wachstums der blühenden Individuen und mittlere Effektgröße der Reproduktion der blühenden Individuen. Wurden bei einer Art nur blühende oder nur nicht blühende Individuen erfasst, gingen entsprechend nicht alle drei Größen in die Analyse ein.

Die Nullhypothese im Rahmen der Meta-Analyse lautet: Die mittlere Effektgröße der Stichprobe unterscheidet sich nicht von Null.

Alle statistischen Auswertungen erfolgten mittels des Programms SPSS 12.0 für Windows.

3.4 Ergebnisse

3.4.1 Ausgelöste Standortveränderungen

3.4.1.1 Temperatur

Auf den erwärmten Flächen des Horstseggenrasens war die Lufttemperatur in der Umgebung der Pflanzen (gemessen 2003 in 2 bzw. 2004 in 10 cm oberhalb der Bodenoberfläche) im Schnitt um 0,7 (2003) bzw. 0,6°C (2004) höher als auf den Kontrollflächen (Tab. 23). Die Oberbodentemperatur (gemessen 2003 in 2 cm unterhalb der Bodenoberfläche bzw. 2004 direkt an der Bodenoberfläche) lag innerhalb der OTCs – verglichen mit den Kontrollen – um durchschnittlich 0,3 (2003) bzw. 0,6°C (2004) höher. Entsprechend den höheren Mitteltemperaturen wiesen die erwärmten Flächen im Mittel höhere Temperatursummen auf als die Kontrollflächen. Neben einer Erhöhung der Temperatur führte die Installation der OTCs zu einer Verlängerung der Vegetationsperiode im Pflanzenbestand um 2 (2003) bzw. 5 Tage (2004).

Im Polsterseggenrasen waren die Temperaturunterschiede zwischen OTC- und Kontrollflächen noch deutlicher ausgeprägt. Die Umgebungstemperatur der

Parameter (Messzeitraum: 29.05 bis 01.10.2003)	Boden (2 cm unter Bodenoberfläche)			Luft (2 cm über Bodenoberfläche)		
	Kontrollflächen	OTC-Flächen	Diff.	Kontrollflächen	OTC-Flächen	Diff.
Mittlere Temperatur (°C)	13,0	13,3	0,3	13,3	14,0	0,7
Temperatursumme (°C)	1629,1	1658,3	29,2	1669,0	1749,7	80,7
Länge der Vegetationsperiode (N Tage mit Tagesmittel > 5 °C)	125,0	125,0	0,0	118,0	120,0	2,0
Anzahl der Frosttage (N Tage mit Tagesminimum < 0 °C)	0,0	0,0	0,0	4,0	1,0	-3,0
Parameter (Messzeitraum: 13.06 bis 03.10.2004)	Bodenoberfläche			Luft (10 cm über Bodenoberfläche)		
	Kontrollflächen	OTC-Flächen	Diff.	Kontrollflächen	OTC-Flächen	Diff.
Mittlere Temperatur (°C)	10,7	11,3	0,6	9,9	10,6	0,6
Temperatursumme (°C)	1209,0	1281,5	72,5	1123,2	1196,4	73,3
Länge der Vegetationsperiode (N Tage mit Tagesmittel > 5 °C)	103,0	109,0	6,0	94,0	99,0	5,0
Anzahl der Frosttage (N Tage mit Tagesminimum < 0 °C)	1,0	0,0	-1,0	6,0	12,0	6,0

Tab. 23: Ausgewählte Temperaturparameter der OTC- und Kontrollflächen während der Geländesaison 2003 (oben) bzw. 2004 (unten) im Horstseggenrasen.

Pflanzen (gemessen in 2003 in 2 bzw. 2004 in 3 cm oberhalb der Bodenoberfläche) war innerhalb der Kammern im Schnitt um 1,4 (2003) bzw. 0,9°C (2004) höher als auf den Kontrollen (Tab. 24). Die Temperatur des Oberbodens (gemessen 2003 in 2 cm unterhalb der Bodenoberfläche bzw. 2004 direkt an der Bodenoberfläche) lag innerhalb der OTCs – verglichen mit den Kontrollen – um durchschnittlich 0,8 (2003) bzw. 1,4°C (2004) höher. Ebenso wie im Horstseggenrasen führte die Installation der Kammern zu einer Erhöhung der Temperatursumme sowie zu einer Verlängerung der Vegetationsperiode (nachvollziehbar sowohl in der Luft als auch im Bereich des Oberbodens). Die Anzahl der Frosttage im Pflanzenbestand war innerhalb der OTCs um 6 bzw. 7 Tage niedriger als auf den nicht erwärmten Flächen.

Abb. 27 zeigt einen typischen Tagesgang (09.08.2003) der Luft- und der Bodentemperatur auf Flächen mit bzw. ohne OTC in beiden untersuchten Ökosystemen. Während der überwiegenden Zeit liegt die Temperaturkurve der OTC-Flächen oberhalb der Kontrollflächen. Eine Erwärmung durch die OTCs findet sowohl tagsüber (06:00 bis 21:00 Uhr) als auch nachts (21:00 bis 06:00) statt. Im Horstseggenrasen ist die Erwärmung der Luft nachts

größer als am Tag (1,3°C vs. 0,9°C); im Polsterseggenrasen ist es umgekehrt (0,6 vs. 1,5°C). Die Temperaturdifferenz zwischen erwärmten und nicht erwärmten Flächen ist in der Luft stärker ausgeprägt als im Boden. Insgesamt fällt die Erwärmung im Polsterseggenrasen mit 1,1°C (Luft) bzw. 0,6°C (Boden) deutlicher aus als im Horstseggenrasen (1,0 bzw. 0,3°C).

Die Installation der OTCs führt also sowohl zu einer Erhöhung der Umgebungstemperatur der Pflanzen als auch zu einer Erhöhung der Temperatur des Oberbodens. Der Effekt ist gleichermaßen tagsüber als auch nachts ausgeprägt. Verbunden mit der induzierten Temperaturerhöhung sind ferner eine höhere Temperatursumme sowie eine Verlängerung der Vegetationsperiode.

Vergleicht man die innerhalb der beiden untersuchten Ökosysteme durchgeführten Temperaturmessungen miteinander (Tab. 23 und Tab. 24), zeigt sich, dass die Bestände des Polsterseggenrasens durch ein insgesamt „ungünstigeres“ Temperaturklima ausgezeichnet sind: Die Mitteltemperaturen, die Temperatursumme sowie die Länge der Vegetationsperiode sind im Polsterseggenrasen niedriger als im Horstseggenrasen.

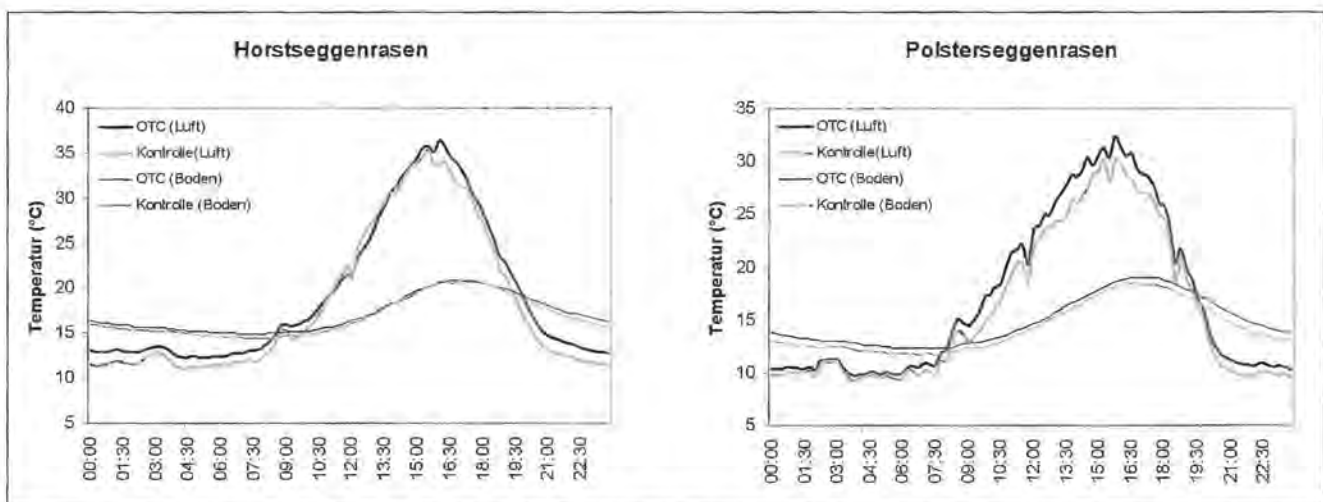


Abb. 27: Tagesgang der Lufttemperatur (2 cm oberhalb der Bodenoberfläche) und der Bodentemperatur (2 cm unter der Bodenoberfläche) auf den erwärmten und nicht erwärmten Flächen am 09.08.2003 im Horstseggenrasen (links) bzw. im Polsterseggenrasen (rechts).

Parameter (Messzeitraum: 29.05 bis 01.10.2003)	Boden (2 cm unter Bodenoberfläche)			Luft (2 cm über Bodenoberfläche)		
	Kontrollflächen	OTC-Flächen	Diff.	Kontrollflächen	OTC-Flächen	Diff.
Mittlere Temperatur (°C)	10,1	10,9	0,8	10,2	11,5	1,4
Temperatursumme (°C)	1258,5	1358,4	99,9	1278,6	1447,7	169,1
Länge der Vegetationsperiode (N Tage mit Tagesmittel > 5 °C)	109,0	121,0	12,0	106,0	109,0	3,0
Anzahl der Frosttage (N Tage mit Tagesminimum < 0 °C)	0,0	0,0	0,0	17,0	11,0	-6,0

Parameter (Messzeitraum: 13.06 bis 03.10.2004)	Bodenoberfläche			Luft (3 cm über Bodenoberfläche)		
	Kontrollflächen	OTC-Flächen	Diff.	Kontrollflächen	OTC-Flächen	Diff.
Mittlere Temperatur (°C)	7,8	9,2	1,4	7,7	8,6	0,9
Temperatursumme (°C)	881,0	1035,5	154,5	870,0	971,9	101,9
Länge der Vegetationsperiode (N Tage mit Tagesmittel > 5 °C)	81,0	93,0	12,0	78,0	82,0	4,0
Anzahl der Frosttage (N Tage mit Tagesminimum < 0 °C)	2,0	1,0	-1,0	29,0	22,0	-7,0

Tab. 24: Ausgewählte Temperaturparameter der OTC- und Kontrollflächen während der Geländesaison 2003 (oben) bzw. 2004 (unten) im Polsterseggenrasen.

Frostereignisse spielen im Polsterseggenrasen eine gewichtigere Rolle.

Der Temperaturunterschied zwischen den zwei gemessenen Jahren ist deutlich: Die Lufttemperatur der Kontrollflächen während des „Rekordsommers“ 2003 lag in beiden Ökosystemen um ca. 3°C höher als im kühleren Sommer 2004 (Tab. 23 und Tab. 24).

3.4.1.2 Bodenwassergehalt

Weder im Horstseggenrasen noch im Polsterseggenrasen führte die Installation der OTCs zu einer ökologisch relevanten Änderung des Wassergehalts im Oberboden (vgl. Abb. 28). So betrug der Bodenwassergehalt während der Messperiode im Horstseggenrasen durchschnittlich $31,4 \pm 0,1$ % (Kontrollen) bzw. $31,0 \pm 0,1$ % (OTC-Flächen). Im Polsterseggenrasen unterschieden sich die zwei Behandlungen bezüglich des Wassergehalts überhaupt nicht (mittlerer Wassergehalt auf OTC- bzw. Kontrollflächen während der Messperiode: $25,0 \pm 1,9$ % bzw. $25,0 \pm 2,3$ %). Während länger andauernder Perioden ohne nennenswerte Niederschlagsereignisse (vgl. Horstseggenrasen) bewegen sich die Kurven der OTC- und Kontrollflächen geringfügig auseinander (Abb. 28). Offenbar führen die OTCs dann zu einer tendenziell etwas stärkeren Austrocknung des Oberbodens.

3.4.1.3 Luftfeuchte

Eine einmalige Messung der relativen Luftfeuchtigkeit ergab keine statistisch nachweisbaren Unterschiede zwischen den OTC- und den Kontrollflächen (Tab. 25). Im Horstseggenrasen betrug die rel. Luftfeuchtigkeit auf den Kontrollflächen im Mittel 62,6 % und auf den OTC-Flächen 64,7 %; im Polsterseggenrasen lagen die Werte bei 49,1 % (Kontrollen) bzw. 46,3 % (OTC-Flächen).

3.4.1.4 Bodenlösung

Tab. 26 gibt einen Überblick über die Ergebnisse der Bodenwasseruntersuchungen. In beiden untersuchten Ökosystemen sind die Gehalte an mineralisiertem Stickstoff vergleichsweise niedrig. Zu keinem der drei Messzeitpunkte konnte ein signifikanter Unterschied in der Nitrat- bzw. Ammonium-Konzentration zwischen den erwärmten und nicht erwärmten Flächen nachgewiesen werden. Eine erhöhte N-Mineralisation unter erwärmten Bedingungen verbunden mit höheren Ionen-Konzentrationen in der Bodenlösung kann aus den vorliegenden Ergebnissen also nicht abgeleitet werden.

3.4.1.5 Streuzersetzung

Eine Möglichkeit, die Zersetzungsaktivität der Mikroorganismen und damit den Umfang der N-Mineralisation

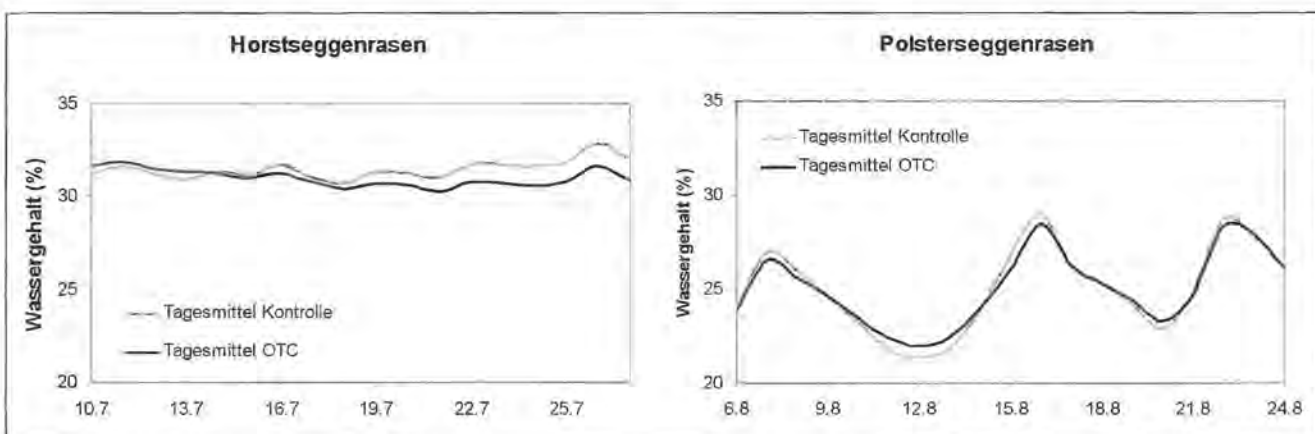


Abb. 28: Verlauf der Tagesmittel des Bodenwassergehalts (%) auf den erwärmten bzw. nicht erwärmten Flächen im Horstseggenrasen (links; Messperiode: 10.07 bis 27.07.2004) bzw. im Polsterseggenrasen (rechts; Messperiode: 06.08 bis 24.08.2004).

Gesellschaft	Behandlung	N	Mittelwert	Standardabweichung	Diff.	T	Sign.
Horstseggenrasen	Kontrolle	8	62,6	5,7	2,1	-0,749	-
	OTC	8	64,7	5,9			
Polsterseggenrasen	Kontrolle	8	49,1	3,0	-2,8	1,626	-
	OTC	8	46,3	3,9			

Tab. 25: Relative Luftfeuchtigkeit (%) auf den erwärmten bzw. nicht erwärmten Flächen des Horstseggenrasens bzw. des Polsterseggenrasens.

abzuschätzen, ist das sog. Litter-bag-Verfahren. Ein Vergleich des Massenverlusts zwischen OTC- und Kontrollflächen erbrachte einen im Durchschnitt höheren Streuabbau auf den erwärmten (Massenverlust $0,54 \pm 0,15$ g) als auf den nicht erwärmten Flächen (Massenverlust $0,42 \pm 0,13$ g). Der Unterschied ist allerdings statistisch nicht signifikant (vgl. Abb. 29).

3.4.2 Ausgelöste Vegetationsveränderungen

3.4.2.1 Artenzahl und Gesamtdeckung

Die mittlere Artenzahl pro Aufnahme­fläche betrug vor Beginn des Experiments (2002) 32,5 Arten im Horstseggenrasen bzw. 21,3 Arten im Polsterseggenrasen. Die untersuchten Flächen des Horstseggenrasens wiesen also im Schnitt 11 Arten mehr auf als die Flächen des Polsterseggenrasens. Während der Dauer des Experiments erhöhte sich die durchschnittliche Artenzahl pro Fläche geringfügig auf 33,8 (Horstseggenrasen) bzw. 22,0 Arten (Polsterseggenrasen). Eine Erhöhung der Artenzahl fand unabhängig von der Behandlung statt.

Zwischen 2002 und 2004 erhöhte sich die Artenzahl pro Aufnahme­fläche auf den Kontrollflächen im Mittel um

1,3 (Horstseggenrasen) bzw. 0,7 Arten (Polsterseggenrasen); auf den OTC-Flächen betrug der durchschnittliche Artenzuwachs 0,9 (Horstseggenrasen) bzw. 0,3 Arten (Polsterseggenrasen). Auf den Kontrollflächen war der Anstieg der Artenzahl im Mittel also geringfügig höher als auf den erwärmten Flächen. Die Unterschiede sind allerdings statistisch nicht signifikant (Tab. 27).

Während sich die Gesamtdeckung der Arten auf den erwärmten Flächen zwischen 2002 und 2004 im Schnitt um 1,8 % erhöhte, nahm sie auf den nicht erwärmten Flächen um durchschnittlich 3,4 % (Horstseggenrasen) bzw. 2,1 % (Polsterseggenrasen) ab (Tab. 27). Die unterschiedliche Entwicklungstendenz der zwei Behandlungen ist allerdings statistisch nicht nachzuweisen.

3.4.2.2 Frequenz und Deckung der einzelnen Arten

Um zu untersuchen, ob eine Erwärmung die Häufigkeit der Arten auf den experimentellen Einheiten beeinflusst, wurden auf jeder Fläche die Frequenz und die mittlere Deckung jeder Art bestimmt (vgl. Kap. 3.3.4.1; Anhang 3 bis 6). Da die Vegetationsdokumentation sowohl vor Beginn als auch zu Ende des Experiments durchgeführt wurde, konnte für jede Art die durchschnittliche Änderung der Frequenz bzw. der mittleren Deckung zwi-

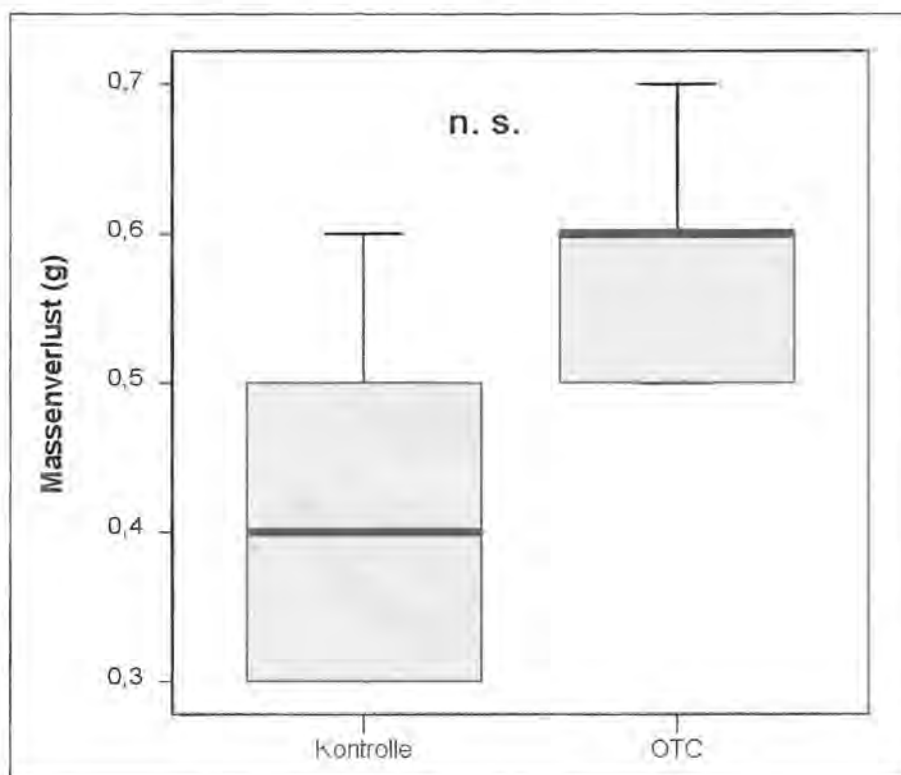


Abb. 29: Umfang des Streuabbaus auf den erwärmten (N = 5) bzw. nicht erwärmten Flächen (N = 5) im Polsterseggenrasen (Mittelwert und Standardabweichung siehe Text; T = -1,342; p = 0,217).

Gesellschaft	Messung	Behandlung	N	Mittelwert	Standardabweichung	Diff.	T	Sign.
Horstseggenrasen	Nitrat_29.07.03	Kontrolle	4	0,695	0,674	-0,443	1,194	-
		OTC	4	0,253	0,308			
	Ammonium_29.07.03	Kontrolle	4	0,115	0,044	0,175	-0,726	-
		OTC	4	0,133	0,021			
	Nitrat_18.06.04	Kontrolle	8	0,184	0,278	-0,099	0,951	-
		OTC	8	0,085	0,095			
	Ammonium_18.06.04	Kontrolle	8	0,049	0,014	0,009	-0,707	-
		OTC	8	0,059	0,038			
	Nitrat_09.08.04	Kontrolle	5	0,348	0,374	-0,076	0,415	-
		OTC	6	0,271	0,233			
	Ammonium_09.08.04	Kontrolle	5	0,125	0,145	-0,073	1,119	-
		OTC	5	0,053	0,006			
Polsterseggenrasen	Nitrat_29.07.03	Kontrolle	8	0,088	0,092	0,125	-1,085	-
		OTC	8	0,214	0,313			
	Ammonium_29.07.03	Kontrolle	8	0,106	0,023	0,053	-1,482	-
		OTC	8	0,159	0,097			
	Nitrat_18.06.04	Kontrolle	6	0,172	0,238	-0,130	1,323	-
		OTC	8	0,041	0,045			
	Ammonium_18.06.04	Kontrolle	7	0,044	0,019	0,013	-0,997	-
		OTC	8	0,057	0,029			
	Nitrat_09.08.04	Kontrolle	8	0,355	0,269	-1,133	1,184	-
		OTC	8	0,223	0,166			
	Ammonium_09.08.04	Kontrolle	7	0,055	0,009	0,007	-0,726	-
		OTC	7	0,062	0,024			

Tab. 26: Nitrat- und Ammonium-Konzentrationen (mg/l) im Bodenwasser auf den erwärmten und nicht erwärmten Flächen des Horst- bzw. Polsterseggenrasens zu drei Messzeitpunkten.

Parameter	Gesellschaft	Behandlung	N	Mittelwert	Standardabweichung	Diff.	T	Sign.
Änderung der Artenzahl	Horstseggenrasen	Kontrolle	16	1,3	1,9	-0,4	0,674	-
		OTC	16	0,9	1,8			
	Polsterseggenrasen	Kontrolle	16	0,7	1,8	-0,4	0,721	-
		OTC	16	0,3	1,0			
Änderung der Gesamtdeckung (%)	Horstseggenrasen	Kontrolle	16	-3,4	30,3	5,2	-0,522	-
		OTC	16	1,8	25,8			
	Polsterseggenrasen	Kontrolle	16	-2,1	14,0	3,9	-0,726	-
		OTC	16	1,8	16,4			

Tab. 27: Durchschnittliche Änderung der Artenzahl sowie der Gesamtdeckung (%) auf den erwärmten bzw. nicht erwärmten Flächen zwischen 2002 und 2004.

Änderung der Frequenz								
Gesellschaft	Art	Behandlung	N	Mittelwert	Standardabweichung	Diff.	U	Sign.
Horstseggenrasen	<i>Trifolium pratense</i>	Kontrolle	16	9,5	15,5	-14,3	71,50	**
		OTC	16	-4,8	10,1			
	<i>Gentiana clusii</i>	Kontrolle	16	12,5	18,3	-14,0	77,00	*
		OTC	16	-1,5	17,0			
	<i>Plantago atrata</i>	Kontrolle	16	3,3	8,6	-6,5	98,00	*
		OTC	16	-3,3	8,6			
Polsterseggenrasen	<i>Agrostis alpina</i>	Kontrolle	16	-4,8	18,8	9,5	97,50	*
		OTC	16	4,8	10,1			

Tab. 28: Durchschnittliche Änderung der Frequenz (%; oben) bzw. der mittleren Deckung (%; unten) zwischen 2002 und 2004 auf erwärmten bzw. nicht erwärmten Flächen. Dargestellt sind nur Arten, für die ein signifikanter Unterschied zwischen OTC- und Kontrollflächen aufgezeigt werden kann.

Änderung der Deckung								
Gesellschaft	Art	Behandlung	N	Mittelwert	Standardabweichung	Diff.	U	Sign.
Horstseggenrasen	<i>Gentiana clusii</i>	Kontrolle	16	0,3	0,5	-0,4	77,00	*
		OTC	16	0,0	0,4			
	<i>Plantago atrata</i>	Kontrolle	16	0,1	0,2	-0,2	98,00	*
		OTC	16	-0,1	0,2			
Polsterseggenrasen	<i>Agrostis alpina</i>	Kontrolle	16	-0,9	5,0	2,6	83,50	*
		OTC	16	1,7	4,4			

schen 2002 und 2004 – getrennt nach erwärmten und nicht erwärmten Flächen – ermittelt und verglichen werden. Ein Vergleich der durchschnittlichen Änderungen zwischen OTC- und Kontrollflächen erbrachte für nur sehr wenige Arten einen tatsächlich nachweisbaren Unterschied (vgl. Tab. 28).

Diejenigen Arten, die sich bezüglich der Änderung der mittleren Deckung zwischen Versuchsbeginn und -ende unterscheiden, unterscheiden sich auch hinsichtlich der

Änderung der Frequenz. Eine erwärmungsbedingte Änderung der Häufigkeiten der Arten wird also sowohl über die mittlere Deckung als auch über die Frequenzen der Arten sichtbar.

Während im Horstseggenrasen für drei Arten (*Trifolium pratense*, *Gentiana clusii*, *Plantago atrata*) ein erwärmungsbedingter Rückgang sowohl der Frequenz als auch der mittleren Deckung (Ausnahme: *Trifolium pratense*) nachweisbar ist, kann im Polsterseggenrasen für

Tab. 29 – Teil 1: Gemessene Wachstums- (W) und Reproduktionsparameter (R) der nicht blühenden (n. bl.) bzw. blühenden (bl.) Individuen auf den erwärmten (1) und nicht erwärmten (0) Flächen im Horstseggenrasen. Die Darstellung erfolgt getrennt nach Wuchsformen und Jahren.

Wuchsform	Art	Entwicklungsphase	Parameter	Erwärmung 2002					2003					2004				
				Erwärmung	N	\bar{x}	s	T	Sign.	N	\bar{x}	s	T	Sign.	N	\bar{x}	s	T
Graminoide	<i>Agrostis alpina</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	0					15	11,5	1,5	-3,541 **	16	11,1	1,5	-6,075 ***		
			1					15	13,9	2,1		16	14,7	1,9				
		bl.	Blattlänge (W)	0					16	10,0	2,0	-3,634 **	15	8,3	2,4	-3,963 ***		
			1						15	12,4	1,7		14	11,9	2,6			
			Sprosslänge (R)	0	12	25,0	2,8	-0,537 -	16	24,6	2,6	-4,977 ***	15	19,4	2,8	-3,392 **		
			1	14	25,6	2,4		15	31,4	4,6		14	23,6	3,7				
	Rispenlänge (R)	0	12	4,8	0,6	-0,159 -	16	4,6	0,6	-2,383 *	15	4,5	0,6	-1,914 -				
	1	14	4,9	0,4		15	5,2	0,7		14	4,9	0,6						
	<i>Carex sempervirens</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	0	16	19,4	1,5	1,454 -	16	22,2	1,9	-0,639 -	16	19,3	1,3	-3,412 **		
			1	16	18,6	1,6		18	22,8	3,0		16	22,2	3,1				
		bl.	Sprosslänge (R)	0	16	37,0	3,2	1,895 -	8	34,4	4,3	0,205 -	16	29,8	4,2	-1,922 -		
			1	16	34,9	3,0		8	33,8	7,0		15	32,5	3,4				
Ährenlänge männl. (R)			0	16	1,5	0,1	1,493 -	8	1,3	0,2	1,096 -	16	1,5	0,2	1,075 -			
1			16	1,4	0,1		8	1,2	0,2		15	1,5	0,1					
Ährenlänge weibl. (R)			0	16	1,4	0,1	-0,781 -	6	1,3	0,3	-0,724 -	14	1,5	0,1	0,658 -			
1			16	1,4	0,1		7	1,4	0,2		15	1,5	0,1					
Anzahl weibl. Ähren (R)	0	16	2,1	0,2	-0,299 -	8	1,5	0,7	-0,540 -	16	2,2	0,3	-0,271 -					
1	16	2,1	0,2		8	1,7	0,5		15	2,2	0,3							
<i>Festuca quadriflora</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	0									15	11,5	1,6	-2,829 *			
		1									15	13,4	2,1					
<i>Sesleria albicans</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	0	16	18,7	3,6	0,888 -	16	19,1	3,2	-0,285 -	16	19,3	3,2	-1,057 -			
		1	16	17,8	2,6		16	19,4	3,2		16	20,7	3,8					
	bl.	Sprosslänge (R)	0	16	29,6	4,7	0,916 -	16	26,0	4,6	-2,312 *	16	25,3	4,3	-1,664 -			
		1	16	28,1	4,4		16	29,8	4,7		16	28,3	5,7					
		Ährenlänge (R)	0	16	1,7	0,2	1,260 -	16	1,8	0,2	1,060 -	16	1,6	0,2	0,357 -			
		1	16	1,6	0,2		16	1,8	0,2		16	1,6	0,2					
Zwergsträucher	<i>Helianthemum alpestre</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	0								13	1,5	0,3	-0,981 -			
			1								10	1,7	0,3					
		bl.	Anzahl Blattpaare (W)	0										13	5,8	1,0	-1,065 -	
			1										10	6,4	1,5			
			Anzahl Blattpaare (W)	0										8	6,3	0,9	-0,098 -	
			1										9	6,3	1,1			
	Internodienlänge (W)	0										8	1,0	0,2	-2,218 *			
	1										9	1,2	0,2					
	Sprosslänge (R)	0										8	6,9	1,2	-2,292 *			
	1										9	8,5	1,6					
	Anzahl Blüten (R)	0										8	3,5	0,7	-0,562 -			
	1										9	3,8	0,9					
<i>Helianthemum nummularium</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	0	16	1,9	0,3	0,770 -						16	2,1	0,4	-1,394 -		
		1	16	1,8	0,2							16	2,5	0,9				
		Sprosslänge (W)	0	16	3,3	1,1	0,169 -	16	2,7	1,0	-1,829 -	16	3,7	0,9	-2,398 *			
		1	16	3,3	1,0		16	3,4	1,0		16	4,6	1,1					
		Anzahl Blattpaare (W)	0	16	6,2	0,5	-1,281 -	16	6,5	0,7	-2,664 *	16	6,4	0,6	-0,792 -			
		1	16	6,4	0,5		15	7,2	0,7		16	6,5	0,6					
	Internodienlänge (W)	0	16	0,6	0,2	0,501 -	16	0,5	0,2	-0,454 -	16	0,7	0,2	-1,832 -				
	1	16	0,6	0,2		15	0,5	0,1		16	0,8	0,2						
	bl.	Blattlänge (W)	0	9	2,2	0,7	1,249 -											
		1	8	1,8	0,3													
		Anzahl Blattpaare (W)	0	10	4,6	2,0	-0,154 -	15	3,4	0,9	0,151 -	16	5,4	0,9	2,042 *			
		1	8	4,8	1,9		12	3,3	1,1		16	4,8	0,7					
Internodienlänge (W)		0	10	1,8	0,5	0,047 -	15	2,3	0,7	-2,033 -	16	1,6	0,4	-5,065 ***				
1		8	1,8	0,7		12	2,9	0,9		16	2,5	0,6						
Sprosslänge (R)	0	10	7,4	1,8	0,111 -	15	7,1	1,3	-2,808 **	16	8,3	1,6	-4,895 ***					
1	8	7,3	1,1		12	9,0	2,0		16	11,5	2,1							
Anzahl Blüten (R)	0	10	2,2	2,2	-0,126 -	15	1,8	0,8	0,465 -	16	1,8	0,8	-0,755 -					
1	9	2,3	2,3		12	1,7	0,5		16	2,1	0,9							
<i>Thymus polytrichus</i>	bl.	Anzahl Blattpaare (W)	0									9	6,6	1,1	0,453 -			
		1									8	6,4	1,1					
	Internodienlänge (W)	0										9	0,5	0,1	-3,626 **			
		1									8	0,9	0,3					
		Sprosslänge (R)	0									9	3,8	0,8	-2,913 *			
		1									8	6,6	2,7					
Anzahl Blüten (R)	0									9	5,9	2,0	-0,913 -					
1									8	7,0	2,9							

Tab. 30 – Teil 1: Gemessene Wachstums- (W) und Reproduktionsparameter (R) der nicht blühenden (n. bl.) bzw. blühenden (bl.) Individuen auf den erwärmten (1) und nicht erwärmten (0) Flächen im Polsterseggenrasen. Die Darstellung erfolgt getrennt nach Wuchsformen und Jahren.

Wuchsform	Art	Entwicklungsphase	Parameter	Erwärmung 2002					2003					2004								
				0	1	\bar{x}	s	T	Sign.	N	\bar{x}	s	T	Sign.	N	\bar{x}	s	T	Sign.			
Graminoide	<i>Agrostis alpina</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	0	8	5,9	1,3	0,417	-	13	6,0	0,9	-2,928	*	13	6,7	1,5	-0,505	-			
			1	4	5,6	1,0	-	11	7,1	0,8	-	11	7,0	1,2	-							
		bl.	Blattlänge (W)	0	8	5,5	0,9	0,915	-	10	5,6	0,8	0,380	-	9	5,5	0,6	-	-			
			1	9	5,0	1,4	-	9	5,5	0,6	-	10	17,0	2,8	-0,630	-	0	8	15,1	2,7	1,350	-
			Sprosslänge (R)	1	9	13,2	3,1	-	9	17,8	2,7	-	10	3,6	0,4	0,403	-	1	9	3,0	0,6	-
			Rispenlänge (R)	0	8	3,5	0,5	1,997	-	10	3,6	0,4	0,403	-	9	3,5	0,4	-	-			
	<i>Carex firma</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	0	16	2,0	0,3	-0,431	-	16	2,0	0,2	-2,068	*	15	2,7	0,4	-1,657	-			
			1	16	2,1	0,2	-	16	2,2	0,3	-	15	3,0	0,5	-							
		bl.	Zahl der Ausläufer (W)	0	16	1,1	0,2	-1,493	-	16	0,2	0,3	-0,005	-	15	0,3	0,3	0,938	-			
			1	16	1,2	0,2	-	16	0,2	0,1	-	15	0,2	0,2	-							
			Sprosslänge (R)	0	16	12,1	1,5	0,098	-	16	10,5	1,4	-2,310	*	3	6,6	2,4	-0,171	-			
			1	16	12,1	1,2	-	16	11,6	1,3	-	5	6,8	1,5	-							
<i>Festuca quadriflora</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	0	11	6,1	0,7	-2,169	*	16	6,6	0,7	-3,155	**	15	6,8	0,9	-4,259	***				
		1	13	6,9	1,0	-	16	7,7	0,8	-	15	8,6	1,3	-								
	bl.	Blattlänge (W)	0	3	6,1	1,1	0,857	-	10	5,1	0,9	-0,949	-	12	5,6	1,4	-	-				
		1	10	5,4	1,3	-	12	5,6	1,4	-	10	11,3	2,3	-2,075	-	0	3	11,2	0,9	-0,714	-	
		Sprosslänge (R)	1	10	11,9	2,5	-	12	13,4	2,4	-	10	2,6	0,4	-1,205	-	1	10	2,6	0,5	-	
		Rispenlänge (R)	0	3	2,4	0,3	-0,469	-	10	2,6	0,4	-1,205	-	12	2,8	0,4	-	0	3	6,1	0,1	-0,727
Zwergsträucher	<i>Dryas octopetala</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	0	16	1,9	0,3	0,741	-	16	2,0	0,3	-0,235	-	15	2,0	0,3	-2,202	*			
			1	16	1,8	0,2	-	16	2,0	0,3	-	15	2,3	0,4	-							
		Blattzahl (W)	0	16	7,9	1,8	-0,553	-	16	6,5	0,8	-3,979	***	15	7,1	1,2	-1,016	-				
	bl.	Sprosslänge (R)	0	6	4,5	1,2	0,588	-	15	4,2	1,0	-1,920	-	15	2,9	0,9	-3,312	**				
		1	5	4,2	0,7	-	13	5,1	1,6	-	13	4,6	1,7	-								
		<i>Helianthemum alpestre</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	0	15	0,7	0,2	-0,236	-	14	0,8	0,1	-0,801	-	15	0,9	0,2	-0,943	-		
1	16	0,7		0,2	-	15	0,8	0,2	-	15	1,0	0,3	-									
bl.	Anzahl Blattpaare (W)	0	15	5,4	0,8	-0,060	-	14	4,6	0,8	-2,383	*	15	6,2	1,0	-1,525	-					
	1	16	5,4	1,0	-	15	5,2	0,5	-	15	6,7	0,8	-									
	Anzahl Blattpaare (W)	0	6	1,7	0,5	-2,154	-	8	2,8	1,1	-0,733	-	9	4,2	0,4	-0,103	-					
	1	8	3,6	2,5	-	11	3,2	1,4	-	11	4,3	0,8	-									
	Internodienlänge (W)	0	6	1,5	0,5	2,563	*	8	0,9	0,3	-0,403	-	9	0,7	0,1	-0,359	-					
	1	8	0,9	0,4	-	11	1,0	0,3	-	11	0,8	0,2	-									
Sprosslänge (R)	0	6	3,9	0,7	1,010	-	8	3,2	0,5	-1,893	-	9	3,8	1,0	-1,054	-						
1	9	3,6	0,7	-	12	3,7	0,5	-	11	4,3	1,0	-										
Anzahl Blüten (R)	0	6	1,2	0,3	-0,631	-	8	1,6	0,5	-2,147	*	9	2,0	0,5	-0,424	-						
1	9	1,4	0,5	-	12	2,0	0,4	-	11	2,1	0,6	-										
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	bl.	Blattlänge (W)	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	0,9	0,2	-2,578	*				
		1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	1,0	0,1	-	-				
		Blattzahl (W)	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	13,3	1,7	-4,970	***			
		1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11	17,1	2,0	-	-				
Sprosslänge (R)	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	2,5	0,4	-5,591	***					
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11	3,3	0,3	-	-					

eine Art (*Agrostis alpina*) eine erwärmungsbedingte Zunahme der Frequenz bzw. der mittleren Deckung aufgezeigt werden. Insgesamt ist der Umfang der Änderungen aber vergleichsweise gering.

3.4.2.3 Wachstum und Reproduktion

Reaktion der Arten auf die Erwärmung

Die Tab. 29 und Tab. 30 geben einen Überblick über die Reaktion der Arten auf die experimentelle Erwärmung. Dargestellt sind die Ergebnisse der Messungen

vor Beginn der eigentlichen Manipulation (2002) sowie nach einem (2003) bzw. zwei Jahren (2004) experimenteller Behandlung.

Vor Beginn der Manipulation gab es mit Ausnahme von zwei Parametern (Blattlänge *Festuca quadriflora* (n. bl.), Internodienlänge *Helianthemum alpestre* (bl.), jeweils Polsterseggenrasen) keine statistisch nachweisbaren Unterschiede zwischen den erwärmten und nicht erwärmten Flächen. Die floristischen Ausgangsbedingungen vor Beginn des Experiments waren in beiden Öko-

Tab. 30 – Teil 2.

Wuchsform	Art	Entwick- lungsphase	Parameter	Erwär- 2002					2003					2004				
				mung	N	\bar{x}	s	T	Sign.	N	\bar{x}	s	T	Sign.	N	\bar{x}	s	T
Mehrjährige Krautige	<i>Androsace chamaejasme</i>	n. bl.	Rosettendurchmesser (W)	0					16	1,3	0,2	-2,099 *	15	1,4	0,3	-1,981 -		
			1	12	1,2	0,2			16	1,5	0,3		14	1,6	0,3			
		bl.	Rosettendurchmesser (W)	0	15	1,1	0,2	-1,175 -	12	1,2	0,1	0,133 -	13	1,2	0,2	-0,333 -		
			1	12	1,2	0,2			12	1,2	0,2		14	1,3	0,2			
			Sprosslänge (R)	0	15	3,4	0,9	-0,040 -	12	3,2	0,5	-3,139 *	13	3,5	0,7	-2,047 -		
			1	12	3,5	0,4			12	4,4	1,1		14	4,2	1,0			
			Anzahl Blüten (R)	0	15	2,9	0,9	-0,164 -	12	3,2	0,9	-0,682 -	13	3,6	0,5	-2,097 *		
			1	12	2,9	1,0			12	3,4	0,7		14	4,1	0,8			
	<i>Campanula alpina</i>	n. bl.	Rosettendurchmesser (W)	0									15	4,6	0,5	-1,522 -		
				1										15	5,1	1,3		
			Blattzahl (W)	0									15	12,2	3,7	0,853 -		
			1										15	11,0	3,8			
		bl.	Rosettendurchmesser (W)	0									4	3,4	0,5	-0,432 -		
			1										7	3,5	0,7			
			Sprosslänge (R)	0									4	3,4	1,6	-1,583 -		
			1										7	4,8	1,0			
			Anzahl Blüten (R)	0									4	3,5	1,3	-1,187 -		
			1										7	5,1	2,5			
	<i>Primula minima</i>	n. bl.	Rosettendurchmesser (W)	0	16	2,0	0,3	-1,994 -	16	2,2	0,2	-2,255 *	15	2,4	0,3	-2,904 *		
				1	16	2,2	0,3			16	2,4	0,3		15	2,8	0,5		
			Blattzahl (W)	0	16	11,5	1,7	-0,699 -	16	11,1	1,5	-1,571 -	15	11,0	0,8	-0,772 -		
			1	16	12,0	2,1			16	11,8	1,5		15	11,3	1,5			
		bl.	Rosettendurchmesser (W)	0									13	1,7	0,2	-2,326 *		
			1										12	2,1	0,5			
			Blattzahl (W)	0									13	8,4	1,4	-2,135 *		
			1										12	9,6	1,3			
			Sprosslänge (R)	0									13	2,7	0,3	-2,161 *		
			1										12	3,2	0,8			
			Anzahl Blüten (R)	0									13	1,0	0,0	-		
			1										12	1,0	0,0			
	<i>Ranunculus alpestris</i>	n. bl.	Blattlänge (W)	0	16	2,3	0,5	1,186 -	16	1,9	0,3	-1,885 -	15	2,2	0,5	-2,207 *		
				1	16	2,1	0,4			16	2,1	0,4		14	2,6	0,5		
			Blattbreite (W)	0	16	1,3	0,4	0,603 -	16	1,2	0,2	-1,143 -	15	1,2	0,2	-1,412 -		
			1	16	1,2	0,2			16	1,3	0,2		14	1,3	0,2			
			Blattzahl (W)	0	16	2,9	0,8	-1,276 -	16	2,9	0,5	-0,317 -	15	2,9	0,8	-0,658 -		
			1	16	3,2	0,5			16	2,9	0,6		14	3,1	0,7			
		bl.	Blattlänge (W)	0									11	1,7	0,4	-2,085 -		
			1										10	2,0	0,4			
			Blattbreite (W)	0									11	1,2	0,2	-1,059 -		
			1										10	1,2	0,1			
			Blattzahl (W)	0									11	3,0	0,6	-1,310 -		
			1										10	3,2	0,4			
			Sprosslänge (R)	0									11	4,2	0,6	-4,455 ***		
			1										10	5,3	0,5			
			Anzahl Samen (R)	0									8	16,1	6,8	0,488 -		
			1										8	14,5	6,3			

systemen entsprechend homogen; Vorab-Unterschiede in der Merkmalsausprägung mussten daher nicht berücksichtigt werden.

Die durchgeführten Messungen zeigen, dass die Reaktionen der Arten auf die Erwärmung artspezifisch sind. So reagierten manche Arten nicht (Horstseggenrasen: *Androsace chamaejasme*, *Campanula scheuchzeri*, *Phyteuma orbiculare*, *Ranunculus montanus*; Polsterseggenrasen: *Campanula alpina*), während andere Arten sich durch eine intensive, positive Reaktion sowohl des Wachstums als auch der Reproduktion auszeichneten (z. B. Horstseggenrasen: *Agrostis alpina*; Polsterseggenrasen: *Vaccinium vitis-idaea*). Die meisten Arten reagierten bezüglich eines oder zweier Parameter positiv auf die induzierte Erwärmung, verhielten sich also intermediär. Keine einzige Art zeigte eine negative Reaktion auf die Temperaturerhöhung! In den meisten Fällen wurden sowohl die nicht blühenden als auch die blühenden Individuen einer Art durch die Erwärmung stimuliert.

Die Reaktion auf die Erwärmung schwankte nicht nur zwischen den Arten sondern auch im Verlauf der Zeit. So erhöhte sich das Wachstum bzw. die Reproduktion mancher Arten bereits nach einem Jahr (z. B. Horstseggenrasen: *Agrostis alpina*; Polsterseggenrasen: *Primula minima*), bei anderen Arten erst nach zwei Jahren experimenteller Behandlung (z. B. Horstseggenrasen: *Aster bellidiastrum*; Polsterseggenrasen: *Ranunculus alpestris*). Von den Arten, die bereits in 2003 reagierten, zeigten einige in 2004 eine erneute Reaktion (z. B. Horstseggenrasen: *Agrostis alpina*; Polsterseggenrasen: *Primula minima*), andere dagegen nicht (z. B. Horstseggenrasen: *Sesleria albicans*; Polsterseggenrasen: *Carex firma*).

Bezogen auf einzelne Arten gab es auch ökosystembedingte Unterschiede in der Reaktion. So reagierte beispielsweise *Agrostis alpina* im Horstseggenrasen wesentlich ausgeprägter als im Polsterseggenrasen. Im Gegensatz dazu wies *Androsace chamaejasme* im Pol-

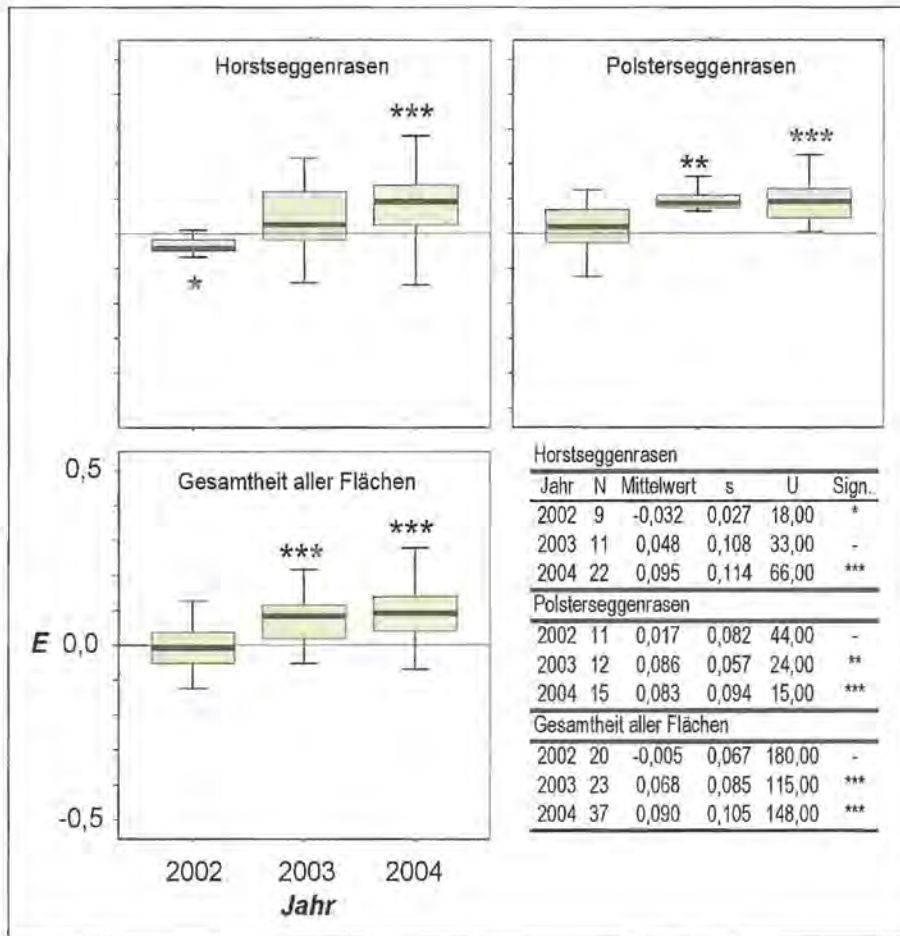


Abb. 30: Wirkung der Erwärmung auf das Wachstum der Arten im Horstseggenrasen, im Polsterseggenrasen sowie in beiden Ökosystemen gemeinsam. Der Effekt ist signifikant, wenn sich die mittlere Effektgröße signifikant von Null unterscheidet. Dargestellt sind die Effektgrößen (E) vor Beginn der eigentlichen Manipulation (2002) sowie nach einem (2003) bzw. zwei Jahren (2004) experimenteller Behandlung.

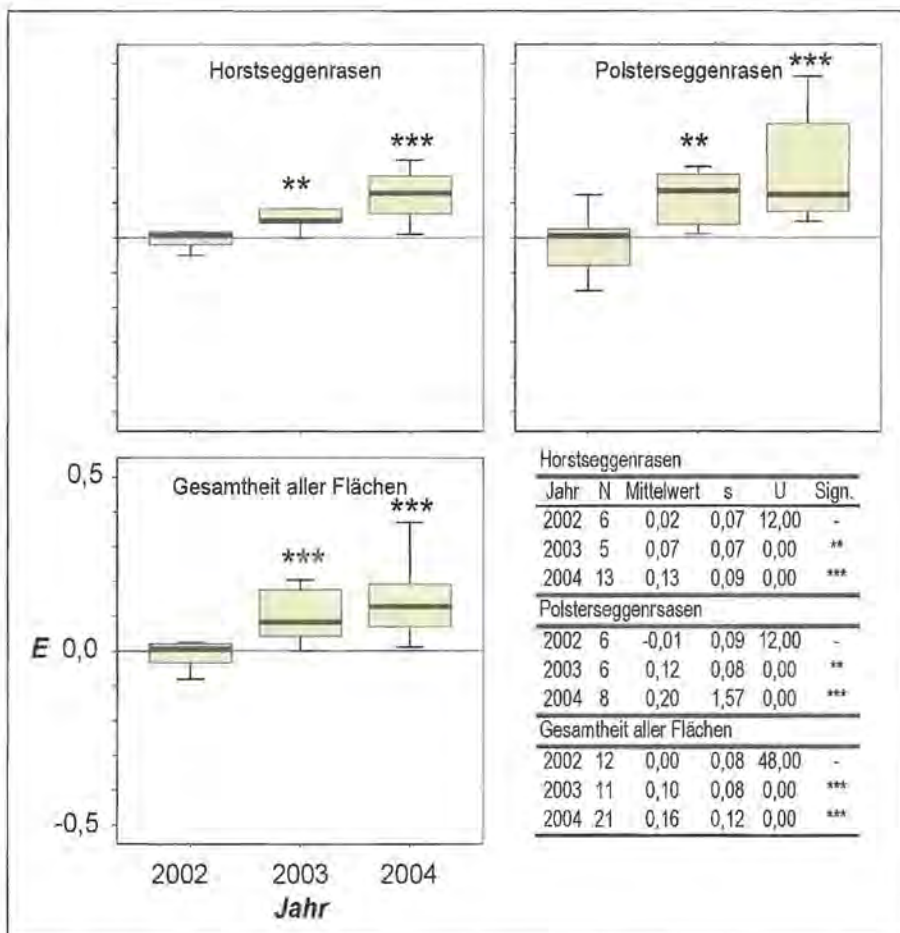


Abb. 31: Wirkung der Erwärmung auf die Reproduktion der Arten im Horstseggenrasen, im Polsterseggenrasen sowie in beiden Ökosystemen gemeinsam. Der Effekt ist signifikant, wenn sich die mittlere Effektgröße signifikant von Null unterscheidet. Dargestellt sind die Effektgrößen (E) vor Beginn der eigentlichen Manipulation (2002) sowie nach einem (2003) bzw. zwei Jahren (2004) experimenteller Behandlung.

Gesellschaft	Jahr	Entwicklungsstadium	N	Mittelwert	Standardabweichung	U	Sign.
Horstseggenrasen	2002	n. bl.	6	-0,034	0,028	6,00	*
		bl.	9	0,002	0,060	36,00	-
	2003	n. bl.	8	0,041	0,082	16,00	-
		bl.	8	0,069	0,110	8,00	*
	2004	n. bl.	11	0,103	0,080	11,00	**
		bl.	24	0,111	0,119	48,00	***
Polsterseggenrasen	2002	n. bl.	7	0,031	0,055	14,00	-
		bl.	10	-0,010	0,100	40,00	-
	2003	n. bl.	8	0,111	0,040	0,00	***
		bl.	10	0,085	0,081	20,00	*
	2004	n. bl.	9	0,068	0,108	9,00	**
		bl.	14	0,157	0,132	0,00	***
Gesamt	2002	n. bl.	13	0,001	0,544	78,00	-
		bl.	19	-0,004	0,082	152,00	-
	2003	n. bl.	16	0,076	0,072	32,00	***
		bl.	18	0,078	0,093	54,00	***
	2004	n. bl.	20	0,087	0,093	40,00	***
		bl.	38	0,128	0,124	76,00	***

Tab. 31: Wirkung der Erwärmung auf die nicht blühenden bzw. blühenden Individuen der untersuchten Arten in beiden Ökosystemen sowie für die Gesamtheit aller Flächen. Der Effekt ist signifikant, wenn sich die mittlere Effektgröße signifikant von Null unterscheidet. Dargestellt sind die Effektgrößen vor Beginn der eigentlichen Manipulation (2002) sowie nach einem (2003) bzw. zwei Jahren (2004) experimenteller Behandlung.

terseggenrasen signifikante Unterschiede zwischen den zwei Behandlungen auf, im Horstseggenrasen reagierte die Art dagegen nicht.

Insgesamt zeigte sich also, dass die Reaktionen der Arten auf eine Erwärmung artspezifisch sind sowie im Lauf der Zeit bzw. zwischen den Ökosystemen variieren. Insgesamt zeigten nur sehr wenige Arten keine Reaktion, keine Art zeigte eine negative Reaktion.

Wirkung auf das Wachstum

Sowohl für den Horstseggenrasen als auch für den Polsterseggenrasen kann eine signifikant positive Wirkung der Erwärmung auf das Wachstum der untersuchten Arten aufgezeigt werden (Abb. 30). Während der Effekt im Polsterseggenrasen bereits nach einer Saison experimenteller Erwärmung (2003) nachweisbar ist, ist er im Horstseggenrasen erst nach zwei Jahren der Behandlung (2004) signifikant. Über beide Ökosysteme hinweg ist der Effekt sowohl 2003 als auch 2004 hoch signifikant. Das Wachstum der Arten wird also nachweislich durch erhöhte Temperaturen stimuliert.

Wirkung auf die Reproduktion

Bezüglich der Reproduktion der Arten bietet sich ein vergleichbares Bild (Abb. 31). In beiden Ökosystemen ist bereits nach einer Saison experimenteller Erwärmung (2003) ein signifikant positiver Erwärmungseffekt nachweisbar. Nach zwei Jahren der Behandlung (2004) ist der Effekt sogar noch deutlicher ausgeprägt. Betrachtet man beide Ökosysteme gemeinsam, ergibt sich exakt dasselbe Bild. Neben dem Wachstum wird also auch die Reproduktion der Arten nachweisbar durch die induzierte Erwärmung stimuliert.

Wirkung auf blühende bzw. nicht blühende Individuen

Durch die Erwärmung profitieren in beiden Pflanzengesellschaften sowohl die blühenden als auch nicht blühenden Individuen der untersuchten Arten (Tab. 31).

Mit Ausnahme der nicht blühenden Individuen im Horstseggenrasen setzte der Erwärmungs-Effekt bereits nach einem Jahr experimenteller Behandlung (2003) ein und dauerte auch in 2004 an. Betrachtet man beide Vegetationseinheiten gemeinsam, so kann ebenfalls sowohl für die nicht blühenden als auch die blühenden Individuen ein signifikant positiver Effekt aufgezeigt werden; dies gilt für 2003 genauso wie für 2004. Der positive Effekt der Erwärmung ist also unabhängig vom Entwicklungsstadium der Arten. Während der positive Effekt bei den nicht blühenden Individuen einzig aus einer Stimulation des Wachstums resultiert, ist der Effekt bei den blühenden Individuen sowohl auf eine Stimulation des Wachstums als auch auf eine Stimulation der Reproduktion zurückzuführen.

Wirkung auf Wuchsformen

Im Horstseggenrasen reagieren alle drei Wuchsformen (Graminoide, perenne Krautige, Zwergsträucher) signifikant auf die Erwärmung (Abb. 32, Tab 32). Während bei den Graminoiden und den Zwergsträuchern die Reaktion bereits nach einer Saison der Erwärmung einsetzte und sich im Folgejahr steigerte, reagierten die perennen Krautigen erst im dritten Jahr des Experiments.

Im Polsterseggenrasen wiesen die Graminoiden in 2003 einen signifikanten Erwärmungs-Effekt auf, nicht aber in 2004. Die krautigen Arten zeigten bereits vor Beginn der Manipulation (2002) einen signifikant positiven Effekt, so dass die hochsignifikante Reaktion im letzten Jahr des Experiments nur bedingt auf die induzierte Erwärmung zurückgeführt werden kann. Die Zwergsträucher wurden sowohl 2003 als auch 2004 nachweisbar durch die Erwärmung in ihrem Wachstum bzw. ihrer Reproduktion gefördert.

Über beide Gesellschaften hinweg profitieren alle drei Lebensformen von der Erwärmung. Im Gegensatz zu den bereits nach einer Saison reagierenden Graminoiden und Zwergsträuchern kann für die perennen Krauti-

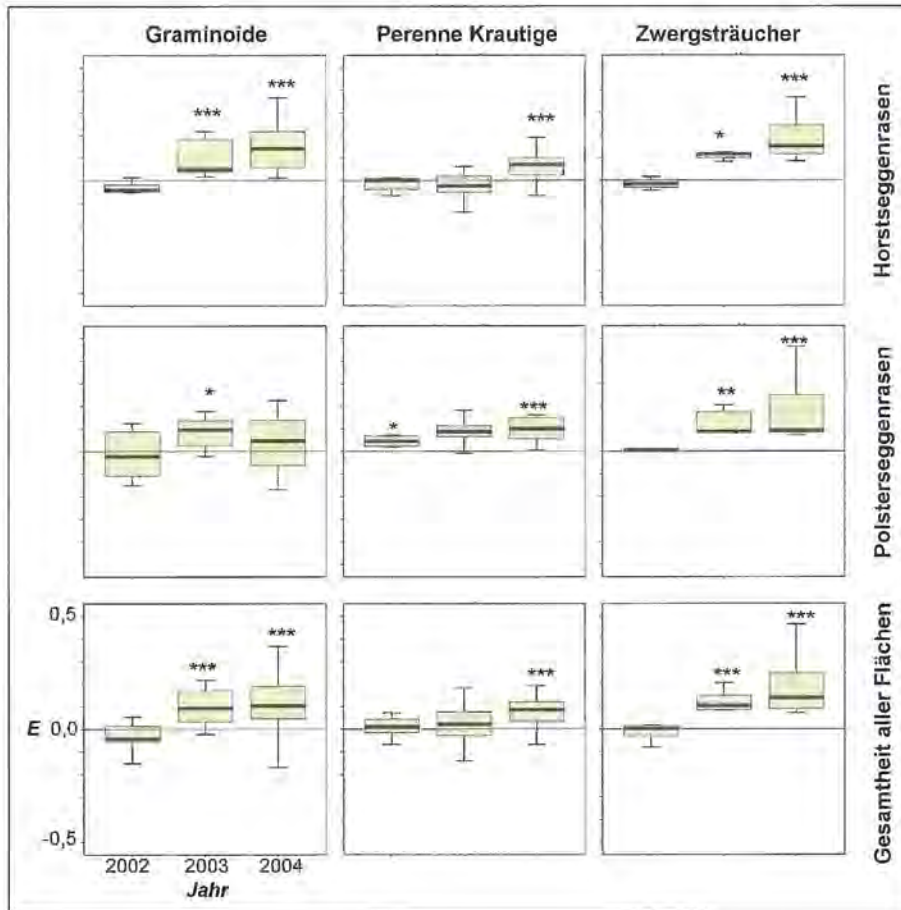


Abb. 32: Wirkung der Erwärmung auf verschiedene Wuchsformen im Horstseggenrasen (oben), im Polsterseggenrasen (Mitte) sowie in beiden Ökosystemen gemeinsam (unten). Der Effekt ist signifikant, wenn sich die mittlere Effektgröße signifikant von Null unterscheidet. Dargestellt sind die Effektgrößen (E) vor Beginn der eigentlichen Manipulation (2002) sowie nach einem (2003) bzw. zwei Jahren (2004) experimenteller Behandlung.

Gesellschaft	Jahr	Wuchsform	N	Mittelwert	s	U	Sign.
Horstseggenrasen	2002	Graminoid	5	-0,03	0,03	5,00	-
		Krautig	7	0,00	0,07	21,00	-
		Zwergstrauch	3	-0,02	0,03	3,00	-
	2003	Graminoid	7	0,10	0,09	0,00	***
		Krautig	6	-0,03	0,07	18,00	-
		Zwergstrauch	3	0,11	0,02	0,00	*
	2004	Graminoid	8	0,15	0,12	0,00	***
		Krautig	19	0,06	0,08	57,00	***
		Zwergstrauch	8	0,18	0,10	0,00	***
Polsterseggenrasen	2002	Graminoid	8	-0,02	0,11	32,00	-
		Krautig	4	0,05	0,03	0,00	*
		Zwergstrauch	5	0,01	0,07	10,00	-
	2003	Graminoid	8	0,08	0,07	8,00	*
		Krautig	5	0,09	0,07	5,00	-
		Zwergstrauch	5	0,13	0,06	0,00	**
	2004	Graminoid	4	0,04	0,16	4,00	-
		Krautig	12	0,11	0,09	0,00	***
		Zwergstrauch	7	0,18	0,15	0,00	***
Gesamt	2002	Graminoid	13	-0,02	0,08	65,00	-
		Krautig	11	0,02	0,06	33,00	-
		Zwergstrauch	8	0,00	0,06	32,00	-
	2003	Graminoid	15	0,09	0,08	15,00	***
		Krautig	11	0,03	0,09	44,00	-
		Zwergstrauch	8	0,12	0,05	0,00	***
	2004	Graminoid	12	0,11	0,14	12,00	***
		Krautig	31	0,08	0,09	93,00	***
		Zwergstrauch	15	0,18	0,12	0,00	***

Tab. 32: Wirkung der Erwärmung auf verschiedene Wuchsformen im Horstseggenrasen (oben), im Polsterseggenrasen (Mitte) sowie in beiden Ökosystemen gemeinsam (unten).

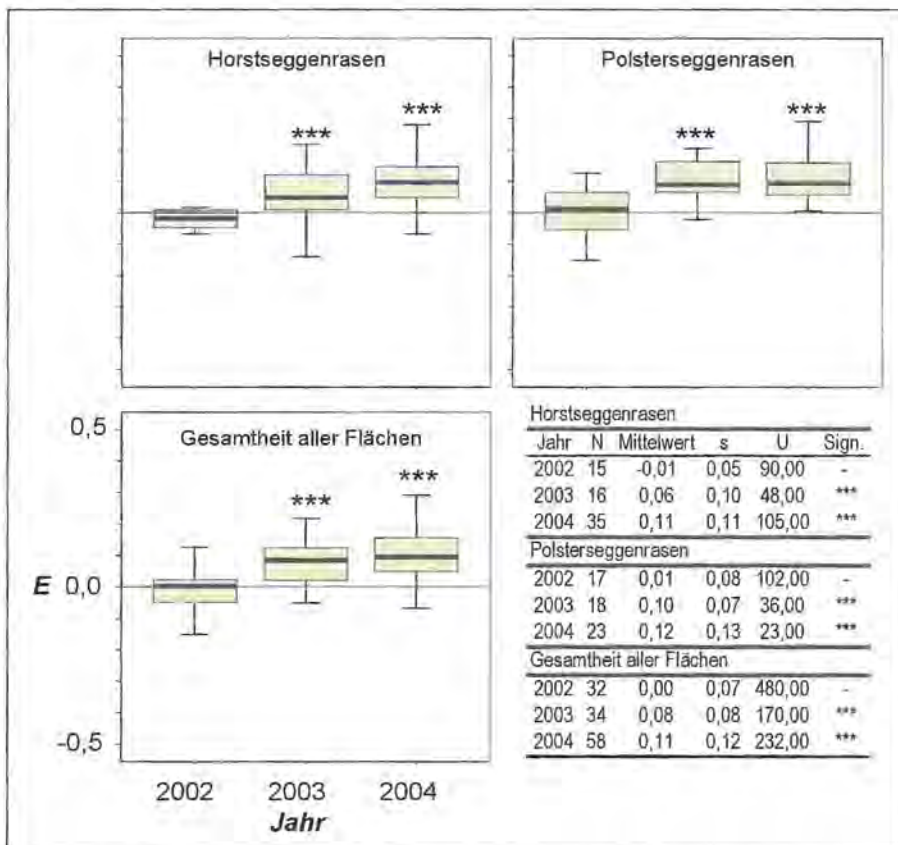


Abb. 33: Gesamteffekt der Erwärmung auf den Horstseggenrasen, den Polsterseggenrasen sowie auf alpine Kalkmagerrasen im weiteren Sinne. Der Effekt ist signifikant, wenn sich die mittlere Effektgröße signifikant von Null unterscheidet. Dargestellt sind die Effektgrößen (E) vor Beginn der eigentlichen Manipulation (2002) sowie nach einem (2003) bzw. zwei Jahren (2004) experimenteller Behandlung.

gen erst im letzten Jahr des Experiments ein signifikanter Effekt nachgewiesen werden. Von allen Wuchsformen reagieren die krautigen Arten insgesamt am langsamsten und am wenigsten stark.

Wirkung auf Ökosysteme

Betrachtet man über alle Arten und Parameter hinweg die Wirkung der Erwärmung auf das jeweilige Ökosystem (Vegetationstypus) sowie auf die Gesamtheit aller Flächen (alpine Kalk-Magerrasen im weiteren Sinne), so ergibt sich folgendes Bild: Sowohl für den Horstseggenrasen, den Polsterseggenrasen als auch die Gesamtheit aller Flächen kann ein signifikant positiver Erwärmungseffekt nachgewiesen werden (Abb. 33). Dies gilt sowohl für 2003 als auch für 2004. Dies unterstreicht die Tatsache, dass insgesamt die positiven Reaktionen (Zunahmen) die neutralen bzw. negativen Reaktionen (Abnahmen) deutlich überwiegen. Ein Großteil alpiner Pflanzenarten scheint also tatsächlich (zumindest kurzfristig) von einer Erwärmung zu profitieren.

3.4.2.4 Phänologie

Auf den erwärmten Flächen finden der Blühbeginn, die Kulmination der Blüte und das Ende der Blüte durchschnittlich zu einem früheren Zeitpunkt statt als auf den Kontrollflächen (Ausnahme: Ende der Blüte bei *Anthyllis vulneraria*; vgl. Abb. 34 und Tab. 33). Die zeitliche Vorverlagerung der drei Entwicklungsphasen schwankt dabei zwischen durchschnittlich zwei bis hin zu neun Tagen. Die stärksten Reaktionen zeigen die zwei spät im Jahr blühenden Arten *Stachys alopecuroides* und *Campanula*

nula scheuchzeri. Für die von allen Arten am spätesten blühende Art *Campanula scheuchzeri* sind die Unterschiede zwischen den zwei Behandlungen für den Blühbeginn sowie die Kulmination der Blütenentwicklung signifikant (Tab. 33). Eine Erwärmung führt also tendenziell zu einer Beschleunigung der Entwicklungsgeschwindigkeit der Arten. Bei spät blühenden Arten ist der Effekt stärker ausgeprägt.

3.4.2.5 Keimung und Etablierung

Das für die Einsaat im Gelände verwendete Saatgut zeigte unter standardisierten Bedingungen eine gute Keimfähigkeit. Die Keimraten der drei berücksichtigten Arten im Brutschrank betragen 79 (*Pinus mugo*), 82 (*Dactylis glomerata*) bzw. 86 % (*Aposperis foetida*; Tab. 34).

Im Gelände war die Anzahl der sich etablierenden Individuen vergleichsweise gering. So betrug die Etablierungsrate zu Ende der ersten Vegetationsperiode durchschnittlich 4,8 % bei *Pinus mugo*, 1,3 % bei *Aposperis foetida* und nur 0,8 % bei *Dactylis glomerata*. Am Ende der zweiten Vegetationsperiode lag die Etablierungsrate bei durchschnittlich 4,4 (*Pinus mugo*), 1,7 (*Aposperis foetida*) bzw. 1,0 % (*Dactylis glomerata*). Während die Etablierungsrate bei *Pinus mugo* über den ersten Winter abgenommen hat, hat sie sich bei den zwei anderen Arten geringfügig erhöht. Offenbar konnten bei *Aposperis foetida* und *Dactylis glomerata* auch in der zweiten Vegetationsperiode nach Einsaat noch Samen keimen und zur Etablierung gelangen. Die Mortali-

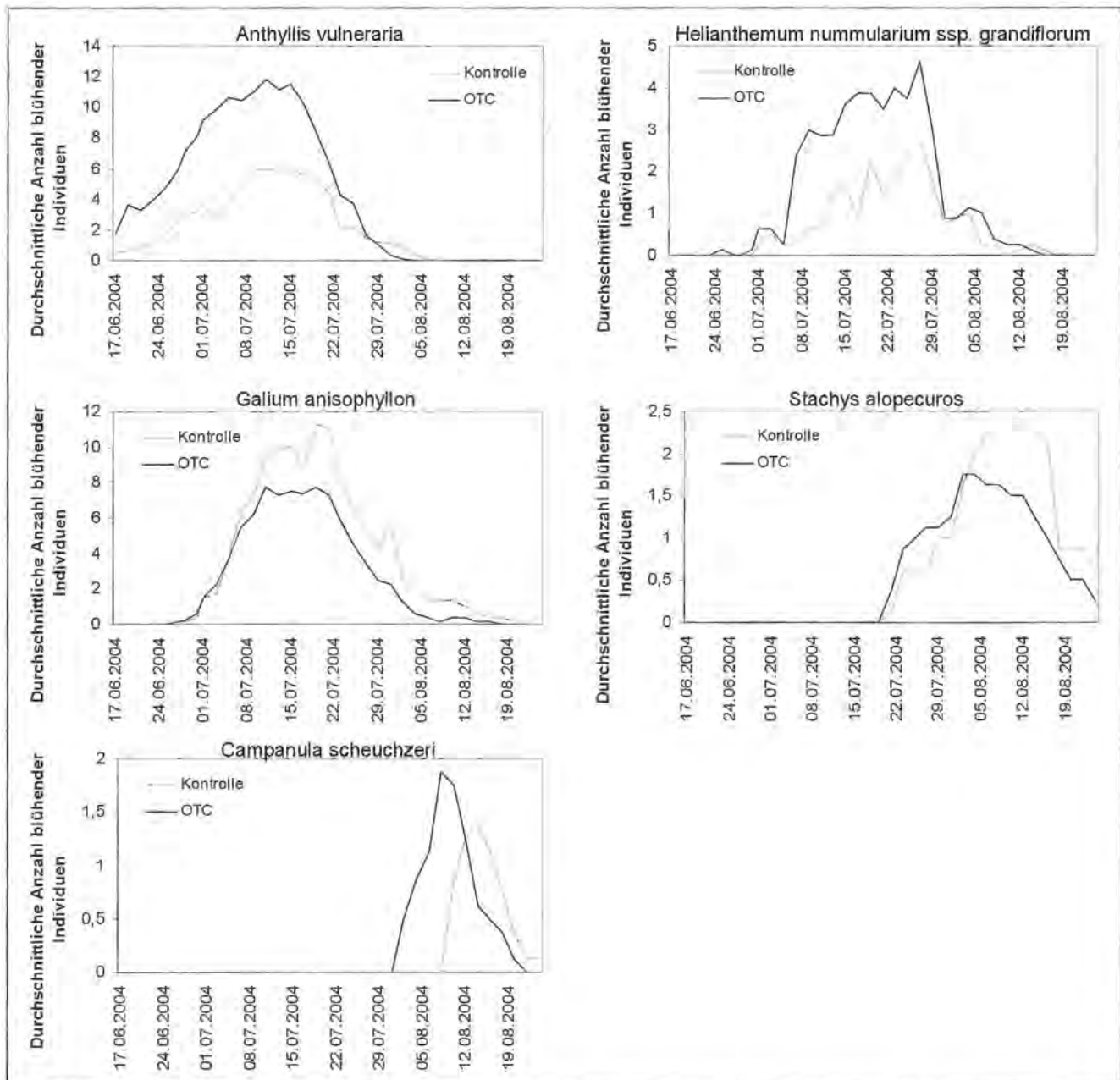


Abb. 34: Verlauf der Blüte ausgesuchter Arten auf den erwärmten (schwarz) bzw. nicht erwärmten Flächen (grau) im Horstseggenrasen.

tät der gekeimten Pflanzen über den Winter war – wider Erwarten – bei allen Arten gering.

Die durchschnittliche Etablierungsrate ist bei allen drei Arten unter erwärmten Bedingungen geringfügig höher als unter nicht erwärmten Bedingungen; dies gilt sowohl für 2003 als auch für 2004. Statistisch nachweisbar sind die Unterschiede allerdings nicht (Tab. 35).

Während für keine der drei Arten ein signifikanter Effekt der Erwärmung auf die Etablierung nachweisbar ist, kann für *Pinus mugo* und *Aposeris foetida* ein signifikanter Effekt der Pflanzengesellschaft (des Vegetationstypus) auf die Etablierung aufgezeigt werden (Tab. 35). So etablierten sich im Mittel signifikant mehr Individuen von *Pinus mugo* im Polsterseggenrasen als im Horstseggenrasen. Bei *Aposeris foetida* ist es umgekehrt: Be-

züglich dieser Art weist der Horstseggenrasen eine signifikant höhere Etablierungsrate auf als der Polsterseggenrasen. *Dactylis glomerata* etablierte sich im Polsterseggenrasen geringfügig besser als im Horstseggenrasen; der Unterschied ist allerdings statistisch nicht absicherbar.

Für *Pinus mugo* kann ferner eine signifikante Interaktion zwischen Erwärmung und Gesellschaft aufgezeigt werden. Eine nach Gesellschaften getrennte Analyse der Etablierung offenbart eine für beide Ökosysteme gegenläufige Reaktion: Während im Horstseggenrasen die Etablierung auf den Kontrollflächen im Mittel höher ist als auf den OTC-Flächen, ist es im Polsterseggenrasen gerade umgekehrt. Dort weisen die erwärmten Flächen eine (sogar signifikant) höhere Etablierungsrate auf als die nicht erwärmten Flächen (Tab. 36).

Art	Parameter	Behandlung	N	Mittelwert	Standardabweichung	Diff.	T	Sign.
<i>Anthyllis vulneraria</i>	Beginn der Blüte	Kontrolle	5	180,8	8,4	-8,8	1,389	-
		OTC	2	172,0	1,4			
	Kulmination der Blüte	Kontrolle	8	191,5	8,0	-2,8	0,679	-
		OTC	7	188,7	7,9			
	Ende der Blüte	Kontrolle	8	208,0	10,9	5,0	-1,256	-
		OTC	7	213,0	2,8			
<i>Helianthemum nummularium ssp. grand.</i>	Beginn der Blüte	Kontrolle	7	193,0	9,8	-4,6	0,987	-
		OTC	8	188,4	8,4			
	Kulmination der Blüte	Kontrolle	7	203,6	7,5	-1,6	0,426	-
		OTC	8	202,0	6,8			
	Ende der Blüte	Kontrolle	7	219,6	5,0	-2,3	0,650	-
		OTC	8	217,3	8,6			
<i>Galium anisophyllum</i>	Beginn der Blüte	Kontrolle	8	185,9	4,8	-3,0	1,460	-
		OTC	7	182,9	3,1			
	Kulmination der Blüte	Kontrolle	8	199,0	6,9	-2,0	0,606	-
		OTC	7	197,0	5,7			
	Ende der Blüte	Kontrolle	8	221,0	10,0	-3,7	0,716	-
		OTC	7	217,3	10,0			
<i>Stachys alopecuroides</i>	Beginn der Blüte	Kontrolle	5	211,4	8,1	-6,4	1,728	-
		OTC	7	205,0	2,3			
	Kulmination der Blüte	Kontrolle	5	216,2	7,7	-6,6	1,802	-
		OTC	7	209,6	5,1			
	Ende der Blüte	Kontrolle						
		OTC						
<i>Campanula scheuchzeri</i>	Beginn der Blüte	Kontrolle	4	224,5	1,9	-8,2	7,254	***
		OTC	6	216,3	1,6			
	Kulmination der Blüte	Kontrolle	4	225,5	2,5	-7,2	3,692	**
		OTC	6	218,3	3,3			
	Ende der Blüte	Kontrolle	3	232,3	3,1	-6,0	1,877	-
		OTC	6	226,3	6,5			

Tab. 33: Vergleich von Beginn, Kulmination und Ende der Blüte (Tag im Jahr) ausgewählter Arten zwischen erwärmten und nicht erwärmten Flächen.

Art	N	Mittelwert	Standardabweichung
<i>Pinus mugo</i>	5	79,2	7,7
<i>Aposeris foetida</i>	5	85,6	7,8
<i>Dactylis glomerata</i>	5	81,6	8,3

Tab. 34: Keimraten der Arten unter standardisierten Bedingungen im Brutschrank.

Art	experimenteller Faktor	N	2003					2004						
			\bar{x}	s	Diff.	df	F	Sign.	\bar{x}	s	Diff.	df	F	Sign.
<i>Pinus mugo</i>	Erwärmung	0	3,1	4,0	3,4	1	3,744	-	2,5	3,5	3,9	1	5,379	-
		1	6,6	8,6					6,4	8,4				
	Gesellschaft	HS	1,1	1,8	7,6	1	18,123	*	0,7	1,3	7,5	1	20,152	*
		PS	6,6	7,9					8,2	7,8				
	Erwärmung*Gesellschaft				1	7,339	*				1	8,083	*	
<i>Aposeris foetida</i>	Erwärmung	0	1,0	1,9	0,5	1	0,655	-	1,3	1,9	0,8	1	1,352	-
		1	1,5	1,9					2,1	2,7				
	Gesellschaft	HS	2,1	2,2	-1,8	1	8,023	*	2,9	2,6	-2,6	1	13,448	*
		PS	0,4	1,0					0,4	0,9				
	Erwärmung*Gesellschaft				1	0,000	-				1	0,008	-	
<i>Dactylis glomerata</i>	Erwärmung	0	0,4	0,8	0,7	1	0,517	-	0,6	1,6	0,7	1	0,785	-
		1	1,1	3,7					1,3	2,8				
	Gesellschaft	HS	0,3	0,4	1,1	1	1,234	-	0,1	0,3	1,7	1	4,729	-
		PS	1,3	3,7					1,8	3,0				
	Erwärmung*Gesellschaft				1	0,517	-				1	0,318	-	

Tab. 35: Einfluss der Erwärmung bzw. des Vegetationstypus (Gesellschaft) auf die Etablierungsrate (%) am Ende der ersten bzw. zweiten Vegetationsperiode nach Einsaat.

Gesellschaft	Behandlung	N	2003					2004				
			\bar{x}	s	Diff.	T	Sign.	\bar{x}	s	Diff.	T	Sign.
Horstseggenrasen	Kontrolle	8	1,8	2,3	-1,4	1,640	-	1,1	1,6	-0,9	1,451	-
	OTC	8	0,4	0,5				0,3	0,5			
Polsterseggenrasen	Kontrolle	8	4,5	5,0	8,3	-2,390	*	3,9	4,5	8,6	-2,624	*
	OTC	8	12,8	8,4				12,5	8,16			

Tab. 36: Durchschnittliche Etablierungsrate von *Pinus mugo* am Ende der ersten bzw. zweiten Vegetationsperiode nach Einsaat auf den erwärmten bzw. nicht erwärmten Flächen getrennt nach Horst- und Polsterseggenrasen.

3.5 Diskussion

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

Im Rahmen des Erwärmungsexperiments wurden die Auswirkungen einer Temperaturerhöhung auf Vegetation und Bodenprozesse alpiner Kalkmagerrasen untersucht. Während im Boden ablaufende Prozesse (Streubau, N-Mineralisation) durch die Erwärmung nicht nachweisbar verändert wurden, konnten im Bereich der Vegetation erwärmungsbedingte Reaktionen nachgewiesen werden.

Ein Großteil der untersuchten Arten wurde im Wachstum und/oder der Reproduktion durch die Erwärmung gefördert. Wenige Arten zeigten keine Reaktion, keine einzige Art reagierte negativ auf die Temperaturerhöhung. Über alle Arten hinweg wurde sowohl das Wachstum als auch die Reproduktion nachweislich durch die Erwärmung stimuliert. Der Erwärmungseffekt variierte zwischen verschiedenen Wuchsformen. Insgesamt zeigten Zwergsträucher und Graminoide die stärkste Reaktion; perenne Krautige reagierten am langsamsten und am wenigsten stark. Die zwei untersuchten Vegetationstypen unterschieden sich hinlänglich ihrer Reaktion nicht.

Die Artenzusammensetzung der Aufnahmeflächen und damit verbunden die Artenzahl veränderten sich durch die Erwärmung nicht. Eine erwärmungsbedingte Änderung der Häufigkeit (Frequenz, mittlere Deckung) konnte nur für sehr wenige der Arten aufgezeigt werden.

Die Blühentwicklung (Beginn, Kulmination bzw. Ende der Blüte) ausgewählter Arten wurde durch die Erwärmung beschleunigt. Der Effekt ist insbesondere bei spät blühenden Arten ausgeprägt.

Die Etablierung von Arten tieferer Lagen wurde stärker durch den jeweiligen Vegetationstyp als durch die Erwärmung bestimmt. Insgesamt war der Etablierungserfolg auf den erwärmten Flächen geringfügig (aber nicht nachweisbar) höher als auf den nicht erwärmten Flächen.

Methodik der Erwärmung

Die Frage, ob OTCs ein geeignetes Instrument darstellen, eine Temperaturerhöhung zu simulieren, wird seit einiger Zeit intensiv diskutiert (z. B. KENNEDY 1995). Wie alle Systeme, die zur Simulation einer Erwärmung herangezogen werden, führen auch OTCs – neben der gewollten Temperaturerhöhung – zu ungewollten ökologischen Nebeneffekten. MARION et al. (1997) nennen in diesem Zusammenhang die Induzierung von Temperaturextremen, veränderte Licht-, Feuchtigkeits- und Windverhältnisse, Änderungen des Gaswechsels sowie eine Beeinflussung der Zoozönose.

Eine Wirkung der OTCs als ausgeprägte Hitze- oder Kältefalle wurde im Rahmen des Experiments nicht beobachtet. So konnte beispielsweise die von GUGERLI (2001) beschriebene nächtliche Abkühlung innerhalb

der Kammern nicht festgestellt werden. Die OTCs führten dagegen tendenziell sogar zu einer Reduktion der Frostereignisse. Der gewünschte Erwärmungseffekt war gleichermaßen tagsüber als auch nachts ausgeprägt (vgl. Kap. 3.4.1.1). Eine abnormale Überhitzung innerhalb der Kammern wurde ebenfalls nicht gemessen. Die Installation der OTCs zwei cm über der Bodenoberfläche könnte zu einem insgesamt eher ausgeglichenen Temperaturklima geführt haben, da durch die – verglichen mit mehr geschlossenen Systemen – verstärkte Ventilation und Öffnung sowohl die Abfuhr warmer als auch kalter Luftmassen begünstigt wird. Dadurch kann auch erklärt werden, dass die gemessene Temperaturerhöhung eher im unteren Bereich der normalerweise für OTCs berichteten Spanne von ca. 1,2 bis 2,0°C liegt (vgl. z. B. MARION et al. 1997, ERSCHBAMER 2001).

Ein Einfluss der OTCs auf die Feuchtigkeitsbedingungen konnte nicht nachgewiesen werden. Weder eine kammerbedingte Erniedrigung der rel. Luftfeuchtigkeit (z. B. MARION et al. 1997) noch eine Änderung des Bodenwassergehalts (z. B. ERSCHBAMER 2001) konnten aufgezeigt werden.

Veränderungen der Lichtqualität bzw. -quantität dürften aufgrund des verwendeten Materials keine große Rolle spielen. So besitzt das verwendete Material im sichtbaren Wellenlängenbereich sowie im UV-A-Bereich eine Transmission von 90 %; im UV-B-Bereich beträgt die Transmission durchschnittlich 80 % (Angaben des Herstellers). Allerdings muss damit gerechnet werden, dass der Anteil transmittierten Lichts unter Geländebedingungen aufgrund geänderter Einfallwinkel etwas geringer ausfällt (KENNEDY 1995).

Veränderungen der Windsituation und damit auch der Gaskonzentrationen (z. B. CO₂) wurden zwar nicht eigens untersucht, dürften aufgrund der zusätzlichen Öffnung des Systems im Bereich der Bodenoberfläche und der damit verbundenen guten Ventilation aber ebenfalls keine ausgeprägte Rolle gespielt haben. Selbst bei niedrigen Windgeschwindigkeiten war die Vegetation innerhalb der Kammern in Bewegung (pers. Beobachtung).

Die insgesamt vergleichsweise offene Konstruktion der OTCs hat auch den Ausschluss der Zoozönose gering gehalten. Herbivorie durch Invertebraten sowie durch Wirbeltiere konnte sowohl innerhalb als auch außerhalb der Kammern beobachtet werden. Auch bestäubende Insekten waren regelmäßig in den Kammern anzutreffen.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die verwendeten OTCs die Temperatur effizient erhöhen (die induzierte Erwärmung von 0,6 bis 1,4°C entspricht weitestgehend der tatsächlichen Erwärmung während der letzten Jahrzehnte), ohne die Extreme (Hitze, Kälte) unnatürlich zu verschärfen. Eine vergleichsweise offene Konstruktion lässt die Erwärmung zwar etwas geringer ausfallen als bei anderen in der Literatur verwendeten Modellen, allerdings werden dadurch ungewollte ökolo-

gische Effekte minimiert. Insgesamt zeigen die Ergebnisse, dass die verwendeten OTCs ein geeignetes Instrument darstellen, während der Vegetationsperiode eine Temperaturerhöhung im Gelände zu erzeugen (MARRION et al. 1997, HOLLISTER & WEBBER 2000). Andere Effekte der globalen Erwärmung (z. B. Verfrühung der Schneeschmelze, Auftreten von Extremereignissen) können mittels der gewählten Methodik allerdings nicht abgebildet werden.

Wirkung auf Wachstum, Reproduktion und Phänologie

Auswirkungen einer Temperaturerhöhung auf das Wachstum und die Reproduktion alpiner Pflanzenarten wurden im Rahmen mehrerer Erwärmungsexperimente untersucht. Während die meisten Untersuchungen eine Stimulation von Wachstum und/oder Reproduktion der Arten feststellen (z. B. TOTLAND 1997, WELKER et al. 1997, TOTLAND & NYLEHN 1998, NYLEHN & TOTLAND 1999, TOTLAND 1999, ERSCHBAMER 2001, GUGERLI & BAUERT 2001, WADA et al. 2002, KUDO & SUZUKI 2003, SANDVIK et al. 2004, KLANDERUD 2005), berichten nur wenige Untersuchungen über keine (z. B. KUDO & SUZUKI 2003, SANDVIK et al. 2004) oder aber eine negative Reaktion von Arten (z. B. WADA et al. 2002, SAAVEDRA et al. 2003). Offenbar profitiert ein großer Teil alpiner Pflanzenarten – wie auch im vorliegenden Experiment – primär tatsächlich von einer Temperaturerhöhung. Konkurrenzbedingte Einschränkungen spielen, zumindest kurzfristig, keine ausgeprägte Rolle.

Dass Wachstum und Reproduktion alpiner Pflanzenarten durch eine Erwärmung stimuliert werden, wird auch von ARFT et al. (1999) bestätigt. Im Rahmen einer Meta-Analyse konnte ein positiver Effekt einer Temperaturerhöhung auf das vegetative Wachstum und den Reproduktionserfolg der untersuchten Arten aufgezeigt werden.

Die Tatsache, dass die Reaktion einer Art zwischen verschiedenen Vegetationstypen variieren kann (vgl. z. B. Reaktion von *Androsace chamaejasme* im Polsterseggenrasen und im Horstseggenrasen) wird auch in der Literatur beschrieben. So nennen beispielsweise KUDO & SUZUKI (2003) Unterschiede in der Reaktion von Arten zwischen arktischen und alpinen Ökosystemen. WADA et al. (2002) finden konträre Artreaktionen zwischen verschiedenen Vegetationstypen innerhalb ihres Untersuchungsgebiets. Vergleicht man die Reaktion von Arten in der alpinen Stufe des Nationalparks Berchtesgaden mit anderen Untersuchungen, so zeigen sich ebenfalls Unterschiede. Während beispielsweise die von WELKER et al. (1997) für *Dryas octopetala* nachgewiesene signifikante Zunahme der Sprosslänge im Rahmen des vorliegenden Experiments bestätigt wird, zeigt *Vaccinium vitis-idaea* (stark positive Reaktion im vorliegenden Experiment) eine von der Literatur abweichende Reaktion (keine Reaktion bei KUDO & SUZUKI 2003). Die Reaktion einer Art auf eine Erwärmung wird also ganz wesentlich durch die jeweiligen ökosystemaren Rahmenbedingungen bestimmt.

Die Ergebnisse zeigen, dass bei alleiniger Betrachtung einzelner Arten verallgemeinernde Aussagen über die Reaktion der Vegetation und eine Übertragbarkeit der Ergebnisse auf andere Regionen oder Vegetationstypen schwierig sind. Betrachtet man dagegen übergeordnete, funktionelle Hierarchieebenen (z. B. Wuchsformen, Plant Functional Types) ist eine Übertragbarkeit und Verallgemeinerung eher möglich (z. B. BERNHARDT 2005). Tatsächlich zeigt sich, dass ein Vergleich der Reaktion verschiedener kältegeprägter Ökosysteme auf eine Erwärmung anhand von Wuchsformen eher möglich ist als auf der Basis einzelner Arten. So konnten DORMANN & WOODIN (2002) anhand von 36 Erwärmungsexperimenten, die in der Arktis durchgeführt wurden, nachweisen, dass die Biomasse von Sträuchern und Gräsern signifikant durch eine Erwärmung erhöht wird; krautige Arten und Kryptogamen zeigen dagegen keine Reaktion. Auch ZHANG & WELKER (1996) finden innerhalb eines alpinen Tundra-Ökosystems in Tibet ausgeprägte Biomassezuwächse bei Gräsern, während krautige Arten erwärmungsbedingt in ihrer Biomasse abnehmen. In einem subalpinen Rasen in den Rocky Mountains führt eine Erwärmung zu einer ausgeprägten Stimulation von Sträuchern; graminoiden Arten zeigen keine, krautige Arten eine negative Reaktion (HARTE & SHAW 1995). Diese Ergebnisse stimmen mit der vorliegenden Untersuchung im Wesentlichen überein. Während vor allem Sträucher und Graminoide durch eine induzierte Erwärmung stimuliert werden, zeigen krautige Arten insgesamt eine schwächere Reaktion.

Als Ursachen für das opportunistische Verhalten der Gräser werden beispielsweise die hohe Blattfläche genannt oder die Fähigkeit, die Ressourcenverteilung kurzfristig zu ändern (ZHANG & WELKER 1996); das erstgenannte Kriterium dürfte wohl auch für die meisten Sträucher zutreffen. Als weitere Ursache für die starke Reaktion der Graminoiden und immergrüner Sträucher (alle im Rahmen des Experiments untersuchten Zwergsträucher sind immergrün; vgl. KLOTZ et al. 2002) wird die Fähigkeit angeführt, günstige Wachstumsbedingungen am Ende der Vegetationsperiode effizient nutzen zu können (z. B. ZHANG & WELKER 1996, WELKER et al. 1997). Da die induzierte Erwärmung mit einer Verlängerung der Vegetationsperiode verbunden ist, könnte sich diese Fähigkeit tatsächlich positiv auf das Wachstum und die Reproduktion dieser Lebensformen auswirken.

Unterschiede in der Reaktion zwischen den Lebensformen könnten auch in deren Morphologie begründet liegen. Während die photosynthetisch aktive Biomasse von Grasartigen und Sträuchern mehr oder minder über die gesamte Höhe des Bestandes verteilt ist, sitzen die Blätter vieler krautiger Arten (v. a. Rosettenpflanzen; z. B. *Androsace chamaejasme*, *Ranunculus montanus*) nahe an der Bodenoberfläche, also in den untersten Schichten der Bestände. Da die photosynthetisch aktive Strahlung auch in den vergleichsweise niedrigwüchsigen alpinen Rasen in unteren Bestandesschichten deutlich abnimmt (vgl. KÖRNER 1999), ist die Produktivität dieser Arten möglicherweise stärker durch den Lichtge-

nuss als durch die Temperatur limitiert. Entsprechend könnten solche krautige Arten nicht in dem Umfang von der induzierten Erwärmung profitieren wie Sträucher oder Graminoide.

Nicht nur Wachstum und Reproduktion werden von der Erwärmung beeinflusst, sondern auch die Phänologie. So konnte eine tendenzielle Verfrühung des Blühbeginns, der Kulmination der Blüte sowie des Blühendes aufgezeigt werden; für *Campanula scheuchzeri* waren die Unterschiede zwischen erwärmten und nicht erwärmten Flächen signifikant. Auch andere experimentelle Untersuchungen können eine erwärmungsbedingte Verfrühung der Phänophasen alpiner Pflanzenarten aufzeigen, so z. B. ALATALO & TOTLAND (1997), TOTLAND (1997), WELKER et al. (1997), ARFT et al. (1999) bzw. TOTLAND (1999). Neben einer Beschleunigung der Blühentwicklung konnte beispielsweise auch eine frühere Fruchtreifung nachgewiesen werden (ALATALO & TOTLAND 1997). Die Seneszenz alpiner Pflanzenarten findet dagegen tendenziell später im Jahr statt (ARFT et al. 1999). Die experimentell induzierte Verlängerung der Vegetationsperiode schlägt sich also auch in der phänologischen Entwicklung der Arten nieder.

Die experimentellen Ergebnisse decken sich mit langfristigen phänologischen Untersuchungsreihen, die einen klaren Zusammenhang zwischen der voranschreitenden globalen Erwärmung und der phänologischen Entwicklung von Pflanzen- (aber auch Tierarten) nachgewiesen haben (vgl. z. B. MENZEL & FABIAN 1999, PENUELAS & FILELLA 2001, FITTER & FITTER 2002, SPARKS & MENZEL 2002). Während diese Untersuchungen zeigen, dass insbesondere früh blühende Arten durch die Erwärmung beeinflusst werden (vgl. FITTER & FITTER 2002, SPARKS & MENZEL 2002, WALTHER 2004), weisen im vorliegenden Experiment eher die spät im Jahr blühenden Arten Veränderungen der phänologischen Entwicklung auf. Diese Beobachtung stimmt mit der Hypothese überein, dass in kältegeprägten Ökosystemen mit einer kurzen Vegetationsperiode spät blühende Arten stärker von einer Erwärmung profitieren als früh blühende Arten. Letztere könnten längerfristig sogar benachteiligt sein, da sie aufgrund einer Vorverlagerung der Schneeschmelze einem erhöhten Frostrisiko unterliegen (MOLAU 1993).

Direkte und indirekte Temperatureffekte

Eine Temperaturerhöhung kann sich kurzfristig sowohl direkt als auch indirekt auf die Vegetation auswirken (z. B. JONASSON et al. 1999, RUSTAD et al. 2001). Da die mikrobielle Aktivität in Ökosystemen kalter Klimate durch niedrige Temperaturen begrenzt ist (REHDER 1970), könnte sich eine Erwärmung in kalten Regionen indirekt über einen erhöhten Streuabbau verbunden mit einer vermehrten Freisetzung von Nährstoffen (speziell Nitrat und Ammonium) bemerkbar machen (z. B. NADDELHOFFER et al. 1991). Tatsächlich konnte im Rahmen mehrerer Erwärmungsexperimente in den Alpen bzw. der Arktis eine Erhöhung der N-Mineralisation nachgewiesen werden (z. B. KOLB & REHFUESS 1997,

HARTLEY et al. 1999, SCHMIDT et al. 1999, RUSTAD et al. 2001). Allerdings gibt es auch Beispiele, in denen kein Zusammenhang zwischen einer induzierten Temperaturerhöhung und einer vermehrten N-Freisetzung besteht (z. B. JONASSON et al. 1993, ROBINSON et al. 1995).

Als Hauptursache für die konträren Ergebnisse ist das unterschiedliche Ausmaß der jeweils induzierten Erwärmung anzusehen. Während bei einer Erhöhung der Bodentemperatur um weniger als 2°C i. d. R. keine nachweisbaren Effekte auftreten, ist dies bei einer Temperaturerhöhung über dieses Maß hinaus hingegen häufig der Fall (vgl. z. B. JONASSON et al. 1993, ROBINSON 2002). Die Tatsache, dass im Rahmen des vorliegenden Experiments weder ein signifikant vermehrter Streuabbau noch eine Erhöhung der Nitrat- bzw. Ammoniumkonzentration im Bodenwasser nachgewiesen werden konnte, könnte also in der vergleichsweise geringen Erwärmung des Oberbodens zwischen 0,3 und 1,4°C begründet liegen (vgl. Tab. 23 und Tab. 24).

Da die Bodenfeuchte mit der Temperatur in Wechselbeziehung steht, können auch experimentell induzierte Änderungen der Bodenfeuchte zu unterschiedlichen Resultaten führen (ROBINSON 2002). Da im vorliegenden Fall der Bodenwassergehalt durch die Installation der Kammern aber nicht – wie in anderen Experimenten der Fall – verringert wurde, kann eine durch Erniedrigung der Bodenfeuchte bedingte Hemmung der Abbauprozesse ausgeschlossen werden.

Konzentrationen von Ammonium- und Nitraten in wässrigen Lösungen sind als Indikator für Mineralisationsprozesse nur bedingt geeignet (KÖRNER 1999). Trotz hoher Mineralisationsraten können die Konzentrationen freier Ionen in der Bodenlösung gering sein, da sie – gerade unter nährstoffarmen Verhältnissen – unmittelbar von der Vegetation oder Mikroorganismen aufgenommen und festgelegt werden. So fanden beispielsweise INESON et al. (1998) trotz erhöhter Stickstofffreisetzung unter erwärmten Bedingungen geringere Nitratkonzentrationen auf den erwärmten als auf den Kontrollflächen (Bodentyp: Braunerde). Als Ursache nennen sie die verstärkte Aufnahme durch die Vegetation. Vergleichbare Effekte könnten also auch im vorliegenden Fall eine möglicherweise tendenziell erhöhte (wenn auch nicht nachweisbare) Stickstofffreisetzung maskiert haben.

Insgesamt sind die Temperatureffekte auf den Stickstoff-Kreislauf im vorliegenden Experiment aber wohl eher als gering einzustufen. Als Hauptursache dafür kommt insbesondere die (verglichen mit anderen Experimenten) geringe Erhöhung der Bodentemperatur in Frage. Die im Rahmen des Experiments gefundene Stimulation von Wachstum, Reproduktion und Entwicklungsgeschwindigkeit ist daher insgesamt wohl eher auf direkte (Erhöhung der Photosyntheseleistung, Verlängerung der Produktionszeit) als auf indirekte Temperatureffekte (verbesserte Nährstoffverfügbarkeit) zurückzuführen.

Auswirkungen auf Populations- und Bestandesebene

Unterschiedliche Reaktionen von Arten bzw. Wuchsformen auf eine Erwärmung (siehe oben) können sich mittelfristig auf die Struktur von Pflanzenbeständen auswirken. So fanden beispielsweise KUDO & SUZUKI (2003), dass eine künstliche Erwärmung über fünf Jahre das Wachstum weniger bestimmter Arten förderte, während andere Arten die Temperaturerhöhung nicht zu ihrem Vorteil nutzen konnten. Veränderungen der Vertikal- (Differenzierung in zwei Schichten) sowie der Horizontalstruktur (erhöhter Vegetationsschluss) waren die Folge. Auch HARTE & SHAW (1995) berichten über erwärmungsbedingte Veränderungen der Dominanzstruktur in einem subalpinen Rasen der Rocky Mountains.

Derartige strukturelle Änderungen können die Interaktionen zwischen den Arten, insbesondere das Konkurrenzgefüge ändern. Eine Unterdrückung nicht reagierender, unterständiger bzw. allgemein konkurrenzschwacher Arten kann die Folge sein (z. B. HARTE & SHAW 1995, KUDO & SUZUKI 2003). Längerfristig ist deshalb sogar mit Änderungen der Artenzusammensetzung zu rechnen. So reduzierte sich in einem arktischen Tundra-Ökosystem die Artenzahl während neun Jahren experimenteller Erwärmung um mehr als 30 % (CHAPIN et al. 1995). Der Rückgang wurde durch einen Verlust seltener Arten verursacht; insbesondere krautige Arten und Moose waren betroffen. Im Rahmen eines Transplantationsexperiments innerhalb montaner Wiesen im Harz führte die induzierte Erwärmung sogar zur Herausbildung einer neuen Pflanzengesellschaft (BRUELHEIDE 2003).

Um Veränderungen auf Populations- und Bestandesebene aufzeigen zu können, ist es wichtig während der gesamten Versuchslaufzeit das Vorkommen und die Häufigkeit aller Arten zu erfassen (WADA et al. 2002). Auch in der vorliegenden Untersuchung wurden mittels einer kombinierten Frequenz/Deckungs-Erhebung das Arteninventar und die Häufigkeit aller Arten dokumentiert. Deutliche erwärmungsbedingte Veränderungen konnten dabei weder für die Gesamtdeckung noch für die Artenzusammensetzung nachgewiesen werden. Die tendenzielle Erhöhung der Artenzahl sowohl auf den erwärmten als auch auf den nicht erwärmten Flächen wurde möglicherweise durch den überdurchschnittlich warmen Sommer 2003 verursacht; die hohen Temperaturen und die lange Vegetationsperiode könnten in beiden Behandlungen die Keimung und Etablierung neuer Arten begünstigt haben. Natürlich ablaufende Prozesse überprägen also möglicherweise die Effekte der experimentell induzierten Erwärmung (vgl. SANDVIK et al. 2004).

Die Häufigkeit einzelner Arten auf den experimentellen Einheiten wurde durch die induzierte Erwärmung im bisherigen Untersuchungszeitraum kaum verändert. Während im Horstseggenrasen für drei Arten ein erwärmungsbedingter Rückgang der Häufigkeit nachweisbar ist, kann im Polsterseggenrasen für eine Art eine erwärmungsbedingte Zunahme der Artmächtigkeit aufgezeigt

werden. Offenbar kommt es bei einer Erwärmung in den Beständen des Horstseggenrasens eher zu negativen Konkurrenzeffekten (und damit zu einem Häufigkeitsrückgang von Arten) als in den Beständen des Polsterseggenrasens. Dies entspricht der von CALLAWAY et al. (2002) gemachten Beobachtung, dass in tieferen Lagen der (sub)alpinen Stufe negative Interaktionen zwischen den Arten (Konkurrenz) eine größere Rolle spielen als in höher gelegenen, standörtlich extremeren Lagen, wo die Interaktionen vorzugsweise sogar positiv sind (vgl. auch CHOLER et al. 2001).

Dass die Reaktion der Populationen bzw. Bestände – verglichen mit der Reaktion einzelner Individuen – vergleichsweise gering ausgefallen ist, könnte an der kurzen Versuchslaufzeit liegen. Dies deckt sich mit den Ergebnissen anderer Erwärmungsexperimente, die kurzfristig ebenfalls keine Änderungen auf Bestandesebene nachweisen konnten (z. B. PRICE & WASER 2000). Möglicherweise war die Methodik der Vegetationsaufnahme aber auch nicht fein genug, um Veränderungen nachweisen zu können. Eine detailliertere Frequenzerhebung hätte Häufigkeitsverschiebungen vielleicht besser aufgezeigt, war aufgrund des sehr hohen Zeitaufwands aber nicht durchführbar.

Veränderungen der Artenzusammensetzung im Zuge einer Erwärmung können aber nicht nur durch geänderte Interaktionen zwischen den Pflanzenarten hervorgerufen werden, auch geänderte Interaktionen zwischen Pflanzen auf der einen und Pathogenen bzw. Herbivoren auf der anderen Seite werden längerfristig die Vegetationszusammensetzung beeinflussen (ROY et al. 2004).

Ebenso werden durch die globale Erwärmung bedingte Invasionen ökosystemfremder Arten zu Änderungen der Artenzusammensetzung führen. So wird für alpine und nivale Ökosysteme ein floristischer Wandel durch das Aufsteigen von Arten tieferer Lagen postuliert (z. B. HOFER 1992, GRABHERR et al. 1994, KLANDERUD & BIRKS 2003, SANZ-ELORZA et al. 2003, BURGA et al. 2004). Nach BLISS (1971) wird die obere Verbreitungsgrenze einer Art durch die Unfähigkeit der Keimlinge bestimmt, sich zu etablieren. URBANSKA & SCHÜTZ (1986) bezeichnen die Etablierungsphase als das kritischste Stadium im Lebenszyklus alpiner Pflanzenarten. Da die Etablierung in alpinen Ökosystemen ganz wesentlich durch niedrige Luft- und Bodentemperaturen begrenzt wird (WEIH & KARLSSON 1999, KULLMAN 2002), könnte eine Temperaturerhöhung eine Ausweitung des Verbreitungsgebiets von Arten tieferer Lagen in größere Höhen zur Folge haben.

Um zu überprüfen ob die Etablierungswahrscheinlichkeit von Arten tieferer Lagen tatsächlich durch einen Temperaturanstieg erhöht wird, wurden Samen von drei Arten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in tieferen Lagen haben, auf OTC- und Kontrollflächen eingesät. Tatsächlich konnten sich alle drei Arten oberhalb ihres eigentlichen Verbreitungsgebiets etablieren. Allerdings war, unabhängig von der Behandlung, die Etablierungs-

rate am Ende der ersten bzw. zweiten Vegetationsperiode gering. Dies deckt sich mit Untersuchungen von FOSSATI (1980), der ebenfalls sehr geringe Etablierungsraten (i. d. R. < 10 %) für alpine Pflanzenarten bei Einsaat unter Feldbedingungen fand. Auch NIEDERFRINIGER-SCHLAG & ERSCHBAMER (2000) berichten über niedrige Überlebensraten eingesäter Arten während der ersten Vegetationsperiode auf einem Gletschervorfeld. Während in der Literatur häufig über eine hohe Sterblichkeitsrate während des ersten Winters berichtet wird (für einen Überblick vgl. FOSSATI 1980), spielt dieser Zusammenhang in der vorliegenden Untersuchung keine Rolle. Zwei der drei Arten weisen im zweiten Jahr sogar eine höhere Etablierungsrate auf als im ersten.

Über alle experimentellen Einheiten hinweg konnte für keine Art ein Effekt der Erwärmung auf die Etablierung nachgewiesen werden. Als entscheidend dagegen erwies sich der Einfluss des Vegetationstypus auf die Etablierung der Arten. Auch DULLINGER et al. (2003 bzw. 2004) betrachten die „Invasibilität“ eines Vegetationstyps als das entscheidende Kriterium für den Erfolg bzw. Misserfolg einer Besiedlung. Dies könnte mit dem Angebot an Schutzstellen („safe-sites“; HARPER et al. 1965) zusammenhängen, die gerade in extremen Ökosystemen für die Etablierung eine ganz wesentliche Rolle spielen (z. B. SCHÜTZ 1988, STÖCKLIN & BÄUMLER 1996, NIEDERFRINIGER-SCHLAG & ERSCHBAMER 2000). Gibt es für eine Art in einem Ökosystem keine geeigneten Schutzstellen (Schutzstellen sind ökosystemspezifisch; URBANSKA 1992), kann sich diese Art dort nicht oder nur schwer etablieren. Die gefundenen, durch den jeweiligen Vegetationstyp bedingten Unterschiede in der Etablierung einzelner Arten können also über ein unterschiedliches Angebot an safe-sites erklärt werden. So könnte beispielsweise die Etablierung von *Aposeris foetida* im Polsterseggenrasen unter anderem durch den niedrigen pH-Wert im Oberboden (wegen Auflagehumus) gehemmt sein, der nachweislich einen negativen Effekt auf die Etablierung dieser Art hat (ABS 1994). Die signifikant höhere Etablierungsrate von *Pinus mugo* im Polsterseggenrasen kann durch das dort günstigere Lichtregime (keine hochwüchsigen, beschattenden Gräser) erklärt werden; Keimlinge von *Pinus mugo* zeichnen sich durch einen hohen Lichtbedarf aus (DULLINGER et al. 2003).

Effekte einer Temperaturerhöhung kommen offenbar erst dann zum Tragen, wenn eine ausreichende Anzahl an Schutzstellen vorhanden ist. So konnte für *Pinus mugo* – bei getrennter Betrachtung der Ökosysteme – im Polsterseggenrasen ein signifikanter Effekt der Erwärmung auf die Etablierung nachgewiesen werden. Im Horstseggenrasen dagegen, in dem sich die Art signifikant schlechter etablierte, war dieser Effekt nicht nachweisbar. Von der globalen Erwärmung werden daher aller Voraussicht nach nur solche Arten profitieren, die oberhalb ihres aktuellen Verbreitungsgebiets auch geeignete Schutzstellen vorfinden, vorausgesetzt sie können die neuen potentiellen Wuchsplätze überhaupt erreichen.

Übertragbarkeit der Ergebnisse

Inwieweit Ergebnisse aus Manipulationsexperimenten dazu geeignet sind, Aussagen über zukünftige Ökosystemveränderungen durch das global climate change abzuleiten, wird immer wieder diskutiert (z. B. SHAVER et al. 2000, WALTHER 2004). So sind die meisten experimentellen Untersuchungen (mit Ausnahme Regionen übergreifender Projekte, z. B. ITEX) räumlich auf wenige oder häufig nur einen einzigen Bestand begrenzt. Um die Übertragbarkeit der Ergebnisse auf andere Bestände zu erleichtern, wurde in der vorliegenden Untersuchung deshalb bewusst eine gewisse Variabilität der Umweltbedingungen in Kauf genommen (Berücksichtigung mehrerer Bestände/Teilgebiete). Darüber hinaus liefert auch die Verschneidung des experimentellen Ansatzes mit dem Wiederholungsflächenansatz (vgl. Kap. 4) Hinweise, inwieweit die gewonnenen Ergebnisse auf andere Bestände übertragen werden können.

Ein weiteres Problem stellt die räumliche Variabilität der Reaktion der Pflanzen dar (siehe oben). Ein und dieselbe Art kann in verschiedenen Vegetationstypen unterschiedlich auf eine Manipulation reagieren; verschiedene Vegetationstypen zeigen – trotz ähnlicher Standortbedingungen – abweichende Reaktionen (z. B. ARFT et al. 1999). Eine Übertragbarkeit der Ergebnisse von einem Ökosystem auf ein anderes sollte daher mit entsprechender Vorsicht erfolgen. Generell ist eine Extrapolation eher möglich, wenn übergeordnete, funktionelle Hierarchieebenen und nicht einzelne Arten betrachtet werden. So zeigten zwar einzelne Arten im Horst- bzw. im Polsterseggenrasen unterschiedliche Reaktionen, bezüglich der Reaktion von Wuchsformen unterschieden sich die Ökosysteme dagegen so gut wie nicht.

Neben der räumlichen Variabilität stellt auch die zeitliche Variabilität ein Problem dar (CHAPIN et al. 1995, ARFT et al. 1999, TOTLAND 1999, SHAVER et al. 2000, EPSTEIN et al. 2004). So konnten CHAPIN et al. (1995) im Rahmen eines langjährigen Manipulationsexperiments zeigen, dass kurzfristige Vegetationsveränderungen (3 Jahre) nicht geeignet waren, mittelfristige Vegetationsveränderungen (9 Jahre) vorauszusagen. Dies kann durch eine unterschiedliche Wirkungsgeschwindigkeit direkter bzw. indirekter Temperatureffekte erklärt werden. Während direkte Effekte (z. B. Stimulation des Wachstums durch erhöhte Photosynthese) unmittelbar auf die Vegetation wirken, kommen indirekte Temperatureffekte (z. B. erhöhte Nährstoffverfügbarkeit, CHAPIN et al. 1995 bzw. Änderung der Konkurrenzsituation, KUDO & SUZUKI 2003) erst zeitverzögert zum Tragen. So konnte TOTLAND (1999) für *Ranunculus acris* zeigen, dass trotz einer anfänglich erhöhten Reproduktion (Samenzahl, Samengewicht) infolge experimenteller Temperaturerhöhung die Dichte blühender Individuen auf den erwärmten Flächen im Lauf der Zeit zurückging, wodurch längerfristig ein negativer Einfluss auf die Populationsentwicklung möglich scheint. Als Ursache nennt er Änderungen der Konkurrenzsituation infolge einer starken Reaktion (Deckungszunahme) graminoider Arten. Auch NYLEHN & TOTLAND (1999) prognostizie-

ren für *Euphrasia frigida* – trotz erhöhtem Wachstum und gesteigerter Samenproduktion unter erwärmten Bedingungen – einen Rückgang der Populationsdichte durch Änderungen des Störungsregimes. So führen nach ihrer Auffassung weniger ausgeprägte Frosthebungen sowie ein zunehmender Dichtschluss der Vegetation zu einer Abnahme geeigneter Etablierungsstellen und somit zu einem Rückgang der Populationsdichten.

Inwieweit sich also die nachgewiesenen Änderungen in den Bereichen Wachstum, Reproduktion und Phänologie auch auf die Populationsentwicklung der Arten auswirken, ist unklar und kann nur durch weitere Untersuchungen, insbesondere der Interaktionen innerhalb eines Ökosystems, beantwortet werden. In der vorliegenden Untersuchung kann darüber hinaus die Verschneidung beider Ansätze (Kap. 4) herangezogen werden, um die nachgewiesenen kurzfristigen Vegetationsveränderungen auf ihre längerfristige Relevanz hin zu überprüfen.

Eine Vorhersage längerfristiger Vegetationsveränderungen infolge einer Temperaturerhöhung wird auch durch eine zeitgleiche Änderung anderer Faktoren erschwert. So wird die Vegetation im Rahmen globaler Umweltveränderungen nicht nur durch die Temperatur, sondern auch durch geänderte CO₂-Konzentrationen, N-Einträge oder Landnutzungsänderungen beeinflusst (SHAVER et al. 2000).

Fazit

Die vorliegende Untersuchung konnte zeigen, dass Pflanzenarten alpiner Kalk-Magerrasen sensibel und unmittelbar auf eine experimentell induzierte Temperaturerhöhung reagieren. Dies unterstreicht die Hypothese, dass alpine Vegetation im Wesentlichen durch niedrige Temperaturen begrenzt wird (also stresslimitiert ist; KAMMER & MOHL 2002). Die kurzfristige Reaktion der Arten ist dabei eher auf direkte als auf indirekte Temperatureffekte zurückzuführen. Wachstum, Reproduktion und Entwicklungsgeschwindigkeit der meisten untersuchten Arten wurden durch die Erwärmung stimuliert. Nur wenige Arten reagierten nicht, keine einzige Art zeigte eine negative Reaktion. Zwergsträucher und Graminoide reagierten insgesamt stärker auf die Temperaturerhöhung als krautige Arten.

Unterschiedliche Reaktionen der Arten (bzw. Wuchsformen) auf eine Temperaturerhöhung können längerfristig zu Änderungen der Populationsstruktur, der Bestandesstruktur oder der Artenzusammensetzung führen. Derartige Reaktionen fanden im Rahmen des Experiments bisher aber kaum statt. Nur eine Fortführung des Experiments über mehrere Jahre könnte klären, ob derartige Veränderungen längerfristig tatsächlich eintreten. Um dennoch die Relevanz der kurzfristigen Ergebnisse als Indikator für längerfristige Vegetationsveränderungen überprüfen zu können, werden im letzten Teil der Arbeit (Kap. 4) die Ergebnisse aus dem Wiederholungsflächenansatz und dem experimentellen Ansatz zusammengeführt, verglichen und gemeinsam diskutiert. Auch die Frage, ob die auf den experimentellen Einheiten gewon-

nenen Ergebnisse auf weitere Bestände übertragen werden können, kann dann geprüft werden.

3.6 Zusammenfassung

Auswirkungen der globalen Erwärmung werden insbesondere dort erwartet, wo niedrige Temperaturen den Stoffhaushalt und die Artenzusammensetzung begrenzen. Während der letzten zwei Jahrzehnte wurden deshalb gerade in arktischen aber auch alpinen Ökosystemen zahlreiche Erwärmungsexperimente durchgeführt. Dabei zeigte sich allerdings, dass eine Übertragbarkeit der Ergebnisse von einem Vegetationstyp auf einen anderen bzw. von einer Region auf eine andere nur begrenzt möglich ist. Eine Ausweitung der experimentellen Untersuchungen auf bisher nicht untersuchte Ökosysteme erscheint daher notwendig.

Um die Auswirkungen einer Temperaturerhöhung auf die Vegetation alpiner Kalk-Magerrasen zu untersuchen wurde im Bereich des Nationalparks Berchtesgaden (Nördliche Kalkalpen, SO-Deutschland) zwischen 2002 und 2004 ein Erwärmungsexperiment durchgeführt. Als Vegetationstypen wurden der Horstseggenrasen und der Polsterseggenrasen gewählt, da diese die flächenmäßig bedeutsamsten Vegetationseinheiten der alpinen Kalk-Magerrasen darstellen. Die Umgebungstemperatur der Pflanzen und die Oberbodentemperatur wurden mittels Open Top Chambers (OTCs) passiv erhöht. Die Konstruktion der OTCs erwies sich als günstig, da sie die Temperatur deutlich erhöhte, nicht aber den Wasserhaushalt (Luftfeuchtigkeit, Bodenwassergehalt) der Bestände änderte.

Durch einen Vergleich von erwärmten mit nicht erwärmten Flächen wurden die Auswirkungen einer Temperaturerhöhung auf Wachstum, Reproduktion und Phänologie ausgewählter Schlüssel-Arten untersucht. Zusätzlich wurde geprüft, ob eine erwärmungsbedingte Änderung der Häufigkeit von Arten bzw. der Artenzusammensetzung nachgewiesen werden kann. Begleitende bodenkundliche Untersuchungen sollten klären, ob neben direkten auch indirekte Temperatureffekte (verbesserte Nährstoffverfügbarkeit) für die Vegetation eine Rolle spielen. Durch einen Saatversuch wurde getestet, ob sich die Etablierungswahrscheinlichkeit von Arten tieferer Lagen durch eine Temperaturerhöhung erhöht.

Mittels der vorliegenden Untersuchung konnten die eingangs gestellten Fragen wie folgt beantwortet werden: Pflanzenarten alpiner Kalk-Magerrasen reagieren sensibel auf eine experimentell induzierte Temperaturerhöhung. Wachstum, Reproduktion und phänologische Entwicklung der meisten untersuchten Arten wurden durch die Erwärmung stimuliert. Nur wenige Arten reagierten nicht, keine einzige Art zeigte eine negative Reaktion. Zwergsträucher und Graminoide reagierten insgesamt stärker auf die Temperaturerhöhung als krautige Arten. In beiden Ökosystemen konnten vergleichbare Prozesse induziert werden.

Während auf Ebene der Individuen ausgeprägte Erwärmungseffekte nachgewiesen wurden, konnten für die Populationen bzw. den Gesamtbestand kurzfristig kaum Veränderungen aufgezeigt werden. Für vier Arten konnte eine behandlungsbedingte Änderung der Häufigkeit aufgezeigt werden. Vegetationsbedeckung und Artenzahl der Flächen änderten sich durch die Erwärmung nicht.

Signifikante Effekte der Erwärmung auf die Nährstofffreisetzung konnten nicht nachgewiesen werden. Die aufgezeigten Reaktionen der Vegetation beruhen daher aller Voraussicht nach vorwiegend auf direkten und nicht auf indirekten Temperatureffekten.

Eine Etablierung von Arten tieferer Lagen in den Beständen ist prinzipiell möglich. Allerdings wurde die Etablierung stärker durch den jeweiligen Vegetationstypus als durch die Temperaturerhöhung beeinflusst. Offenbar spielt für die Etablierung der Arten das Vorhandensein spezifischer Schutzstellen eine größere Rolle als die induzierte Erwärmung.

Die unmittelbare Reaktion der Vegetation auf die experimentelle Erwärmung unterstreicht die Hypothese, dass alpine Vegetation überwiegend durch niedrige Temperaturen begrenzt wird. Neben kurzfristigen Effekten auf Ebene der Individuen muss daher mittel- bis langfristig auch mit Auswirkungen auf Populations- und Bestandesebene gerechnet werden.

4 Können die mittelfristig beobachteten Vegetationsveränderungen durch die experimentelle Erwärmung induziert werden? – Verschneidung beider Ansätze

Um die Auswirkungen veränderter Umweltbedingungen auf Ökosysteme bzw. die Vegetation zu untersuchen, stehen verschiedene methodische Ansätze zur Verfügung. In diesem Zusammenhang ist beispielsweise an Wiederholungserhebungen auf Dauerflächen, Gradientenanalysen bzw. Manipulationsexperimente zu denken. Jeder einzelne dieser Ansätze unterliegt gewissen Restriktionen, weshalb die Relevanz der gewonnenen Ergebnisse im Rahmen von Prozessanalysen häufig unterschiedlich gewertet wird. Auch die in der vorliegenden Untersuchung gewählten Ansätze (vgl. Kap. 2 und 3) weisen – jeder für sich – methodenbedingte Grenzen auf, auf die bereits in den jeweiligen Diskussionskapiteln detailliert eingegangen wurde (vgl. Kap. 2.5 und 3.5). Ein Hauptproblem von Wiederholungsaufnahmen auf Quasi-Dauerflächen stellt (neben Bearbeitereffekten) die Tatsache dar, dass zwar eine Koinzidenz von gemessenem Temperaturanstieg und Vegetationswandel plausibel aufgezeigt, aber letztlich nicht bewiesen werden kann. Durch Erwärmungsexperimente dagegen können

kurzfristige Effekte einer Temperaturerhöhung auf die Vegetation auch tatsächlich nachgewiesen werden; da derartige Untersuchungen aber sowohl räumlich als auch zeitlich begrenzt sind, bleibt offen, in wie weit eine Übertragbarkeit der Ergebnisse auf eine längere Zeitspanne bzw. auf ein größeres Gebiet möglich ist.

Um die Aussagekraft von Untersuchungen im Rahmen der global change-Forschung zu verbessern, wird daher häufig vorgeschlagen, verschiedene methodische Ansätze miteinander zu kombinieren (z. B. SHAVER et al. 2000, RUSTAD et al. 2001). Auch im Rahmen der vorliegenden Untersuchung soll durch eine Kombination von zwei unabhängigen, in den Kap. 2 und 3 dargestellten Ansätzen die Aussagekraft der Einzelansätze erweitert werden. Findet man in beiden Ansätzen gleichsinnige Effekte, so ist das ein starker Beleg für die Hypothese, dass Klimaerwärmung an den mittelfristigen Vegetationsveränderungen ursächlich beteiligt ist. Umgekehrt belegt die Gleichsinnigkeit die Relevanz der kurzfristigen Beobachtung (Experiment) für ein größeres, längerfristiges Muster.

Entsprechend wird im Rahmen dieses Kapitels folgende übergeordnete Arbeitshypothese geprüft: „Elemente der durch Zeitvergleich dokumentierten Vegetationsveränderungen lassen sich durch kurzfristige Erwärmung induzieren.“

Anhand der Wiederholungsaufnahmen konnte gezeigt werden, dass mittelfristig (innerhalb von 15 Jahren) viele Arten in ihrer Stetigkeit zugenommen haben, während ein deutlich geringerer Anteil der Arten keine Änderung der Stetigkeit zeigte bzw. in der Stetigkeit abgenommen hat. So zeigen im Horstseggenrasen 66 % der gemeinsamen Arten (Arten, die sowohl 1988 als auch 2003 gefunden wurden) eine Stetigkeitszunahme, 20 % haben in ihrer Stetigkeit abgenommen und 14 % zeigen keine Änderung der Stetigkeit. Im Polsterseggenrasen weisen 71 % der gemeinsamen Arten eine Stetigkeitszunahme, 9 % eine Stetigkeitsabnahme und 20 % keine Änderung der Stetigkeit auf. Die Erhöhung der Stetigkeit der Arten ist gleichzeitig verbunden mit einer Erhöhung der mittleren Deckung. Mittelfristig zeigt der überwiegende Teil der Arten also eine positive Reaktion (räumliche Ausweitung der Populationen, Erhöhung der Populationsdichten). Diese Tendenz stimmt mit den Ergebnissen der Erwärmungsexperimente überein, in denen ebenfalls der Großteil der untersuchten Arten eine positive Reaktion (Stimulation von Wachstum bzw. Reproduktion, Beschleunigung der Entwicklungsgeschwindigkeit) zeigt. So konnte im Horstseggenrasen für 10 der 14 untersuchten Arten (71 %) eine signifikante Erhöhung von Wachstum und/oder Reproduktion nachgewiesen werden; 4 Arten (29 %) zeigten keine Reaktion, keine einzige Art zeigte eine negative Reaktion. Im Polsterseggenrasen waren es 9 von 10 Arten (90 %) mit positiver Reaktion und eine Art (10 %) ohne nachweisbare Reaktion; negative Auswirkungen der Temperaturerhöhung gab es ebenfalls nicht. Bezüglich Ausmaß und Richtung der Vegetationsveränderungen weisen beide

Ansätze entsprechend eine gleichgerichtete Entwicklungstendenz auf.

Ob sich kurzfristige Erhöhungen des Wachstums bzw. der Reproduktion von Arten mittelfristig positiv auf deren Populationsentwicklung auswirken, hängt stark von den jeweiligen ökosystemaren Rahmenbedingungen ab und kann nicht pauschal beantwortet werden (s. Kap. 3.5). Änderungen des Konkurrenzgefüges oder des Störungsregimes beispielsweise können kurzfristige positive Reaktionen der Arten längerfristig abschwächen oder sogar ins Gegenteil verkehren (TOTLAND & NYLEHN 1998, NYLEHN & TOTLAND 1999, TOTLAND 1999, KUDO & SUZUKI 2003). Da die Diversität alpiner Rasenbestände aber im Wesentlichen durch niedrige Temperaturen und weniger durch Konkurrenz oder Störungen begrenzt ist (KAMMER & MOHL 2002), wird davon ausgegangen, dass eine Verringerung des Temperaturstresses dort sehr wohl die Populationsdynamik vieler Arten mittelfristig positiv beeinflusst, ohne dass sogleich Konkurrenzeffekte oder aber ein geändertes Störungsregime dieser Entwicklung entgegenwirken. Da in alpinen Pflanzenbeständen sogar positive Interaktionen zwischen den Arten eine gewichtige Rolle spielen (CHOLER et al. 2001, CALLAWAY et al. 2002), kann eine erwärmungsbedingte Förderung einzelner Arten möglicherweise sogar positive Reaktionen anderer Arten nach sich ziehen. Die beobachteten mittelfristigen Stetigkeits- und Deckungszunahmen vieler Arten können also tatsächlich durch eine Temperaturerhöhung erklärt werden: Die Erwärmung führt kurzfristig bei vielen Arten zu einem erhöhten Wachstum bzw. zu einer effektiveren Reproduktion, was sich wiederum mittelfristig positiv auf die Populationsentwicklung dieser Arten auswirkt.

Eine Temperaturerhöhung beeinflusst die Populationsdynamik einer Art an verschiedenen Stellen des Lebenszyklus. So kann eine Erwärmung zu einer verbesserten Etablierung der Keimlinge führen (HARTE & SHAW 1995). Auch die Überlebensrate nicht blühender Individuen wird durch ein verbessertes Wachstum unter erwärmten Bedingungen (vgl. Tab. 31) aller Voraussicht nach positiv beeinflusst. Ein verbessertes vegetatives sowie generatives Wachstum blühender Individuen (vgl. Tab. 31) wiederum kann sich positiv auf die Fortpflanzung einer Art auswirken, so z. B. durch erhöhte Samenproduktion (vgl. *Carex sempervirens*) oder durch eine erhöhte Ausbreitungseffizienz (Verlängerung des Blütenprozesses; vgl. z. B. *Agrostis alpina* im Horstseggenrasen). Auch die Samenreife kann – gerade bei spät blühenden Arten – durch eine Verfrühung des Blühzeitpunkts gefördert werden (vgl. *Campanula scheuchzeri*).

Unterstellt man, dass (i) eine erwärmungsbedingte Stimulation von Wachstum und/oder Reproduktion die Populationsentwicklung einer Art mittelfristig positiv beeinflusst und dass (ii) die beobachteten mittelfristigen Vegetationsveränderungen durch eine Erwärmung verursacht worden sind, so müssten es in beiden Ansätzen dieselben Arten sein, die eine (bzw. keine) Reaktion zeigen. Tatsächlich weisen sowohl im Horstseggen- als auch im Polsterseggenrasen jeweils über die Hälfte der untersuchten Arten in beiden Ansätzen eine übereinstimmende Reaktion auf (Tab. 37). Das Ausmaß der Übereinstimmung wird noch größer, wenn man solche Arten aus der Betrachtung herausnimmt, die 1988 bereits eine Stetigkeit von mehr als 90 % hatten und somit zwar kurz-, nicht aber mittelfristig eine positive Reaktion

Gesellschaft	Art	Reaktion im Experiment (Wachstum, Reproduktion, Phänologie)	Reaktion in Wiederholungserhebung (Stetigkeitsänderung)	Übereinstimmung
Horstseggenrasen	<i>Agrostis alpina</i>	+	+	✓
	<i>Carex sempervirens</i>	+	0	
	<i>Festuca quadriflora</i>	+	+	✓
	<i>Sesleria albicans</i>	+	0	
	<i>Helianthemum alpestre</i>	+	-	
	<i>Helianthemum nummularium</i>	+	+	✓
	<i>Thymus polytrichus</i>	+	+	✓
	<i>Androsace chamaejasme</i>	0	0	✓
	<i>Aster bellidiastrum</i>	+	+	✓
	<i>Campanula scheuchzeri</i>	+	+	✓
	<i>Galium anisophyllum</i>	+	+	✓
	<i>Phyteuma orbiculare</i>	0	+	
	<i>Primula auricula</i>	+	0	
<i>Ranunculus montanus</i>	0	+		
Polsterseggenrasen	<i>Agrostis alpina</i>	+	+	✓
	<i>Carex firma</i>	+	0	
	<i>Festuca quadriflora</i>	+	0	
	<i>Dryas octopetala</i>	+	0	
	<i>Helianthemum alpestre</i>	+	+	✓
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+	0	
	<i>Androsace chamaejasme</i>	+	+	✓
	<i>Campanula alpina</i>	0	0	✓
	<i>Primula minima</i>	+	+	✓
	<i>Ranunculus alpestris</i>	+	+	✓

Tab. 37: Vergleich der Reaktion der Arten im Experiment und in der Wiederholungserhebung (Horstseggenrasen: oben; Polsterseggenrasen unten). Von einer Reaktion wird gesprochen, wenn im ersten und/oder zweiten Jahr nach Beginn der Erwärmung eine signifikante Änderung des Wachstums, der Reproduktion oder der Phänologie nachgewiesen werden konnte (Experiment) bzw. wenn die Stetigkeitsänderung im Vergleichszeitraum mehr als 10 % betrug (Wiederholungsaufnahmen). „+“ steht für eine positive Reaktion, „0“ für keine Reaktion und „-“ für eine negative Reaktion.

Tab. 38: Vorhersage der Reaktion der untersuchten Schlüssel-Arten des Horstseggenrasens auf eine experimentelle Temperaturerhöhung anhand der Merkmalsausprägungen, die sich mittelfristig (also im Rahmen der Wiederholungserhebung) als günstig für die Arten herausgestellt haben. Eine positive Reaktion im Experiment wird dann unterstellt, wenn die Art mindestens ein Merkmal in entsprechender Ausprägung aufweist (vgl. auch Abb. 16). Die vorausgesagte Reaktion wird anschließend mit der tatsächlichen Reaktion der Art im Experiment (signifikante Änderung von Wachstum, Reproduktion bzw. Phänologie während mindestens einem der beiden Jahre experimenteller Behandlung) verglichen („+“: positive, „0“: keine Reaktion).

	<i>Agrostis alpina</i>	<i>Carex sempervirens</i>	<i>Festuca quadriflora</i>	<i>Sesleria albicans</i>	<i>Helianthemum alpestre</i>	<i>Helianthemum nummularium</i>	<i>Thymus polytrichus</i>	<i>Androsace chamaejasme</i>	<i>Aster bellidiarum</i>	<i>Campanula scheuchzeri</i>	<i>Galium anisophyllum</i>	<i>Phyteuma orbiculare</i>	<i>Primula auricula</i>	<i>Ranunculus montanus</i>
mittelfristig vorteilhafte Merkmalsausprägung														
max. Pflanzenhöhe: > 0,1 und ≤ 0,2 m	ja	nein	nein	nein	ja	ja	ja	nein	nein	nein	ja	nein	nein	nein
Reproduktionstyp: vorwiegend generativ	nein	nein	ja	ja	ja	ja	nein	nein	nein	ja	nein	ja	nein	nein
Samengewicht: ≤ 0,5 mg				nein	nein	nein	ja			ja	nein	ja	ja	
vorausgesagte Reaktion	+	0	+	+	+	+	+	0	0	+	+	+	+	0
tatsächliche Reaktion (Wachstum, Reproduktion, Phänologie)	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	0	+	0
Übereinstimmung	✓		✓	✓	✓	✓	✓	✓		✓	✓		✓	✓

Tab. 39: Vorhersage der Reaktion der untersuchten Schlüssel-Arten des Polsterseggenrasens auf eine experimentelle Temperaturerhöhung anhand der Merkmalsausprägungen, die sich mittelfristig (also im Rahmen der Wiederholungserhebung) als günstig für die Arten herausgestellt haben. Eine positive Reaktion im Experiment wird dann unterstellt, wenn die Art mindestens ein Merkmal in entsprechender Ausprägung aufweist (vgl. auch Abb. 16). Die vorausgesagte Reaktion wird anschließend mit der tatsächlichen Reaktion der Art im Experiment (signifikante Änderung von Wachstum bzw. Reproduktion während mindestens einem der beiden Jahre experimenteller Behandlung) verglichen („+“: positive, „0“: keine Reaktion).

	<i>Agrostis alpina</i>	<i>Carex firma</i>	<i>Festuca quadriflora</i>	<i>Dryas octopetala</i>	<i>Helianthemum alpestre</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<i>Androsace chamaejasme</i>	<i>Campanula alpina</i>	<i>Primula minima</i>	<i>Ranunculus alpestris</i>
mittelfristig vorteilhafte Merkmalsausprägung										
max. Pflanzenhöhe: ≤ 0,2 m	ja	ja	nein	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja
Reproduktionstyp: vorwiegend generativ	nein	nein	ja	nein	ja	nein	nein	ja	nein	nein
Samengewicht: ≤ 0,5 mg				nein	nein	ja			ja	
Blühbeginn: Juli oder später	ja	nein	ja	nein	nein	nein	nein	ja	ja	nein
vorausgesagte Reaktion	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
tatsächliche Reaktion (Wachstum, Reproduktion)	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+
Übereinstimmung	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓		✓	✓

zeigen konnten (Horstseggenrasen: *Carex sempervirens*, *Sesleria albicans*; Polsterseggenrasen: *Carex firma*, *Festuca quadriflora*). Somit kann tatsächlich für den überwiegenden Anteil der Arten die kurzfristige Reaktion im Experiment auf eine längere Zeitspanne bzw. auf einen größeren Landschaftsausschnitt übertragen werden. Ebenso wird durch die Übereinstimmung der Reaktionen die Hypothese untermauert, dass die Erwärmung die Hauptursache für die mittelfristigen Veränderungen darstellt. Somit wird durch eine Kombination beider Ansätze tatsächlich die Aussagekraft der Ergebnisse insgesamt verbessert.

Auch die im Rahmen der Wiederholungsflächenansatzes durchgeführte trait-Analyse (vgl. Kap. 2.4.2.1) kann herangezogen werden, um die zwei methodischen Ansätze auf ihre Gleichsinnigkeit hin zu testen. Es wurde geprüft, ob das Vorhandensein bzw. Fehlen bestimmter Merkmalsausprägungen (abgeleitet aus der mittelfristigen Reaktion der Arten; vgl. Abb. 16) mit der Reaktion der Arten auf eine experimentelle Temperaturerhöhung korreliert ist. So wurde vereinfachend unterstellt, dass eine Art dann positiv auf die experimentell induzierte Erwärmung reagiert, wenn sie mindestens ein Merkmal in der Ausprägung aufweist, die sich mittelfristig (also in der Wiederholungserhebung) als günstig für die Arten herausgestellt hat (Merkmalsausprägung charakteristisch für Arten mit deutlicher Stetigkeitszunahme; vgl. Abb. 16). Die Tab. 38 und Tab. 39 zeigen, dass anhand der Ergebnisse der Wiederholungserhebung die Reaktion der meisten untersuchten Schlüssel-Arten im Experiment tatsächlich richtig vorausgesagt werden kann. Auch in diesem Fall weisen die zwei methodischen Ansätze also ein hohes Maß an Übereinstimmung auf.

Die im Rahmen der Wiederholungserhebung beobachtete deutliche Zunahme der Artenzahlen konnte experimentell nicht induziert werden (vgl. Kap. 3.4.2.1), was durch die kurze Laufzeit des Experiments erklärt werden kann. Vielmehr wurde sowohl auf den erwärmten als auch auf den nicht erwärmten Flächen eine geringfügige Erhöhung der Artenzahlen aufgezeigt. Diese wurde wohl durch den überdurchschnittlich warmen Sommer 2003

verursacht; die hohen Temperaturen und die lange Vegetationsperiode könnten auf den experimentellen Einheiten beider Behandlungen die Keimung und Etablierung zusätzlicher Arten begünstigt haben.

Im Rahmen der Wiederholungsaufnahmen konnte gezeigt werden, dass die Artenzahlzunahmen im Wesentlichen durch eine Häufigkeitszunahme bereits 1988 dokumentierter Arten hervorgerufen wurden und nicht so sehr auf einer Invasion ökosystemfremder Arten (z. B. Arten tieferer Lagen; Kap. 2.4.2.1) beruhen. Auch diese Beobachtung lässt sich gut mit den Ergebnissen des Erwärmungsexperiments in Einklang bringen. Bestimmt man äquivalent zum Wiederholungsflächenansatz den Anteil des Artenpool- bzw. Stetigkeitseffekts (vgl. Kap. 2.4.2.2) an der Gesamtänderung der mittleren Artenzahl pro Aufnahmeffläche, so zeigt sich, dass – unabhängig von der Behandlung – die Artenzahlzunahme überwiegend auf dem Stetigkeitseffekt beruht (Abb. 35). Der Artenpool-Effekt spielt – wie auch bei den Wiederholungserhebungen – eine untergeordnete Rolle. Insgesamt erscheint es plausibel, dass bereits in den Pflanzenbeständen vorhandene Arten stärker von einer Erwärmung (ob induziert oder natürlich) profitieren und ihre Populationen ausweiten als ökosystemfremde Arten, da erstere geeignete Schutzstellen vorfinden (sonst würden die Arten dort nicht vorkommen!) und darüber hinaus neue potenzielle Wuchsplätze auch schneller erreichen können (v. a. „mobile“ Arten mit generativer Reproduktion und leichten Diasporen sind dazu in der Lage!). Eine verbesserte Etablierung von Arten tieferer Lagen unter erwärmten Bedingungen ist – vorausgesetzt ein Sameneintrag findet überhaupt statt – nur dann möglich, wenn auch eine ausreichende Anzahl geeigneter Schutzstellen vorhanden ist (vgl. Kap. 3.4.2.5 und 3.5). Nach DULLINGER et al. (2003) hängt eine erfolgreiche Besiedlung durch eine Art ganz wesentlich von der Anzahl der eingetragenen Diasporen und der „Invasibilität“ des jeweiligen Vegetationstypus ab.

WAGNER & REICHEGGER (1997) betonen, dass sich die globale Erwärmung aller Voraussicht nach eher über ein „filling“ (GRABHERR et al. 1995) als über ein

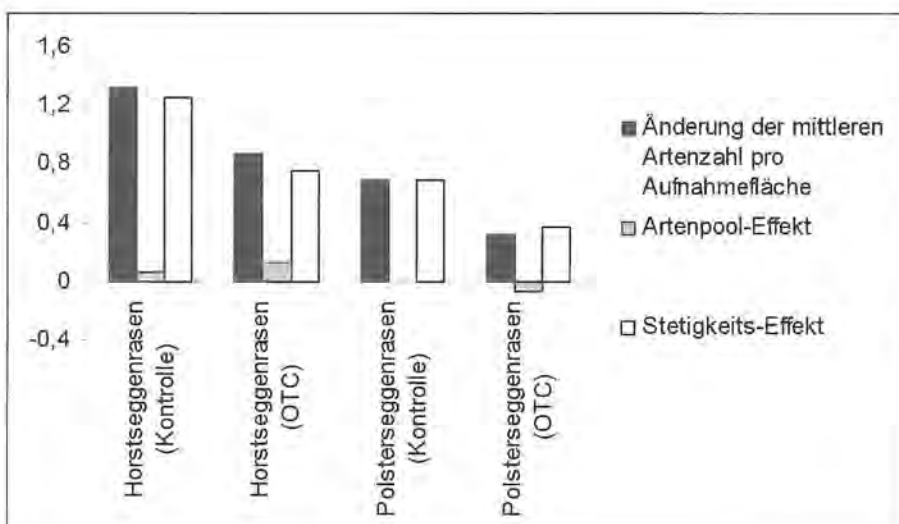


Abb. 35: Änderung der mittleren Artenzahl auf den erwärmten bzw. nicht erwärmten Flächen differenziert nach Artenpool- und Stetigkeitseffekt (Horstseggenrasen: links; Polsterseggenrasen: rechts).

„moving“ bemerkbar machen wird. Diese Hypothese kann zumindest für die untere und mittlere alpine Stufe bestätigt werden. In der oberen alpinen und nivalen Stufe scheint dagegen auch der moving-Prozess eine gewichtige Rolle zu spielen (vgl. z. B. HOFER 1992, GRABHERR et al. 1994).

Während sich Pflanzenarten der (unteren) alpinen Stufe also offenbar erfolgreich in Beständen der oberen alpinen bzw. nivalen Stufe etablieren, scheint eine Besiedlung alpiner Pflanzenbestände durch Arten der hochmontanen bzw. subalpinen Stufe (zumindest mittelfristig) nicht in dem Ausmaß zu erfolgen. Eine Etablierung vieler dieser Arten ist möglicherweise an das Vorhandensein von Gehölzen (Bäume, Sträucher) und den daraus resultierenden Umweltfaktoren gekoppelt (Schutz-Effekt). Auch GOTTFRIED et al. (1999) betonen, dass das alpin-nivale Ökoton stärker auf eine Temperaturerhöhung reagieren wird als das Ökoton der Waldgrenze. Somit sind es insbesondere Pflanzenarten der alpinen Stufe, die von einer Erwärmung profitieren und ihr Verbreitungsgebiet ausweiten. Diese Hypothese wird sowohl von der vorliegenden Untersuchung als auch den oben genannten Untersuchungen bestätigt.

Es kann also festgehalten werden, dass sich die zwei verschiedenen methodischen Ansätze tatsächlich durch ein hohes Maß an vergleichbaren Ergebnissen auszeichnen; gravierende Widersprüche konnten nicht aufgezeigt werden. So zeigte der überwiegende Anteil der Arten, der im Experiment positiv reagiert hat auch

mittelfristig eine ausgeprägte positive Reaktion. Umgekehrt haben Arten, die im Experiment nicht reagiert haben, auch mittelfristig nicht reagiert. Auch bezüglich der Ausprägung funktioneller Merkmale weisen die Arten, die kurzfristig (Experiment) bzw. mittelfristig (Wiederholungsaufnahmen) reagiert bzw. nicht reagiert haben, ein hohes Maß an Übereinstimmung auf. In beiden Ansätzen zeichnen sich insgesamt deutlich mehr Arten durch positive als durch neutrale Reaktionen aus; negative Reaktionen wurden nur sehr vereinzelt gefunden.

Durch die Gleichsinnigkeit der Ergebnisse wird einerseits die Hypothese untermauert, dass die globale Erwärmung tatsächlich die Hauptursache für die nachgewiesenen mittelfristigen Vegetationsveränderungen darstellt. Andererseits kann aufgezeigt werden, dass die im Rahmen des Experiments gewonnenen Ergebnisse durchaus auch auf einen größeren Landschaftsausschnitt bzw. eine längere Zeitspanne übertragen werden können. Die begrenzte Aussagekraft der einzelnen Ansätze konnte also tatsächlich durch die Ergebnisse des jeweils anderen Ansatzes erweitert werden, wodurch die Aussagekraft der Untersuchung insgesamt verstärkt wird. Die der Arbeit zugrunde liegende Arbeitshypothese „Elemente der durch Zeitvergleich dokumentierten Vegetationsveränderungen lassen sich durch kurzfristige Erwärmung induzieren“ wird also weitestgehend bestätigt.

Zieht man die Ergebnisse aus beiden Ansätzen heran, so kann man die Auswirkungen einer Temperaturerhö-



Abb. 36: Reaktion der Vegetation alpiner Kalkmagerrasen auf eine Erwärmung in Abhängigkeit von der Zeit.

hung auf die Vegetation alpiner Kalkmagerrasen wie folgt beschreiben (vgl. Abb. 36):

- Reaktionen auf Ebene der Individuen lassen sich bereits kurzfristig nachweisen. Ein Großteil der Arten kann primär tatsächlich von einer Erwärmung profitieren; Erhöhungen des Wachstums, der Reproduktion sowie Veränderungen der Phänologie (Verfrühung der Phänophasen) sind die Folgen. Negative Auswirkungen sind kurzfristig nicht zu beobachten.
- Mittelfristig führen die Reaktionen auf der Individual-ebene zu Änderungen auf der Ebene der Populationen. Durch die Erwärmung und die damit verbundene erhöhte Fitness der Individuen können offenbar viele alpine Arten ihre Populationsdichten erhöhen sowie die Populationen räumlich ausweiten. Insbesondere kleinwüchsige, „mobile“ Arten mit einer hohen Ausbreitungseffizienz (leichte Samen, vorzugsweise generative Vermehrung) sowie spätblühende Arten sind dazu in der Lage. Dies äußert sich in einer Erhöhung der mittleren Deckung bzw. der Stetigkeit vieler Arten; ein Anstieg der Artenzahlen (Diversität) ist die Folge. Auch mittelfristig überwiegen also die positiven Reaktionen, während negative Effekte kaum beobachtet werden können.

Eine ausgeprägte Einwanderung von Arten der hochmontanen bzw. subalpinen Stufe ist mittelfristig nicht zu beobachten; Arten dieser Vegetationsstufen können sich offenbar nur schwer in Beständen der alpinen Stufe etablieren (vgl. auch Ergebnisse des Saat-Experiments). Die erwärmungsbedingten Vegetationsveränderungen in den untersuchten Beständen der unteren und mittleren alpinen Stufe beruhen daher mittelfristig im Wesentlichen auf dem „filling“- und nicht auf dem „moving“-Prozess.

Auf Gesellschaftsebene äußern sich die aufgezeigten Vegetationsveränderungen mittelfristig nicht; zwar sind die Bestände artenreicher, ein grundlegender Wandel der Artenzusammensetzung ist damit aber nicht verbunden (die Gesellschaftszugehörigkeit der Bestände ändert sich nicht).

Das eben Gesagte soll am Beispiel der Art *Agrostis alpina* veranschaulicht werden. Kurzfristig führt eine Erwärmung zu einer Erhöhung des Wachstums bzw. der Reproduktion der Art (deutlich zu erkennen im Horstseggenrasen). Die erwärmten Individuen weisen eine signifikante Zunahme der Blattlänge (beide Gesellschaften) bzw. der Spross- und Rispenlänge auf (nur Horstseggenrasen; vgl. Tab. 29 und Tab. 30); eine Erhöhung der Fitness der Individuen ist die Folge. Die erhöhte Fitness der Individuen begünstigt mittelfristig die Populationsentwicklung der Art: Tatsächlich ist im Polsterseggenrasen bereits nach zwei Jahren experimenteller Erwärmung eine Zunahme der Häufigkeit (Frequenz/mittlere Deckung) der Art nachzuweisen (Tab. 28). Auch im Wiederholungsflächenansatz zeigt die Art sowohl im Horstseggenrasen als auch im Polsterseggenrasen eine signifikante Zunahme der Stetigkeit (Tab. 8 und Tab. 9) sowie einen Anstieg der mittleren Deckung (vgl. Anhang 1 und 2). Ein verbessertes Wachstum sowie eine effi-

zientere Reproduktion/Ausbreitung bedingen also tatsächlich eine Erhöhung der Populationsdichte sowie eine räumliche Ausweitung der von der Population besiedelten Fläche. *Agrostis alpina* als kleinwüchsige, spätblühende Art mit leichten, flugfähigen Samen scheint die verbesserten Umweltbedingungen effektiv nutzen und umsetzen zu können.

Die vorliegende Untersuchung zeigt, dass die mittelfristige Reaktion alpiner Pflanzenbestände auf eine Erwärmung stark durch biotische Faktoren bestimmt wird. Wachstums-, Reproduktions- und Etablierungseigenschaften der Arten entscheiden ganz wesentlich über deren Schicksal unter erwärmten Bedingungen. So konnte gezeigt werden, dass v. a. das Reproduktionsverhalten der Arten (generative vs. vegetative Fortpflanzung, leichte vs. schwere Samen, früher vs. später Blühzeitpunkt) einen entscheidenden Einfluss auf die Entwicklung der Populationen ausübt. Um zukünftige erwärmungsbedingte Vegetationsveränderungen (z. B. Änderungen von Arten-Arealen) zu prognostizieren, müssen daher neben den Änderungen der abiotischen Umweltbedingungen (wo im Gelände entstehen neue potenzielle Wuchsplätze?) unbedingt auch biotische Faktoren (z. B. die Eigenschaften der Arten, Konkurrenzeffekte) berücksichtigt werden. Simulationsmodelle, die derartige Prozesse außer acht lassen, werden entsprechend unzuverlässige Resultate produzieren (DAVIS et al. 1998).

Wie sich die Erwärmung letztlich langfristig auf die Vegetation und die Diversität alpiner Kalkmagerrasen auswirkt, ist nicht Thema der vorliegenden Arbeit. Vielfältige und komplexe ökologische Interaktionen machen es schwierig, anhand kurz- bis mittelfristiger Reaktionen von Individuen bzw. Populationen langfristige Veränderungen auf Ebene der Pflanzengesellschaft bzw. des Ökosystems vorherzusagen (z. B. LOREAU et al. 2001, WALTHER 2004). Langfristige Reaktionen der Vegetation auf eine Erwärmung werden beispielsweise abhängen von Änderungen des Konkurrenzgefüges, der Nährstoffverfügbarkeit oder des Störungsregimes; auch geänderte Aktivitäten von Herbivoren bzw. Pathogenen sowie Migrations- und Invasionsprozesse beeinflussen die Vegetation langfristig (z. B. SHAVER et al. 2000, ROY et al. 2004, WALTHER 2004). Auch der weitere Verlauf der Temperaturerhöhung ist für das Ausmaß der Veränderungen von entscheidender Bedeutung (THEURILLAT & GUISSAN 2001). Wie langfristig die Änderungen der Artenzusammensetzung aussehen und ob es zu einem Wandel der Pflanzengesellschaften kommt (selbst eine Herausbildung völlig neuer Gesellschaften ist denkbar; SCHOLEN & VANBREEMEN 1997) kann nur ein konsequentes, zielgerichtetes Vegetationsmonitoring klären. Die im Rahmen des Projekts erfolgte Einrichtung der Untersuchungsflächen als echte Dauerbeobachtungsflächen sowie die Einrichtung von GLORIA-Dauerbeobachtungsflächen (s. dazu PAULI et al. 2004) in der alpinen Stufe des Nationalparks Berchtesgaden werden dazu einen wichtigen Beitrag leisten.

5 Gesamtzusammenfassung

Die globale Erwärmung ist ein in Politik und Wissenschaft viel diskutiertes Umweltproblem. Innerhalb des letzten Jahrhunderts hat sich die Oberflächentemperatur der Erde um $0,6 \pm 0,2^\circ\text{C}$ erhöht, wobei die stärkste Erwärmung zwischen 30° und 70° Nord, also in unseren Breiten, stattgefunden hat. Für das gerade begonnene Jahrhundert ist global mit einem weiteren Temperaturanstieg von $1,4$ bis zu $5,8^\circ\text{C}$ zu rechnen.

Insbesondere der Alpenraum ist von der globalen Klimaänderung betroffen. Im Nordalpenraum hat sich die Temperatur während der letzten zwei Jahrzehnte im Mittel um ca. $1,5^\circ\text{C}$ erhöht. Damit verbunden verlängerte sich die Vegetationsperiode um mehr als drei Wochen, während die Dauer der Schneebedeckung um den gleichen Betrag abnahm. Bis zum Jahr 2030 wird für den süddeutschen Raum eine weitere Temperaturzunahme um $2,5^\circ\text{C}$ vorausgesagt, wobei die Temperaturerhöhung im Bereich der Alpen voraussichtlich noch deutlicher ausfällt. Da der Stoffhaushalt und die Artenzusammensetzung von Pflanzenbeständen in den Hochlagen der Alpen (alpine/nivale Stufe) direkt oder indirekt durch niedrige Temperaturen begrenzt werden, sind insbesondere dort Veränderungen durch die globale Erwärmung zu erwarten.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Auswirkungen der globalen Erwärmung auf die Vegetation alpiner Kalkmagerrasen untersucht. Die Arbeit konzentriert sich dabei auf Bestände des Horst- und des Polsterseggenrasens, da diese zwei Gesellschaften die flächenmäßig bedeutendsten Vegetationseinheiten der alpinen Kalkmagerrasen darstellen. Alle Untersuchungen wurden in der unteren bzw. mittleren alpinen Stufe des Nationalparks Berchtesgaden (SO-Deutschland; Nördliche Kalkalpen) durchgeführt.

Um erwärmungsbedingte Vegetationsveränderungen zu untersuchen, wurden zwei sich ergänzende methodische Vorgehensweisen (Wiederholungsaufnahmen auf Quasi-Dauerflächen: Kap. 2 bzw. Erwärmungsexperimente: Kap. 3) angewandt und miteinander verknüpft (Kap. 4). Ziel war es, durch die Kombination der methodenbedingten Restriktionen der einzelnen methodischen Ansätze abzumildern und somit die Aussagekraft der Ergebnisse insgesamt zu verbessern.

So kann im Rahmen von Wiederholungserhebungen zwar eine Beziehung zwischen Temperaturerhöhung und mittelfristigen Vegetationsveränderungen hergestellt aber letztlich nicht bewiesen werden. Durch Erwärmungsexperimente können kurzfristige Effekte einer Temperaturerhöhung auf die Vegetation tatsächlich nachgewiesen werden; da die Untersuchungen aber sowohl räumlich als auch zeitlich begrenzt sind, ist eine Übertragbarkeit der Ergebnisse auf eine längere Zeitspanne bzw. auf ein größeres Gebiet schwierig. Findet man allerdings in beiden Ansätzen gleichsinnige Effekte,

so ist das ein starker Beleg für die Hypothese, dass Klimaerwärmung an den mittelfristigen Vegetationsänderungen ursächlich beteiligt ist. Umgekehrt belegt die Gleichsinnigkeit die Relevanz der kurzfristigen Beobachtung für ein größeres, längerfristiges Muster.

Wiederholungsaufnahmen

Im Rahmen des Wiederholungsflächenansatzes wurden im Jahr 2003 historische Aufnahmeflächen des Horst- und des Polsterseggenrasens, die von HERRMANN et al. zwischen 1984 und 1988 vegetationskundlich beschrieben wurden, erneut aufgesucht und pflanzensoziologisch erhoben (Quasi-Dauerflächen-Methodik).

Ziel der Arbeit war es, durch einen Vergleich der Aufnahmekollektive, Vegetationsveränderungen während der letzten ca. 15 Jahre aufzuzeigen und diese als allogene oder autogene Prozesse zu interpretieren. Dabei wurde insbesondere der Frage nachgegangen, ob der deutliche Temperaturanstieg innerhalb der letzten zwei Jahrzehnte als Hauptursache für mögliche Veränderungen angesehen werden kann.

Tatsächlich konnten ausgeprägte floristische Veränderungen im Vergleichszeitraum nachgewiesen werden. Die Bestände des Horst- und des Polsterseggenrasens weisen dabei vergleichbare Entwicklungstendenzen auf:

- Seit 1988 hat sich die mittlere Artenzahl sowohl im Polsterseggenrasen als auch im Horstseggenrasen um elf Arten erhöht.
- Der Anstieg beruht im Wesentlichen auf einer Stetigkeitszunahme bereits damals vorhandener Arten und nicht auf einer Erweiterung der Gesellschafts-Artenpools (Hinzukommen neuer Arten).
- Die Artenzahlzunahme ist auf ehemals artenarmen Flächen stärker ausgeprägt als auf 1988 schon artenreichen Flächen.
- Eine Abhängigkeit der Artenzahlzunahme von der Höhenlage (wie in der Literatur beschrieben) ist nicht nachweisbar.
- Die Arten, die in ihrer Stetigkeit deutlich zugenommen haben, zeichnen sich durch eine niedrige Wuchshöhe, vorzugsweise generative Reproduktion und leichte Samen („mobile“ Arten) sowie im Polsterseggenrasen zusätzlich durch einen späten Blühbeginn aus. Es sind allesamt typische Arten der alpinen Rasenstufe.
- Arten, die in ihrer Stetigkeit zugenommen haben, haben gleichzeitig auch in ihrer mittleren Deckung zugenommen.
- Durch die Stetigkeitszunahme vieler Arten weisen die Aufnahmen der Gesellschaften heute untereinander einen höheren floristischen Einheitlichkeitsgrad als damals auf.
- Der Grad der floristischen Veränderung ist in den Ausbildungen „reifer“ Böden stärker ausgeprägt als in den Ausbildungen „initialer“ Böden.

Es zeigt sich, dass die floristischen Veränderungen am besten durch die globale Erwärmung erklärt werden können. Auch natürlich ablaufende Sukzessionsprozesse

se könnten die aufgezeigten Änderungen in der Artenzusammensetzung erklären, allerdings ist die Zeitspanne von 2 Jahrzehnten zu kurz, als dass autogene Sukzessionsprozesse als der Hauptfaktor angesehen werden können. Denkbar ist aber, dass natürliche Sukzessionsprozesse durch die globale Erwärmung sowie durch N-Emissionen heutzutage beschleunigt ablaufen. Stickstoffeinträge, geänderte Landnutzungsformen und methodenbedingte Unschärfen spielen als Erklärungsmodelle für die Vegetationsveränderungen eine untergeordnete Rolle.

Im Wiederholungsflächenansatz kann somit zwar eine Koinzidenz von Temperaturerhöhung und floristischen Veränderungen glaubhaft aufgezeigt werden, ein direkter Zusammenhang zwischen beiden Faktoren (Ursache-Wirkungs-Beziehung) kann allerdings nicht nachgewiesen werden.

Erwärmungsexperiment

Um eine kausale Beziehung zwischen einer Temperaturerhöhung und Veränderungen der Vegetation nachweisen zu können, wurde zwischen 2002 und 2004 zusätzlich zu den Wiederholungserhebungen ein Erwärmungsexperiment in Beständen des Horstseggen- und des Polsterseggenrasens durchgeführt. Die Umgebungstemperatur der Pflanzen und die Oberbodentemperatur wurden mittels Open Top Chambers (OTCs) passiv erhöht. Die Konstruktion der OTCs erwies sich als günstig, da sie die Temperatur deutlich erhöhte, nicht aber den Wasserhaushalt (Luftfeuchtigkeit, Bodenwassergehalt) der Bestände änderte.

Durch einen Vergleich von erwärmten mit nicht erwärmten Flächen wurden die Auswirkungen einer Temperaturerhöhung auf Wachstum, Reproduktion und Phänologie ausgewählter Schlüssel-Arten untersucht. Zusätzlich wurde geprüft, ob sich die Häufigkeit von Arten bzw. die Artenzusammensetzung der Bestände bei Erwärmung ändert. Bodenkundliche Untersuchungen sollten klären, ob neben direkten auch indirekte Temperatureffekte (verbesserte Nährstoffverfügbarkeit) für die Vegetation eine Rolle spielen. Durch einen Saatversuch wurde geprüft, ob sich die Etablierungswahrscheinlichkeit von Arten tieferer Lagen durch eine Temperaturerhöhung erhöht. Die vorliegende Untersuchung zeigt:

- Pflanzenarten alpiner Kalk-Magerrasen reagieren sensibel und unmittelbar auf eine experimentell induzierte Temperaturerhöhung.
- Wachstum, Reproduktion und Entwicklungsgeschwindigkeit der meisten untersuchten Arten werden durch die Erwärmung stimuliert.
- Nur wenige Arten reagieren nicht, keine einzige Art zeigt eine negative Reaktion.
- Zwergsträucher und Graminoide reagieren insgesamt stärker auf die Temperaturerhöhung als krautige Arten.
- In beiden Ökosystemen konnten vergleichbare Prozesse induziert werden.
- Während auf Ebene der Individuen ausgeprägte Er-

wärmungseffekte nachgewiesen wurden, konnten für die Populationen bzw. den Gesamtbestand kurzfristig kaum Veränderungen aufgezeigt werden. Für vier Arten wurde eine behandlungsbedingte Änderung der Häufigkeit aufgezeigt. Vegetationsbedeckung und Artenzahl der Aufnahmeflächen änderten sich durch die Erwärmung nicht.

- Signifikante Effekte der Erwärmung auf die Nährstofffreisetzung konnten nicht nachgewiesen werden. Die aufgezeigten Reaktionen der Vegetation beruhen daher aller Voraussicht nach vorwiegend auf direkten und nicht auf indirekten Temperatureffekten.
- Eine Etablierung von Arten tieferer Lagen in den Beständen ist prinzipiell möglich. Allerdings wurde die Etablierung stärker durch den jeweiligen Vegetationstypus als durch die Temperaturerhöhung beeinflusst. Offenbar spielt für die Etablierung der Arten das Vorhandensein spezifischer Schutzstellen eine größere Rolle als die induzierte Erwärmung.

Die umfassende und unmittelbare Reaktion der Vegetation auf die experimentelle Erwärmung unterstreicht die Hypothese, dass alpine Vegetation überwiegend durch niedrige Temperaturen begrenzt wird.

Verschneidung beider Ansätze

Kombiniert man beide Ansätze miteinander, so zeigt sich, dass man ein hohes Maß an übereinstimmenden Ergebnissen findet und sich gravierende Widersprüche nicht zeigen. Kurzfristig wie mittelfristig dominieren eindeutig positiv gerichtete Reaktionen der Arten; neutrale oder negative Reaktionen spielen in beiden Ansätzen eine deutlich untergeordnete Rolle. Der überwiegende Anteil der Arten, der im Experiment positiv reagiert (Erhöhung von Wachstum/Reproduktion, Verfrühung von Phänophasen), zeigt auch mittelfristig eine ausgeprägte positive Reaktion (deutliche Stetigkeitszunahme). Umgekehrt haben Arten, die im Experiment nicht reagieren, auch im Rahmen der Wiederholungserhebungen nicht reagiert. Auch bezüglich der Ausprägung funktioneller Merkmale weisen die Arten, die kurzfristig (Experiment) bzw. mittelfristig (Wiederholungsaufnahmen) reagieren bzw. nicht reagieren, ein hohes Maß an Übereinstimmung auf. Durch die Gleichsinnigkeit der Ergebnisse wird einerseits die Hypothese bestätigt, dass die globale Erwärmung tatsächlich die Hauptursache für die nachgewiesenen mittelfristigen Vegetationsveränderungen darstellt. Andererseits kann aufgezeigt werden, dass die im Rahmen des Experiments gewonnenen Ergebnisse durchaus auch auf einen größeren Landschaftsausschnitt bzw. eine längere Zeitspanne übertragen werden können. Die Restriktionen, der die einzelnen Ansätze unterliegen, konnten also tatsächlich durch die Ergebnisse des jeweils anderen Ansatzes abgeschwächt werden, wodurch die Aussagekraft der Untersuchung insgesamt verbessert wird.

Durch eine Zusammenschau der Ergebnisse aus beiden Ansätzen kann man sich die Auswirkungen einer Temperaturerhöhung auf die Vegetation alpiner Kalk-Magerrasen wie folgt vorstellen:

Die Erwärmung führt kurzfristig bei vielen Arten zu einem erhöhten Wachstum bzw. zu einer effizienteren Reproduktion (vgl. Ergebnisse Experiment); eine Erhöhung der Fitness der Individuen ist die Folge.

Die erhöhte Fitness der Individuen wiederum wirkt sich mittelfristig positiv auf die Populationsentwicklung dieser Arten aus; eine Erhöhung der Populationsdichten sowie eine Ausweitung der Populationsareale (von der Population besiedelte Fläche) ist die Folge. Im Rahmen der Wiederholungserhebungen äußerten sich diese Änderungen über eine Zunahme der mittleren Deckung bzw. der Stetigkeit der Arten sowie über einen damit verbundenen Anstieg der Artenzahlen. Insbesondere „mobile“ Arten mit generativer Vermehrung und leichten

Samen sowie spät blühende Arten können die günstigeren Umweltbedingungen mittelfristig am effizientesten nutzen.

Eine Änderung der Artenzusammensetzung durch eine Einwanderung von Arten der hochmontanen bzw. subalpinen Stufe findet mittelfristig nicht statt. Die Vegetationsveränderungen beruhen also überwiegend auf einem „filling“- und nicht auf einem „moving“-Prozess. Ob die aufgezeigten Veränderungen auf Ebene der Individuen und Populationen langfristig zu Änderungen auf der Gesellschaftsebene führen, hängt von vielen Faktoren ab und kann letztlich nur über ein konsequentes, langfristiges Monitoring alpiner Pflanzenbestände geklärt werden.

6 Danksagung

Die Durchführung der Arbeit wäre ohne die Mithilfe vieler nicht möglich gewesen. Mein besonderer Dank gilt meinem Doktorvater PD Dr. Clemens Abs, der mir während aller Phasen der Arbeit mit Rat und Tat zur Seite gestanden ist. Er war mir nicht nur fachlich sondern auch menschlich immer eine große Stütze.

Herzlich danken möchte ich auch Herrn Prof. Dr. Anton Fischer, Frau Prof. Dr. Brigitta Erschbamer und Herrn Prof. Dr. Jörg Pfadenhauer für fachliche Diskussionen und wertvolle Anregungen.

Des Weiteren möchte ich mich bei meinen Kollegen Markus Bernhardt und Philipp Mayer für ihre stete Hilfe, anregende Diskussionen und die gute Arbeitsatmosphäre bedanken.

Maren Reimers, Sybille Kiefer, Renate Burkhardt und Wolfgang Petrik danke ich für ihre stets freundliche Unterstützung.

Mein spezieller Dank gilt allen, die mich bei den nicht immer einfachen Geländearbeiten tatkräftig unterstützt

haben. Ohne meine engagierten Diplomanden Sonja Beck, Martina Krenzer, Alexandra Hörand, Julia Vahle, Peter Kühle und Wibke Wilmanns sowie Praktikanten Thomas Stoiber und Michel Stollmann wäre die Arbeit nicht zu schaffen gewesen. Gleiches gilt für die zahlreichen Hiwis, denen ich hier ebenfalls ganz herzlich danken möchte.

Die Durchführung des Projekts wäre ohne die Unterstützung der Nationalparkverwaltung Berchtesgaden nicht möglich gewesen. Für ihre stete Hilfsbereitschaft, Freundlichkeit und Unterstützung möchte ich insbesondere Herrn Dipl. Biol. Helmut Franz, Herrn Dr. Michael Vogel, Daniela Kilian, Herrn Dr. Volkmar Konnert, Herrn Peter Wörnle sowie allen Mitarbeitern ganz herzlich danken.

Dem Ehepaar Helmut und Irmgard Pfitzer danke ich für die freundliche Bewirtung im Carl von Stahl-Haus.

Zum Schluss danke ich noch meinem Schnuppenstern Sonja, die mir immer eine große Stütze während der letzten drei Jahre war.

7 Literatur

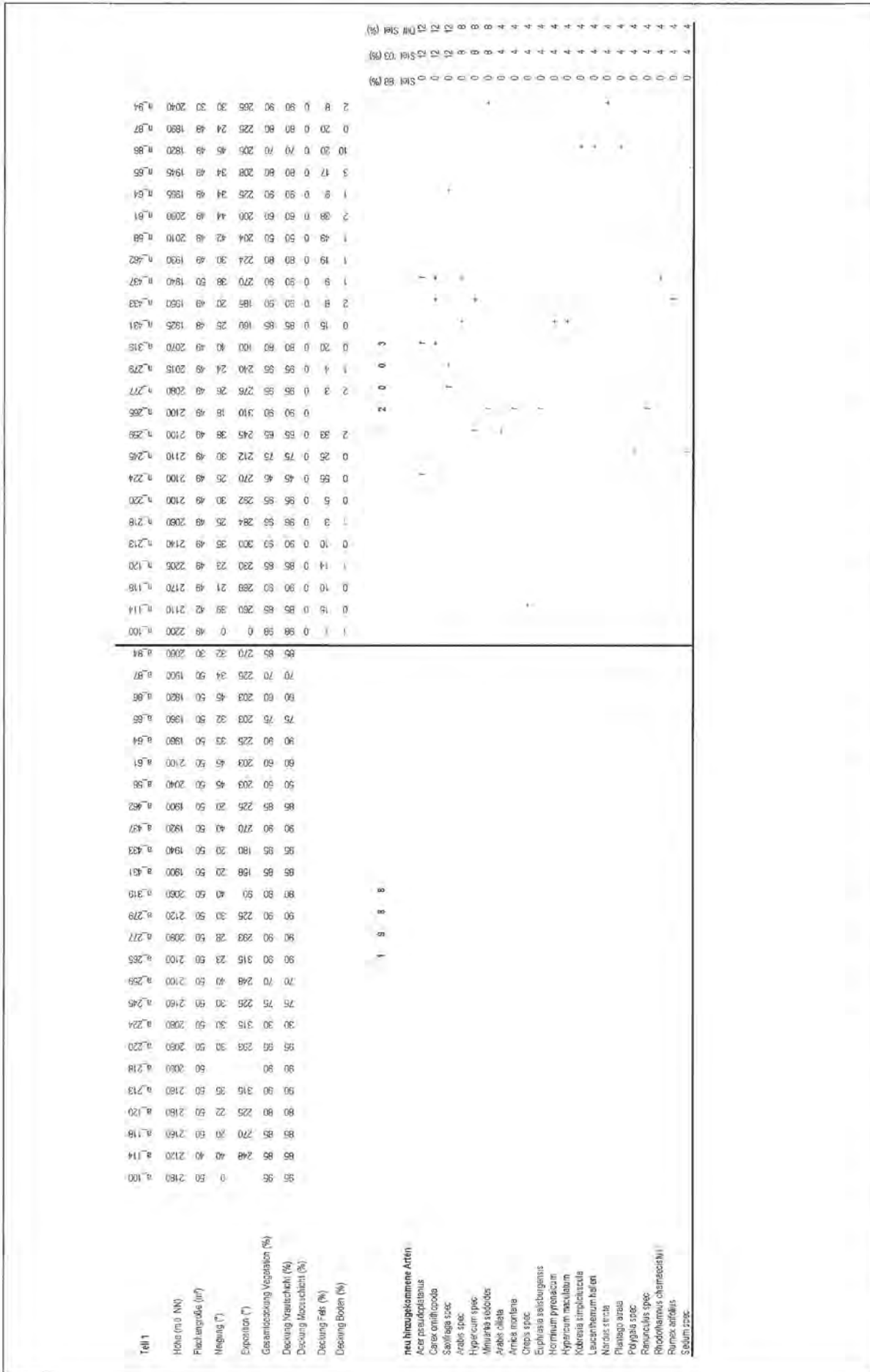
- ABS, C. (1994): Polupationsökologie von *Aposeris foetida* (L.) LESS. Standortbedingte Modifikationen des Lebenszyklus und das Wirkgefüge bei der Etablierung in verschiedenen Pflanzengesellschaften. - Geobotanica-Verlag, Fürholzen. 212 S.
- ALATALO, J. M. & TOTLAND, O. (1997): Response to simulated climatic change in an alpine and subarctic pollen-risk strategist, *Silene acaulis*. - Glob. Change Biol. **3**: 74-79.
- ARFT, A. M., WALKER, M. D., GUREVITCH, J., ALATALO, J. M., BRET-HARTE, M. S., DALE, M., DIEMER, M., GUGERLI, F., HENRY, G. H. R., JONES, M. H., HOLLISTER, R. D., JONSDOTTIR, I. S., LAINE, K., LEVESQUE, E., MARION, G. M., MOLAU, U., MOLGAARD, P., NORDENHALL, U., RASZHIVIN, V., ROBINSON, C. H., STARR, G., STENSTROM, A., STENSTROM, M., TOTLAND, O., TURNER, P. L., WALKER, L. J., WEBBER, P. J., WELKER, J. M. & WOOKEY, P. A. (1999): Responses of tundra plants to experimental warming: Meta-analysis of the international tundra experiment. - Ecological Monographs **69**: 491-511.
- AUSTRHEIM, G. & ERIKSSON, O. (2001): Plant species diversity and grazing in the Scandinavian mountains - patterns and processes at different spatial scales. - Ecography **24**: 683-695.
- BAYERISCHE LANDESANSTALT FÜR WALD UND FORSTWIRTSCHAFT (LWF) (2004): Waldzustandsbericht 2004, Freising.
- BECK, S. 2004: Vegetationsveränderungen in der alpinen Stufe des Nationalparks Berchtesgaden am Beispiel des Polsterseggenrasens (1988-2003). Diplomarbeit, Fachhochschule Weihenstephan.
- BEGON, M., HARPER, J. & TOWNSEND, C. (1991): Ökologie. Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. - Birkhäuser Verlag, Basel. 1024 S.
- BERNHARDT, M. (2005): Reaktionen der Waldbodenvegetation auf erhöhte Stickstoffeinträge: Analyse und Vorhersage von Vegetationsveränderungen anhand von funktionalen Merkmalen. - Dissertationes Botanicae **397**: 121 S.
- BLISS, L. C. (1971): Arctic and alpine plant life cycles. - Annu Rev Ecol Syst **2**: 405-438.
- BÖCKER, R., KOWARIK, I. & BORNKAMM, R. (1983): Untersuchungen zur Anwendung der Zeigerwerte nach Ellenberg. - Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie **11**: 35-56.
- BODENBENDER, J. (2002): Zittern im Treibhaus - Die Auswirkungen des Klimawandels auf die Alpen. - Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt **67**: 49-60.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1957): Ein Jahrhundert Florenwandel am Piz Linard (3414 m). - Bulletin Jardin Botanique, Bruxelles: Volume Jubilee, W. Robyns: 221-232.
- (1964): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. - Springer, Wien, New York. 865 S.
- BRUELHEIDE, H. (2003): Translocation of a montane meadow to simulate the potential impact of climate change. - Applied Vegetation Science **6**: 23-34.
- BURGA, C., WALTHER, G.-R. & BEIßNER, S. (2004): Florenwandel in der alpinen Stufe des Berninagebiets - ein Klimasignal? - Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. **16**: 57-66.
- CALLAWAY, R. M., BROOKER, R. W., CHOLER, P., KIKVIDZE, Z., LORTIE, C. J., MICHALET, R., PAOLINI, L., PUGNAIRE, F. I., NEWINGHAM, B., ASCHEHOUG, E. T., ARMAS, C., KIKODZE, D. & COOK, B. J. (2002): Positive interactions among alpine plants increase with stress. - Nature **417**: 844-848.
- CHAPIN, F. S., SHAVER, G. R., GIBLIN, A. E., NADELHOFER, K. J. & LAUNDRE, J. A. (1995): Responses of Arctic Tundra to Experimental and Observed Changes in Climate. - Ecology **76**: 694-711.
- CHOLER, P., MICHALET, R. & CALLAWAY, R. M. (2001): Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. - Ecology **82**: 3295-3308.
- DAVIS, A. J., JENKINSON, L. S., LAWTON, J. L., SHORROCKS, B. & WOOD, S. (1998): Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. - Nature **391**: 783-786.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. - Eugen Ulmer, Stuttgart. 683 S.
- DORMANN, C. F. & WOODIN, S. J. (2002): Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. - Functional Ecology **16**: 4-17.
- DULLINGER, S., DIRNBÖCK, T. & GRABHERR, G. (2003): Patterns of shrub invasion into high mountain grasslands of the Northern Calcareous Alps, Austria. - Arctic, Antarctic and Alpine Research **35**: 434-441.
- DULLINGER, S., DIRNBÖCK, T. & GRABHERR, G. (2004): Modelling climate change-driven treeline shifts: relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. - Journal of Ecology **92**: 241-252.
- ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V. & WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - Scripta Geobotanica **18**: 262 S.
- EPSTEIN, H. E., CALEF, M. P., WALKER, M. D., CHAPIN, F. S. & STARFIELD, A. M. (2004): Detecting changes in arctic tundra plant communities in response to warming over decadal time scales. - Glob. Change Biol. **10**: 1325-1334.
- ERSCHBAMER, B. (1997): Climate warming and plant growth on glacial retreats. - Rev. Valdôtaine Hist. Nat. **51**: 219-224.
- (2001): Climate Change Experiments on a Glacier Foreland in the Central Alps. - In: Visconti, G., Beniston, M., Ianorelli, E. D. & Barba, D. (Hrsg.): Global Change and Protected Areas. - Kluwer Academic Publishers.
- FISCHER, A. (1996): Forschung auf Dauerbeobachtungsflächen im Wald - Ziele, Methoden, Analysen, Beispiele. - Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung **35**: 87-106.
- (1997): Die Bedeutung der Dauerflächenforschung für die angewandte Geobotanik. - Forstwissenschaftliches Zentralblatt **116**: 202-206.
- (1999): Sukzessionsforschung: Stand und Entwicklung. - Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft **11**: 157-177.
- FITTER, A. H. & FITTER, R. S. R. (2002): Rapid changes in flowering time in British plants. - Science **296**: 1689-1691.
- FOSSATI, A. (1980): Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. - Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der der ETH, Stiftung Rübel, Zürich **73**: 193 S.

- GAUCH, H. G. & WHITTAKER, R. H. (1981): Hierarchical classification of community data. - *Journal of Ecology* **69**: 537-557.
- GOTTFRIED, M., PAULI, H. & GRABHERR, G. (1994): Die Alpen im "Treibhaus": Nachweise für das erwärmungsbedingte Höhersteigen der alpinen und nivalen Vegetation. - *Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt* **59**: 13-27.
- GOTTFRIED, M., PAULI, H., REITER, K. & GRABHERR, G. (1999): A fine-scaled predictive model for changes in species distribution patterns of high mountain plants induced by climate warming. - *Diversity and Distributions* **5**: 241-251.
- GRABHERR, G. (2003): Alpine vegetation dynamics and climate change: A synthesis of long-term studies and observations. - In: Nagy, L., Grabherr, G., Körner, C. & Thompson, D. B. A. (Hrsg.): *Alpine Biodiversity in Europe*. - Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- GRABHERR, G., GOTTFRIED, M., GRUBER, A. & PAULI, H. (1995): Patterns and Current Changes in Alpine Plant Diversity. - In: Chapin, F. S. & Körner, C. (Hrsg.): *Arctic and Alpine Biodiversity*. - Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- GRABHERR, G., GOTTFRIED, M. & PAULI, H. (1994): Climate effects on mountain plants. - *Nature* **369**: 448.
- GUGERLI, F. (2001): Reaktion von Tundrapflanzen auf Klimaerwärmung - Resultate aus einem circumpolar-alpinen Großversuch. - In: Haudenschild, R. (Hrsg.): *Die Polarforschung als Schlüssel zum Verständnis der globalen Veränderungen* - Schweizerische Kommission für Polarforschung, Bern.
- GUGERLI, F. & BAUERT, M. R. (2001): Growth and reproduction of *Polygonum viviparum* show weak responses to experimentally increased temperature at a Swiss Alpine site. - *Botanica Helvetica* **111**: 169-180.
- GUISAN, A. & THEURILLAT, J. P. (2000): Equilibrium modeling of alpine plant distribution: how far can we go? - *Phytocoenologia* **30**: 353-384.
- HAEBERLI, W. & BENISTON, M. (1998): Climate change and its impacts on glaciers and permafrost in the Alps. - *Ambio* **27**: 258-265.
- HAGEN, T. (1996): Vegetationsveränderungen in Kalk-Magerrasen des Fränkischen Jura. - *Laufener Forschungsberichte* **4**: 218 S.
- HARPER, J. L., WILLIAMS, J. T. & SAGAR, G. R. (1965): The Behavior of Seeds in Soil. Part 1. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. - *Journal of Ecology* **53**: 273-286.
- HARTE, J. & SHAW, R. (1995): Shifting Dominance within a Montane Vegetation Community - Results of a Climate-Warming Experiment. - *Science* **267**: 876-880.
- HARTLEY, A. E., NEILL, C., MELILLO, J. M., CRABTREE, R. & BOWLES, F. P. (1999): Plant performance and soil nitrogen mineralization in response to simulated climate change in subarctic dwarf shrub heath. - *Oikos* **86**: 331-343.
- HECHT, P. & HUBER, D. (2002): Potentielle Verbreitung von Pflanzenarten im Nationalpark Berchtesgaden ermittelt mit Hilfe des Geografischen Informationssystems. - *Nationalpark Berchtesgaden*. 687 S.
- HEGG, O., FELLER, U., DAHLER, W. & SCHERRER, C. (1992): Long-Term Influence of Fertilization in a Nardetum - Phytosociology of the Pasture and Nutrient Contents in Leaves. - *Vegetatio* **103**: 151-158.
- HENRY, G. H. R. & MOLAU, U. (1997): Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). - *Glob. Change Biol.* **3**: 1-9.
- HERRMANN, T. (unveröffentl. Projektbericht): Vorläufige Vegetationskarte Nationalpark Berchtesgaden - Teilbetrag subalpine/alpine Stufe. - *Nationalparkverwaltung Berchtesgaden*. 39 S.
- HERRMANN, T., KÖPPEL, J. G. & MOSER, M. (1988): Dokumentation Vegetationstabellen für den subalpinen/alpinen Bereich. Fachbereich 02. Vegetation der Nutzungstypen. - *Abschlussbericht Band D/III*.
- HILL, M. O. (1979): TWINSpan - a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. - *Cornell University, Ithaca, New York*.
- HILL, M. O. & GAUCH, H. G. (1980): Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. - *Vegetatio* **42**: 47-58.
- HOFER, H. R. (1992): Veränderungen in der Vegetation von 14 Gipfeln des Berninagebietes zwischen 1905 und 1985. - *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* **58**: 39-54.
- HOLLISTER, R. D. & WEBBER, P. J. (2000): Biotic validation of small open-top chambers in a tundra ecosystem. - *Glob. Change Biol.* **6**: 835-842.
- INESON, P., BENHAM, D. G., POSKITT, J., HARRISON, A. F., TAYLOR, K. & WOODS, C. (1998): Effects of climate change on nitrogen dynamics in upland soils. 2. A soil warming study. - *Glob. Change Biol.* **4**: 153-161.
- IPCC (2001): A report of working group I of the International Panel on Climate Change - Summary for policymakers. - www.ipcc.ch.
- ISARD, S. A. (1987): The effect of slope-aspect on turbulent transfer in an alpine fellfield: Niwot Ridge, Front Range, Colorado. - *Physical Geography* **8**: 133-147.
- JONASSON, S., HAVSTRÖM, M., JENSEN, M. & CALLAGHAN, T. V. (1993): In-Situ Mineralization of Nitrogen and Phosphorus of Arctic Soils after Perturbations Simulating Climate-Change. - *Oecologia* **95**: 179-186.
- JONASSON, S., MICHELSEN, A., SCHMIDT, I. K. & NIELSEN, E. V. (1999): Responses in microbes and plants to changed temperature, nutrient, and light regimes in the arctic. - *Ecology* **80**: 1828-1843.
- KAMMER, P. M. & MOHL, A. (2002): Factors controlling species richness in alpine plant communities: An assessment of the importance of stress and disturbance. - *Arctic Antarctic and Alpine Research* **34**: 398-407.
- KENNEDY, A. D. (1995): Simulated Climate-Change - Are Passive Greenhouses a Valid Microcosm for Testing the Biological Effects of Environmental Perturbations. - *Glob. Change Biol.* **1**: 29-42.
- KLANDERUD, K. (2005): Climate change effects on species interactions in an alpine plant community. - *Journal of Ecology* **93**: 127-137.
- KLANDERUD, K. & BIRKS, H. J. B. (2003): Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. - *The Holocene* **13**: 1-6.
- KLOTZ, S., KUHN, I. & DURKA, W. (2002): BIOLFLORE - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur

- Flora von Deutschland. – Schriftenreihe für Vegetationskunde **38**: 334 S.
- KÖLB, E. & REHFUESS, K. E. (1997): Effects of a temperature increase in a field experiment on the nitrogen release from soil cores with different humus forms. – Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde **160**: 539-547.
- KÖNNERT, V. (2004): Standortkarte Nationalpark Berchtesgaden. – Forschungsbericht des Nationalparks Berchtesgaden **49**: 151 S.
- KÖRNER, C. (1995): Impact of atmospheric changes on alpine vegetation: the ecophysiological perspective. – In: Guisan, A., Holten, J. I., Spichiger, R. & Tessier, L. (Hrsg.): Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountains. – Ed. Conserv. Jard. Bot., Genève.
- (1999): Alpine Plant Life. – Springer, Berlin, Heidelberg. 338 S.
- KÖRNER, C., DIEMER, M., SCHÄPPI, B., NIKLAUS, P. & ARNONE, J. (1997): The responses of alpine grassland to four seasons of CO₂ enrichment: a synthesis. – Acta Oecologica **18**: 165-175.
- KRENZER, M. 2004: Vegetationsveränderungen alpiner Rasen im Nationalpark Berchtesgaden zwischen 1988 und 2003. Magisterarbeit, Otto-Friedrich-Universität Bamberg.
- KUDERNATSCH, T. 2001: Vegetationsentwicklung ausgewählter Pflanzengesellschaften im Wimbachgries zwischen 1968 und 2000. Diplomarbeit, TU München, Freising.
- KUDERNATSCH, T., FISCHER, A. & ABS, C. (2004): Vegetationsentwicklung ausgewählter Pflanzengesellschaften im Wimbachgries zwischen 1968 und 2000. – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. **65**: 5-70.
- KUDO, G. & SUZUKI, S. (2003): Warming effects on growth, production, and vegetation structure of alpine shrubs: a five-year experiment in northern Japan. – Oecologia **135**: 280-287.
- KULLMAN, L. (2002): Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. – Journal of Ecology **90**: 68-77.
- LANGENSCHIEDT, E. (1994): Geologie der Berchtesgadener Berge. – Verlag Berchtesgadener Anzeiger. 160 S.
- LESICA, P. & MCCUNE, B. (2004): Decline of arctic-alpine plants at the southern margin of their range following a decade of climatic warming. – Journal of Vegetation Science **15**: 679-690.
- LIPPERT, W. (1966): Die Pflanzengesellschaften des Naturschutzgebietes Berchtesgaden. – Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft **39**: 67-122.
- LOREAU, M., NAEEM, S., INCHAUSTI, P., BENGTSOON, J., GRIME, J. P., HECTOR, A., HOOPER, D. U., HUSTON, M. A., RAFFAELLI, D., SCHMID, B., TILMAN, D. & WARDLE, D. A. (2001): Ecology - Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. – Science **294**: 804-808.
- LOZÁN, J. L. & KAUSCH, H. (1998): Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. – Blackwell Wissenschafts Verlag, Berlin, Wien. 287 S.
- MARION, G. M., HENRY, G. H. R., FRECKMAN, D. W., JOHNSTONE, J., JONES, G., JONES, M. H., LEVESQUE, E., MOLAU, U., MOLGAARD, P., PARSONS, A. N., SVO-
- BODA, J. & VIRGINIA, R. A. (1997): Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. – Glob. Change Biol. **3**: 20-32.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M. J. (1999): PC-ORD, Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4. – MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon USA.
- MENZEL, A. & FABIAN, P. (1999): Growing season extended in Europe. – Nature **397**: 659-659.
- MOLAU, U. (1993): Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. – Arctic and Alpine Research **24**: 391-402.
- NADELHOFFER, K. J., GIBLIN, A. E., SHAVER, G. R. & Laundre, J. A. (1991): Effects of Temperature and Substrate Quality on Element Mineralization in 6 Arctic Soils. – Ecology **72**: 242-253.
- NIEDERFRINIGER-SCHLAG, R. & ERSCHBAMER, B. (2000): Germination and establishment of seedlings on a glacier foreland in the central Alps, Austria. – Arctic Antarctic and Alpine Research **32**: 270-277.
- NYLEHN, J. & TOTLAND, O. (1999): Effects of temperature and natural disturbance on growth, reproduction, and population density in the alpine annual hemiparasite *Euphrasia frigida*. – Arctic Antarctic and Alpine Research **31**: 259-263.
- OBERDORFER, E. (2001): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete. – Ulmer, Stuttgart.
- OBERDORFER, E. H. (1993): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Sand- und Trockenrasen, Heide- und Borstgras-Gesellschaften, alpine Magerrasen, Saum-Gesellschaften, Schlag- und Hochstauden-Fluren. – G. Fischer, Jena. 355 S.
- ODUM, E. P. (1980): Grundlagen der Ökologie. I. – Thieme Verlag, Stuttgart, New York. 476 S.
- PAULI, H., GOTTFRIED, M. & GRABHERR, G. (1999): Vascular plant distribution patterns at the low-temperature limits of plant life – the alpine-nival ecotone of Mount Schrankogel (Tyrol, Austria). – Phytocoenologia **29**: 297-325.
- PAULI, H., GOTTFRIED, M., HOHENWALLNER, D., REITER, K., CASALE, R. & GRABHERR, G. (2004): The GLORIA Field Manual – Multi-Summit Approach. – European Commission. 45 S.
- PENUELAS, J. & FILELLA, I. (2001): Phenology – Responses to a warming world. – Science **294**: 793-795.
- PETERJOHN, W. T., MELILLO, J. M., STEUDLER, P. A., NEWKIRK, K. M., BOWLES, F. P. & ABER, J. D. (1994): Responses of Trace Gas Fluxes and N Availability to Experimentally Elevated Soil Temperatures. – Ecol. Appl. **4**: 617-625.
- PFADENHAUER, J. (1997): Vegetationsökologie – ein Skriptum. – IHW, Eching.
- PIELOU, E. C. (1969): An Introduction to Mathematical Ecology. – John Wiley and Sons, New York.
- POSPESCHILL, M. (2001): SPSS – Durchführung fortgeschrittener statistischer Verfahren. – RRZN, Hanover.
- PRICE, M. V. & WASER, N. M. (2000): Responses of subalpine meadow vegetation to four years of experimental warming. – Ecol. Appl. **10**: 811-823.
- PROULX, M. & MAZUMDER, A. (1998): Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. – Ecology **79**: 2581-2592.

- RALL, H. (1990): Waldinventur und Waldpflegeplanung im Nationalpark Berchtesgaden 1983-1986. In: Wälder - Geschichte, Zustand, Planung. - Forschungsbericht des Nationalparks Berchtesgaden 20.
- REHDER, H. (1970): Zur Ökologie insbesondere Stickstoffversorgung subalpiner und alpiner Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet Schachen (Wettersteingebirge). - *Dissertationes Botanicae* 6: 90 S.
- REISIGL, H. & KELLER, R. (1994): Alpenpflanzen im Lebensraum. - Gustav Fischer Verlag, 149 S.
- ROBINSON, C. H. (2002): Controls on decomposition and soil nitrogen availability at high latitudes. - *Plant and Soil* 242: 65-81.
- ROBINSON, C. H., WOOKEY, P. A., PARSONS, A. N., POTTER, J. A., CALLAGHAN, T. V., LEE, J. A., PRESS, M. C. & WELKER, J. M. (1995): Responses of plant litter decomposition and nitrogen mineralisation to simulated environmental change in a high arctic polar semi-desert and a subarctic dwarf shrub heath. - *Oikos* 74: 503-512.
- RÖDER, H., FISCHER, A. & KLÖCK, W. (1996): Waldentwicklung auf Quasi-Dauerflächen im Luzulo-Fagetum der Buntsandsteinrhön (Forstamt Mittelsinn) zwischen 1950 und 1990. - *Forstwissenschaftliches Zentralblatt* 115: 321-335.
- RÖSLER, S. (1997): Die Rasengesellschaften der Klasse Seslerietea in den Bayerischen Alpen und ihre Verzahnung mit dem Carlino-Caricetum sempervirentis (Klasse Festuco-Brometea). - *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* 58: 5-215.
- ROTHMALER, W. (1995): Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Atlasband. - Gustav Fischer Verlag, Jena, 753 S.
- ROY, B. A., GUSEWELL, S. & HARTE, J. (2004): Response of plant pathogens and herbivores to a warming experiment. - *Ecology* 85: 2570-2581.
- RUSTAD, L. E., CAMPBELL, J. L., MARION, G. M., NORBY, R. J., MITCHELL, M. J., HARTLEY, A. E., CORNELISSEN, J. H. C. & GUREVITCH, J. (2001): A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. - *Oecologia* 126: 543-562.
- SAAVEDRA, F., INOUE, D. W., PRICE, M. V. & HARTE, J. (2003): Changes in flowering and abundance of *Delphinium nuttallianum* (Ranunculaceae) in response to a subalpine climate warming experiment. - *Glob. Change Biol.* 9: 885-894.
- SANDVIK, S. M., HEEGAARD, E., ELVEN, R. & VANDVIK, V. (2004): Responses of alpine snowbed vegetation to long-term experimental warming. - *Ecoscience* 11: 150-159.
- SANZ-ELORZA, M., DANA, E. D., GONZALEZ, A. & SOBRIÑO, E. (2003): Changes in the high-mountain vegetation of the central Iberian peninsula as a probable sign of global warming. - *Annals of Botany* 92: 273-280.
- SCHMIDT, I. K., JONASSON, S. & MICHELSEN, A. (1999): Mineralization and microbial immobilization of N and P in arctic soils in relation to season, temperature and nutrient amendment. - *Applied Soil Ecology* 11: 147-160.
- SCHOLES, R. J. & VANBREEMEN, N. (1997): The effects of global change on tropical ecosystems. - *Geoderma* 79: 9-24.
- SCHÜTZ, M. (1988): Genetisch-ökologische Untersuchungen an alpinen Pflanzen auf verschiedenen Gesteinsunterlagen: Keimungs- und Aussaatversuche. - Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der der ETH, Stiftung Rübel, Zürich 99.
- SCHWABE, A., KRATOCHWIL, A. & BAMBERT, J. (1989): Sukzessionsprozesse im aufgelassenen Weidfeld-Gebiet des "Bannwald Flüh" (Südschwarzwald) 1976-1988. Mit einer vergleichenden Betrachtung statistischer Auswertungsmethoden. - *Tuexenia* 9: 351-370.
- SEILER, W. (2003/2004): Der globale Klimawandel: Ursachen, Auswirkungen und Maßnahmen. - Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt 68/69: 93-105.
- SHAVER, G. R., CANADELL, J., CHAPIN, F. S., GUREVITCH, J., HARTE, J., HENRY, G., INESON, P., JONASSON, S., MELILLO, J., PITELKA, L. & RUSTAD, L. (2000): Global warming and terrestrial ecosystems: A conceptual framework for analysis. - *Bioscience* 50: 871-882.
- SPARKS, T. H. & MENZEL, A. (2002): Observed changes in seasons: An overview. - *International Journal of Climatology* 22: 1715-1725.
- SPATZ, G. (1980): Succession Patterns on Mountain Pastures. - *Vegetatio* 43: 39-41.
- SPRINGER, S. 1997: Pflanzengesellschaften der Almen des Berchtesgadener Landes. Inaugural-Dissertation, Universität Gesamthochschule Kassel.
- STAMPFLI, A. (1991): Accurate determination of vegetational change in meadows by successive point quadrat analysis. - *Vegetatio* 96: 185-194.
- STENSTRÖM, M., GUGERLI, F. & HENRY, G. H. R. (1997): Response of *Saxifraga oppositifolia* L. to simulated climate change at three contrasting latitudes. - *Glob. Change Biol.* 3: 44-54.
- STÖCKLIN, J. & BÄUMLER, E. (1996): Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland. - *Journal of Vegetation Science* 7: 45-56.
- TASSER, E. & TAPPEINER, U. (2002): Impact of land use changes on mountain vegetation. - *Applied Vegetation Science* 5: 173-184.
- THEODOSE, T. & BOWMAN, W. (1997): Nutrient availability, plant abundance, and species diversity in two alpine tundra communities. - *Ecology* 78: 1861-1872.
- THEURILLAT, J. P. & GUISAN, A. (2001): Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: A review. - *Climatic Change* 50: 77-109.
- THIELE, K. (1978): Vegetationskundliche und pflanzenökologische Untersuchungen im Wimbachgries. - Oldenbourg, München, Wien, 73 S.
- TILMAN, G. D. (1984): Plant dominance along an experimental nutrient gradient. - *Ecology* 65: 1445-1453.
- TOTLAND, O. (1997): Effects of flowering time and temperature on growth and reproduction in *Leontodon autumnalis* var. *taraxaci*, a late flowering alpine plant. - *Arctic and Alpine Research* 29: 285-290.
- (1999): Effects of temperature on performance and phenotypic selection on plant traits in alpine *Ranunculus acris*. - *Oecologia* 120: 242-251.
- TOTLAND, O. & NYLEHN, J. (1998): Assessment of the effects of environmental change on the performance and density of *Bistorta vivipara*: the use of multivariate analysis and experimental manipulation. - *Journal of Ecology* 86: 989-998.

- TRAXLER, A. (1997): Handbuch des Vegetationsökologischen Monitorings. Methoden, Praxis, angewandte Projekte. Teil A: Methoden. - Umweltbundesamt, Wien. 397 S.
- TÜXEN, R., OHNO, K. & VAHLE, H.-C. (1977): Zum Problem der Homogenität von Assoziationstabellen. - *Docum. Phytosoc. N. S.* **1**: 305-320.
- URBANSKA, K. M. (1992): Populationsbiologie der Pflanzen. - Gustav Fischer, Stuttgart, Jena. 374 S.
- URBANSKA, K. M. & SCHÜTZ, M. (1986): Reproduction by Seed in Alpine Plants and Revegetation Research above Timberline. - *Botanica Helvetica* **96**: 43-60.
- WADA, N., SHIMONO, M., MIYAMOTO, M. & KOJIMA, S. (2002): Warming effects on shoot developmental growth and biomass production in sympatric evergreen alpine dwarf shrubs *Empetrum nigrum* and *Loiseleuria procumbens*. - *Ecological Research* **17**: 125-132.
- WAGNER, J. & REICHEGGER, B. (1997): Phenology and seed development of the alpine sedges *Carex curvula* and *Carex firma* in response to contrasting topoclimates. - *Arctic and Alpine Research* **29**: 291-299.
- WALTHER, G. R. (2004): Plants in a warmer world. - *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **6**: 169-185.
- WEIH, M. & KARLSSON, P. S. (1999): The nitrogen economy of mountain birch seedlings: implications for winter survival. - *Journal of Ecology* **87**: 211-219.
- WELKER, J. M., MOLAU, U., PARSONS, A. N., ROBINSON, C. H. & WOOKEY, P. A. (1997): Responses of *Dryas octopetala* to ITEX environmental manipulations: a synthesis with circumpolar comparisons. - *Glob. Change Biol.* **3**: 61-73.
- WILMANN, O. (1989): Zur Entwicklung von Trespenrasen im letzten Jahrhundert: Einblick - Ausblick - Rückblick, das Beispiel des Kaiserstuhls. - *Düsseldorfer Geob. Kolloq.* **6**: 3-17.
- WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. Mit Chromosomenatlas. - Ulmer, Stuttgart.
- ZHANG, Y. Q. & WELKER, J. M. (1996): Tibetan alpine tundra responses to simulated changes in climate: Aboveground biomass and community responses. - *Arctic and Alpine Research* **28**: 203-209.
- ZIERL, H. (2002): Nationalpark Berchtesgaden - Vom Pflanzenschonbezirk zum Nationalpark. - *Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt* **67**: 69-86.



Anhang 1 – Teil 1: Horstseggenrasen (*Seslerio-Caricetum sempervirentis*): Gegenüberstellung der historischen (links; Herrmann 1988) und der aktuellen Aufnahmen (rechts; 2003). Ordnung der Tabelle: (i) neu hinzugekommene Arten; (ii) nicht wieder gefundene Arten; (iii) damals wie heute vorhandene Arten. Die sowohl 1988 als auch 2003 vorkommenden Arten sind untergliedert in Arten mit Stetigkeitszunahme, Arten mit konstanter Stetigkeit und Arten mit Stetigkeitsabnahme. Für jede Art ist die Stetigkeit (%) im Jahr 1988 (Stet. '88), die Stetigkeit (%) im Jahr 2003 (Stet. '03) sowie die Stetigkeitsdifferenz (%) zwischen 2003 und 1988 (Diff. Stet.) angegeben.

Teil 2	2002_11	2002_12	2002_13	2002_14	2002_21	2002_22	2002_23	2002_24	2002_31	2002_32	2002_33	2002_34	2002_41	2002_42	2002_43	2002_44	2002_51	2002_52	2002_53	2002_54	2002_51	2002_52	2002_53	2002_54	2002_51	2002_52	2002_53	2002_54	
Ligusticum spec.																						1 0,6							
Juncus trifidus ssp. mon.					2 1,8																3 1,8								
Allium senescens ssp. moell.		1 0,6																											
Plantago atrata						1 0,6	1 0,8								2 1,3				2 1,3	1 0,8									
Globularia cordifolia									3 1,9		2 1,3																	1 0,6	3 1,9
Gypsophila repens						3 1,8	1 0,9																						1 0,6
Parnassia palustris									2 1,3		1 0,5																		
Dryas octopetala					3 1,5			1 0,8													2 1,3								
Euphrasia spec.																													1 0,6
Linum catharticum											2 1,3										1 0,6							1 0,6	1 0,6
Senecio doronicum		4 8,8																											
Homogyne alpina												2 1,3			1 0,6														1 0,6
Luzula spec.																												2 1,3	1 0,6
Phleum hirsutum																				2 1,3									
Potentilla aurea																													1 0,6
Siene acutis									1 0,6	2 7,5																			
Erica herbacea			1 0,6																										4 8,8
Alchemilla spec.														1 0,6															
Art 1																													
Buphthalmum salicifolium																													
Dianthus superbus		3 1,9																											
Festuca pulchella																													2 1,3
Globularia nudicaulis																												1 0,6	
Heracleum austriacum																												1 6,9	
Hieracium bifidum															2 1,3														
Listera ovata																				1 0,6									
Myosotis alpestris																												1 0,5	
Polygala chamaebuxus									4 2,5																				
Ranunculus nemorosus															1 0,6														
Trollius europaeus																											2 1,3		
Acer pseudoplatanus																													
Acinos alpinus																													
Art 2																													1 0,6
Art 3																													
Bartsia alpina																													1 0,6
Campanula alpina										1 0,6																			
Carex capillaris																													
Coeloglossum viride																													
Daphne mezereum																													
Larix decidua																												1 0,6	
Minuartia verna ssp. gerardi																													
Potentilla spec.																													
Saxifraga aizoides																												1 0,6	
Tofieldia calyculata																													

Anhang 3 – Teil 2.

Teil 2	2004_11	2004_12	2004_13	2004_14	2004_21	2004_22	2004_23	2004_24	2004_31	2004_32	2004_33	2004_34	2004_41	2004_42	2004_43	2004_44	2004_51	2004_52	2004_53	2004_54	2004_61	2004_62	2004_63	2004_64	2004_71	2004_73	2004_74	2004_75	2004_81	2004_82	2004_83	2004_84					
Ligusticum spec																						1 0,6		4 2,5	1 0,6	1 0,6		1 0,6	4 2,5		4 2,5						
Juncus trifidus ssp. mon.					2 1,3															3 1,9	1 0,6																
Allium senescens ssp. mont.	1 0,6			1 0,6																3 1,9	1 0,6	2 1,3															
Plantago atrata							1 0,6														1 0,6																
Globularia cordifolia									3 1,9		2 1,3																			1 0,6							
Gypsophila repens					4 2,5	1 0,6														1 0,6														4 2,5			
Parnassia palustris									4 2,5		1 0,6																								1 0,6		
Dryas octopetala					3 1,9																		2 1,3														
Euphrasia spec.									3 1,9																							1 0,6			1 0,6		
Linum catharticum										2 1,3																											
Senecio dornicum	4 15,0													1 0,6	1 0,6																						
Homogyne alpina												2 1,3																									
Luzula spec.																											1 0,6										
Phleum hirsutum	1 0,6	1 0,6															3 1,9																				
Potentilla aurea																							2 1,3														
Silene acaulis									1 0,6	3 8,1																											
Erica herbacea																																			4 2,5		
Abnemiella spec.														1 0,6																							
Art 1																																					
Buphthalmum salicifolium																	1 0,6																				
Dianthus superbus	3 1,3																																				
Festuca pulchella																																					
Globularia nudicaulis																										1 0,6										2 1,3	
Heracleum austriacum																																					
Hieracium bifidum														2 1,3																							
Listera ovata																1 0,6																					
Mycosotis alpestris																																					
Polygala chamaebuxus									4 2,5																												
Ranunculus nemorosus															1 0,6																						
Trollius europaeus																																					2 1,3
Acer pseudoplatanus							1 0,6																														
Acinus alpinus																1 0,6																					
Art 2																																					
Art 3									1 0,6																												
Bartsia alpina																																					
Campanula alpina																																					
Carex capillaris							1 0,6																														
Coeloglossum viride																																					
Daphne mezereum										1 0,6																											
Larix decidua																																					
Minuartia verna ssp. gerardii										1 0,6																											
Potentilla spec.															1 0,6																						
Saxifraga aizoides																																					
Tofieldia calyculata												2 1,3																									

Anhang 4 – Teil 2.

In der Reihe der Forschungsberichte sind erschienen:

- Nr. 1 G. Enders
Theoretische Topoklimatologie
- Nr. 2 R. Bochter, W. Neuerburg, W. Zech
Humus und Humusschwund im Gebirge
- Nr. 3 Herausgeber Nationalparkverwaltung
Zur Situation der Greifvögel in den Alpen
- Nr. 4 G. Enders
Kartenteil: Theoretische Topoklimatologie
- Nr. 5 O. Siebeck
Der Königssee – Eine limnologische Projektstudie
- Nr. 6 R. Bochter
Böden naturnaher Bergwaldstandorte auf carbonatreichen Substraten
- Nr. 7 Herausgeber Nationalparkverwaltung
Der Funtensee
- Nr. 8 H. Schmid-Heckel
Zur Kenntnis der Pilze in den Nördlichen Kalkalpen
- Nr. 9 R. Boller
Diplopoden als Streuzersetzer in einem Lärchenwald
- Nr. 10 E. Langenscheidt
Höhlen und ihre Sedimente in den Berchtesgadener Alpen
- Nr. 11 Herausgeber Nationalparkverwaltung
Das Bärenseminar
- Nr. 12 H. Knott
Geschichte der Salinenwälder von Berchtesgaden
- Nr. 13 A. Manghabati
Einfluß des Tourismus auf die Hochgebirgslandschaft
- Nr. 14 A. Spiegel-Schmidt
Alte Forschungs- und Reiseberichte aus dem Berchtesgadener Land
- Nr. 15 H. Schmid-Heckel
Pilze in den Berchtesgadener Alpen
- Nr. 16 L. Spandau
Angewandte Ökosystemforschung im Nationalpark Berchtesgaden
- Nr. 17 W. Berberich
Das Raum-Zeit-System des Rotfuchses
- Nr. 18 U. Mäck, R. Bögel
Untersuchungen zur Ethologie und Raumnutzung von Gänse- und Bartgeier
- Nr. 19 B. Dittrich, U. Hermsdorf
Biomonitoring in Waldökosystemen
- Nr. 20 F. Kral, H. Rall
Wälder – Geschichte, Zustand, Planung
- Nr. 21 M. Klein, R.-D. Negele, E. Leuner, E. Bohl, R. Leyerer
Fischbiologie des Königssees: Fischerei- und Parasitologie
- Nr. 22 W. Traunspurger
Fischbiologie des Königssees: Nahrungsangebot und Nahrungswahl, Bd. I
- Nr. 23 R. Gerstmeier
Fischbiologie des Königssees: Nahrungsangebot und Nahrungswahl, Bd. II
- Nr. 24 W. Hecht, M. Förster, F. Pirchner, R. Hoffmann, P. Scheinert, H. Rettenbeck
Fischbiologie des Königssees: Ökologisch-genetische Untersuchungen am Seesaibling und Gesundheitsstatus der Fische
- Nr. 25 G. Hofmann
Klimatologie des Alpenparks
- Nr. 26 K. Rösch
Einfluß der Beweidung auf die Vegetation des Bergwaldes
- Nr. 27 H. Remmert, P. G. Rey, W. R. Siegfried, W. Scherzinger, S. Klaus
Kleinstmögliche Populationen bei Tieren
- Nr. 28 B. Müller, W. Berberich, A. David
Schalenwild
- Nr. 29 J. Köppel
Beitrag der Vegetation zum Wasserhaushalt
- Nr. 30 H. Zierl et al.
Die Wallfahrt über das Steinerne Meer
- Nr. 31 P. Pechacek
Spechte im Nationalpark Berchtesgaden
- Nr. 32 C. Dommermuth
Beschleunigte Massenabtragung im Jennergebiet
- Nr. 33 R. Bögel
Untersuchungen zur Flugbiologie und Habitatnutzung von Gänsegeier
- Nr. 34 A. Schuster
Singvögel im Biosphärenreservat Berchtesgaden
- Nr. 35 M. Höper
Moose – Arten, Bioindikation, Ökologie
- Nr. 36 T. Barthelmeß
Die saisonale Planktonsukszession im Königssee
- Nr. 37 W. Lippert, S. Springer, H. Wunder
Die Farn- und Blütenpflanzen des Nationalparks
- Nr. 38 G. Gödde
Die Holzbringung um den Königssee
- Nr. 39 A. Stahr
Bodenkundliche Aspekte der Blaikenbildung auf Almen
- Nr. 40 R. Braun
Die Geologie des Hohen Gölls
- Nr. 41 F. Gloßner, R. Türk
Die Flechtengesellschaften im Nationalpark Berchtesgaden und dessen Vorfeld
- Nr. 42 R. Türk, H. Wunder
Die Flechten des Nationalparks Berchtesgaden und angrenzender Gebiete
- Nr. 43 V. Konnert, J. Siegrist
Waldentwicklung im Nationalpark Berchtesgaden von 1983 bis 1997
- Nr. 44 S. Schmidlein
Aufnahme von Vegetationsmustern auf Landschaftsebene
- Nr. 45 U. Brendel, R. Eberhardt, K. Wiesmann-Eberhardt, W. d'Oleire-Oltmanns
Der Leitfaden zum Schutz des Steinadlers in den Alpen
- Nr. 46 Herausgeber Nationalparkverwaltung
Forschung im Nationalpark Berchtesgaden von 1978 bis 2001
- Nr. 47 T. Rettelbach
Die Antagonisten des Buchdruckers im Nationalpark Berchtesgaden
- Nr. 48 P. Pechacek, W. d'Oleire-Oltmanns
International Woodpecker Symposium
- Nr. 49 V. Konnert
Standortkarte Nationalpark Berchtesgaden
- Nr. 50 K. Fischer
Geomorphologie der Berchtesgadener Alpen
- Nr. 51 R. Gerecke, H. Franz (Hrsg.)
Quellen im Nationalpark Berchtesgaden. Lebensgemeinschaften als Indikatoren des Klimawandels

Zu beziehen über die
Nationalparkverwaltung Berchtesgaden, Doktorberg 6, D-83471 Berchtesgaden
forschungsberichte@nationalpark-berchtesgaden.de

