Tuexenia 36: 205–221. Göttingen 2016.
doi: 10.14471/2016.36.003, available online at www.tuexenia.de

# Vegetationsveränderungen alpiner Kalk-Magerrasen im Nationalpark Berchtesgaden während der letzten drei Jahrzehnte

## Vegetation changes of alpine calcareous grasslands in the Berchtesgaden National Park (SE-Germany) during the last three decades

Thomas Kudernatsch[1, *], Doris Huber[2], Laura Sutcliffe[3], Helge Walentowski[3], Manfred Kirchner[4], Wolfgang Fegg[4] & Helmut Franz[2]

*[1]Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 1, 85354 Freising, Germany, thomas.kudernatsch@lwf.bayern.de;*
*[2]Nationalparkverwaltung Berchtesgaden, Doktorberg 6, 83471 Berchtesgaden, Germany, Doris.Huber@npv-bgd.bayern.de; helmutfranz@gmx.de;*
*[3]HAWK-HHG Hochschule für Angewandte Wissenschaft und Kunst, Fakultät Ressourcenmanagement, Büsgenweg 1a, 37077 Göttingen, Germany, laura.sutcliffe@hawk-hhg.de; helge.walentowski@hawk-hhg.de;*
*[4]Helmholtz Zentrum München, CMA, Ingolstädter Landstr. 1, 85764 Neuherberg, Germany, kirchner@helmholtz-muenchen.de; wolfgang.fegg@helmholtz-muenchen.de*
**Korrespondierender Autor*

**Zusammenfassung**

Um zu überprüfen, ob sich die Artenzusammensetzung alpiner Kalk-Magerrasen (Blaugras-Horstseggenrasen, Polsterseggenrasen) im Nationalpark Berchtesgaden während der letzten drei Jahrzehnte geändert hat, wurden Vegetationsaufnahmen aus den 1980er Jahren 2013/14 zum zweiten Mal wiederholt vegetationskundlich erfasst.

Ziel der Arbeit war es, durch den Vergleich der Aufnahmenkollektive Vegetationsveränderungen während der letzten drei Jahrzehnte aufzuzeigen und diese als allogene oder autogene Prozesse zu interpretieren. Dabei wurde insbesondere der Frage nachgegangen, ob anthropogene Stickstoff-Einträge als Hauptursache für mögliche Veränderungen angesehen werden können.

Tatsächlich konnten ausgeprägte floristische Veränderungen im Vergleichszeitraum aufgezeigt werden. So hat sich seit den 1980er Jahre die mittlere Artenzahl sowohl im Polsterseggenrasen als auch im Horstseggenrasen um mehr als 10 Arten pro Aufnahmefläche erhöht. Im Polsterseggenrasen wurde ferner eine signifikante Abnahme der mittleren Kontinentalitätszahlen nachgewiesen.

Die dokumentierten floristischen Veränderungen könnten auf die globale Erwärmung und die damit verbundenen Klimaeffekte zurückzuführen sein. Auch natürlich ablaufende Sukzessionsprozesse könnten die aufgezeigten Änderungen in der Artenzusammensetzung erklären, allerdings ist die Zeitspanne von 30 Jahren zu kurz, als dass eine autogene Sukzession als der Hauptfaktor angesehen werden kann. Denkbar ist aber, dass Sukzessionsprozesse durch die globale Erwärmung heutzutage beschleunigt ablaufen. Stickstoffeinträge oder Landnutzungsänderungen spielen als Erklärungsmodell für die Vegetationsveränderungen dagegen wohl eher eine untergeordnete Rolle.

Manuskript eingereicht am 12. Oktober 2015, angenommen am 16. Februar 2016
Koordinierende Editorin: Brigitta Erschbamer

**Abstract**

Anthropogenic impacts such as global warming, land-use change and nitrogen deposition are affecting plant communities worldwide, and particularly alpine communities have been undergoing significant changes in recent years. We therefore analysed changes in the alpine calcareous grassland vegetation (*Carex sempervirens* and *Carex firma* communities) in the Berchtesgaden National Park over the last 30 years. We used data from permanent plots to produce a "floristic time series" from the 1980s to the present. We analysed the changes in the composition and species richness and tried to link these to autogenic or allogenic processes, with special focus on anthropogenic nitrogen deposition as a potential major cause. We found clear floristic changes over the study period, with an increase in average species richness of more than 10 species per plot in both communities. The *Carex firma* communities also showed a significant decrease in the average indicator values for continentality, suggesting that the floristic changes might be related to global warming and the resulting climatic effects. Global warming may have also accelerated the natural successional processes affecting the vegetation, but the time frame of 30 years is too short to consider this autogenic succession as one of the main factors. In contrast, nitrogen deposition or changes in land use appear to have played a smaller role in the vegetation changes.

**Keywords:** alpine vegetation, *Carex firma* community, *Carex sempervirens* community, global warming, nitrogen deposition, species composition, species richness, succession

## 1. Einleitung

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 in der Artenzusammensetzung (z. B. FISCHER 2003). Vergleicht man den aktuellen Vegetationszustand eines Pflanzenbestands oder einer Pflanzengemeinschaft mit historischen Vegetationsaufnahmen desselben Bestands bzw. Vegetationstyps, können im Vergleichszeitraum abgelaufene Vegetationsveränderungen aufgezeigt und – die Standortweiserfunktion der Vegetation nutzend – Hypothesen zu deren Ursachen aufgestellt werden (vgl. z. B. HAGEN 1996, RÖDER et al. 1996, KUDERNATSCH 2007, JANTSCH et al. 2013). Daher sind sorgfältig dokumentierte, historische Vegetationserhebungen – gerade auch für die aktuelle global change-Forschung – eine Datengrundlage von hohem Wert (KÖRNER 1999).

Im Bereich des Nationalparks Berchtesgaden steht eine große Anzahl an vegetationskundlichem Datenmaterial zur Verfügung, welches für Wiederholungserhebungen geeignet ist. So wurden z. B. von HERRMANN et al. (1988) allein in der alpinen Stufe mehrere hundert Aufnahmeflächen pflanzensoziologisch erfasst; ihre Positionen sind in Karten exakt dokumentiert. Aus diesem Datenpool wurden im Jahr 2003 knapp 50 Vegetationsaufnahmen des Horst- und Polsterseggenrasens als Referenzflächen ausgewählt, im Gelände lokalisiert und wiederholt vegetationskundlich erhoben, wobei die methodische Vorgehensweise der Ersterhebung beibehalten wurde (KUDERNATSCH 2007). Um die Aufnahmeflächen für ein langfristiges Vegetations-Monitoring nutzen zu können, wurden sie darüber hinaus dauerhaft im Gelände markiert.

Im Rahmen des Projekts N-ALP „Stickstoffeinträge als Mitverursacher von Diversitätsänderungen im alpinen Raum" wurden diese Aufnahmeflächen erneut aufgesucht und vegetationskundlich erfasst. Die Geländearbeiten fanden in den Jahren 2013 und 2014 statt.

Parallel zur Erfassung der Vegetation wurden auch die gasförmigen, festen und nassen Stickstoff-Einträge vom Tal bis in die Hochlagen gemessen, wobei ein Focus insbesondere auf die alpinen Rasen an Watzmann und Schneibstein gelegt wurde.

Ziel des vegetationskundlichen Projektteils war es, durch einen Vergleich von zu verschiedenen Zeitpunkten durchgeführten Vegetationsaufnahmen mögliche Vegetationsveränderungen in der alpinen Rasenstufe des Nationalparks während der letzten drei Jahrzehnte aufzuzeigen und zu interpretieren. Durch den Vergleich der Datensätze wurden insbesondere folgende Fragen untersucht: (1) Hat sich die Artenzusammensetzung der alpinen Kalk-Magerrasen im Nationalpark Berchtesgaden geändert? (2) Können mögliche Vegetationsveränderungen als allogene (d. h. extern gesteuerte) oder autogene (durch den Pflanzenbestand selbst ausgelöste) Prozesse interpretiert werden? (3) Stellen anthropogene N-Einträge während der letzten Jahrzehnte die wahrscheinlichste Hauptursache der Veränderungen dar?

## 2. Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungsflächen befinden sich im NO des Nationalparks zwischen Hohem Brett (2.331 m NN) und Kahlersberg (2.350 m NN) in einer Höhenlage von ca. 1.800 bis 2.350 m NN (Abb. 1). Die Flächen liegen im Bereich der großflächigen, zusammenhängenden Bestände alpiner Rasen, die aber stets eng mit Fels- und Schuttbereichen verzahnt sind.



**Abb. 1.** Überblick über das im Nordosten des Nationalparks Berchtesgaden gelegene Untersuchungsgebiet (Foto: T. Kudernatsch, 2014).

**Fig. 1.** View over the study area in the northeast of the Berchtesgaden National Park (Photo: T. Kudernatsch, 2014).

Die Neigung der Flächen beträgt zwischen 10° und 42° im Blaugras-Horstseggenrasen (*Seslerio-Caricetum sempervirentis* Beg. 22 em. Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 26) bzw. zwischen 20° und 45° im Polsterseggenrasen (*Caricetum firmae* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 26). Die Exposition der Aufnahmeflächen schwankt zwischen O und NW (Horstseggenrasen) bzw. SW und N (Polsterseggenrasen).

Je nach Grad der Bodenbildung befinden sich die untersuchten Bestände entweder auf z. T. bewegten, lockeren und humusarmen, aber basenreichen Böden (Syrosem- bzw. Mull-Rendzinen), oder aber auf feinerde- und humusreicheren Böden mit Oberflächenversauerung (Moder-Rendzinen).

## 3. Methodik

### 3.1 Vegetationserfassung

Im Jahr 2003 wurden 48 von HERRMANN et al. (1988) angefertigte Vegetationsaufnahmen im Gelände relokalisiert und wiederholt erhoben, wobei die Methode der „Quasi-Dauerflächen" zur Anwendung kam (für Details siehe KUDERNATSCH 2007). Die Wiederholungsaufnahmen wurden, wie bei der Ersterhebung in den Jahren 1984 bis 1988, nach der Methode von BRAUN-BLANQUET (1964) durchgeführt. Die Flächengrößen der Erstaufnahmen sowie die seinerzeit benutzte Artmächtigkeitsskala wurden beibehalten. Erfasst wurden alle Gefäßpflanzen; Kryptogamen wurden analog zu HERRMANN et al. (1988) nicht berücksichtigt.

Im Rahmen des Projekts N-ALP wurden die 2003 als echte Dauerbeobachtungsflächen eingerichteten Aufnahmeflächen erneut erhoben. Die Vegetationserfassung wurde in den Jahren 2013/14 durchgeführt, wobei die Aufnahmemethodik aus dem Jahr 2003 exakt beibehalten wurde. Insgesamt konnten 19 Aufnahmeflächen des Horstseggenrasens und 22 Aufnahmeflächen des Polsterseggenrasens erneut dokumentiert werden.

Die Nomenklatur der Pflanzenarten folgt der Referenzliste GermanSL (JANSEN & DENGLER 2008).

### 3.2 Auswertungsverfahren

Die Auswertung basiert auf dem Vergleich der verschiedenen Aufnahmenkollektive (Aufnahmen des Polster- bzw. Horstseggenrasens zu verschiedenen Zeitpunkten). Im Rahmen der Auswertung wurden u. a. die folgenden Kenngrößen berechnet:

- Artenzahl: Anzahl aller erfassten Arten (Sippen) einer Aufnahmefläche.
- Zeigerwerte: Für jede Aufnahme wurden die ungewichteten sowie die nach Artmächigkeit gewichteten mittleren Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001) berechnet. Da im Rahmen der Auswertungen kein qualitativer Unterschied zwischen den gewichteten und den ungewichteten Zeigerwerten zu erkennen war, beschränken sich die folgenden Darstellungen auf die ungewichteten Zeigerwerte.
- Stetigkeit: Relatives (prozentuales) Vorkommen einer Art innerhalb eines Aufnahmenkollektivs.

Alle 123 Aufnahmen des Horst- bzw. Polsterseggenrasens wurden mittels einer DCA (Detrended Correspondence Analysis) ordiniert. 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 zweidimensionalem Diagramm dargestellt. Dabei weisen Aufnahmen mit ähnlichem Artinventar eine benachbarte Positionierung auf, während floristisch unähnliche Aufnahmen weit voneinander entfernt liegen (vgl. HILL & GAUCH 1980).

Die DCA wurde mittels des Computerprogramms PC-ORD 6.0 durchgeführt (MCCUNE & MEFFORD 2011). Um die ersten zwei Achsen standörtlich interpretieren zu können, wurden die zur Verfügung stehenden Standortvariablen (z. B. Höhenlage, Exposition) sowie die ungewichteten Zeigerwerte

nach ELLENBERG et al. (2001) als sekundäre Matrix über das Ordinationsdiagramm gelegt. Der Anteil der Varianz (relative Euklidische Distanz), der durch die erste bzw. zweite Achse erklärt wird, beträgt 59,2 % bzw. 12,7 %.

Um den Einfluss des Faktors Zeit (Aufnahmejahr) auf die Ausprägung der Zielvariablen (Artenzahl, Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. 2001) zu untersuchen, wurde eine einfaktorielle ANOVA gerechnet. Varianzhomogenität und Normalverteilung der Daten war gegeben. Als Post Hoc-Test (multipler Vergleichstest) wurde der Tukey-Test anhand der ANOVA-Werte gerechnet. Alle statistischen Auswertungen erfolgten mittels des Programms STATISTICA 10 (StatSoft, Inc., 2010).

# 4. Ergebnisse

## 4.1 Ordination

Die von HERRMANN et al. (1988) getroffene Zuordnung der Aufnahmeflächen zu einer der zwei Pflanzengesellschaften besitzt weiterhin ihre Gültigkeit. So grenzen sich Polsterseggenrasen und Horstseggenrasen im Ordinationsdiagramm entlang der ersten Achse auch nach drei Jahrzehnten floristisch klar voneinander ab (Polsterseggenrasen links bzw. Horstseggenrasen rechts; Abb. 2). Beim Polsterseggenrasen ist eine gerichtete Verschiebung der „Ordinationsräume“ von links nach rechts zu erkennen. Dies kann als eine gewisse floristische Annäherung der untersuchten Polsterseggenrasen an die Artenzusammensetzung der Horstseggenrasen gedeutet werden (Homogenisierungseffekt zwischen den Phytozönosen = verringerte Beta-Diversität; WHITTAKER 1972).

Dass die Horstseggenrasen eher in den strahlungs- und wärmebegünstigten Bereichen (bevorzugt Südhänge) innerhalb der alpinen Rasenstufe anzutreffen sind, geht aus der positiven Korrelation der ersten Achse mit der Exposition und den ELLENBERG-Temperaturzahlen (T) hervor. Während die floristischen Unterschiede entlang der ersten Achse also stark durch das Lokalklima geprägt sind, wird entlang der zweiten Achse ein v. a. auf Unterschieden in der Bodenentwicklung beruhender Vegetationsgradient abgebildet. So finden sich in den oberen Bereichen des Ordinationsdiagramms jeweils die Aufnahmen der Gesellschaften, die auf z. T. bewegte, lockere und humusarme, aber basenreiche Böden (Syrosem- bzw. Mull-Rendzinen) begrenzt sind (vergleichsweise hohe R-Zahlen), während in den unteren Bereichen die Flächen abgebildet werden, die feinerde- und humusreichere Böden mit Oberflächenversauerung aufweisen (geringere R-Werte, höhere F-Werte). Arten sauerhumoser Standorte (z. B. *Bartsia alpina*, *Homogyne alpina*, *Huperzia selago*, *Primula minima*, *Salix retusa*, *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea*) sowie Feuchtigkeit anzeigende Arten (z. B. *Homogyne alpina*, *Parnassia palustris*, *Selaginella selaginoides*, *Soldanella alpina*) sind dort regelmäßig zu finden. Die Bestände auf den feinerde- und humusreicheren Böden weisen ferner einen dichteren Vegetationsschluss und somit im Durchschnitt niedrigere Lichtzahlen auf.

## 4.2 Artenzahlen

In Abbildung 3 bzw. Tabelle 1 werden die Artenzahlen pro Aufnahmefläche zu den verschiedenen Aufnahmezeitpunkten gegenübergestellt. Im Polsterseggenrasen erhöhte sich die mittlere Artenzahl (Maß für die Alpha-Diversität; WHITTAKER 1972) während der letzten drei Jahrzehnte signifikant um 12, im Horstseggenrasen signifikant um knapp 15 Arten, wobei in beiden Gesellschaften der größte Anstieg in den letzten zwei Jahrzehnten des letzten Jahrhunderts zu beobachten ist. Dies entspricht einer Zunahme um 38 % im Horstseggenrasen bzw. 48 % im Polsterseggenrasen.

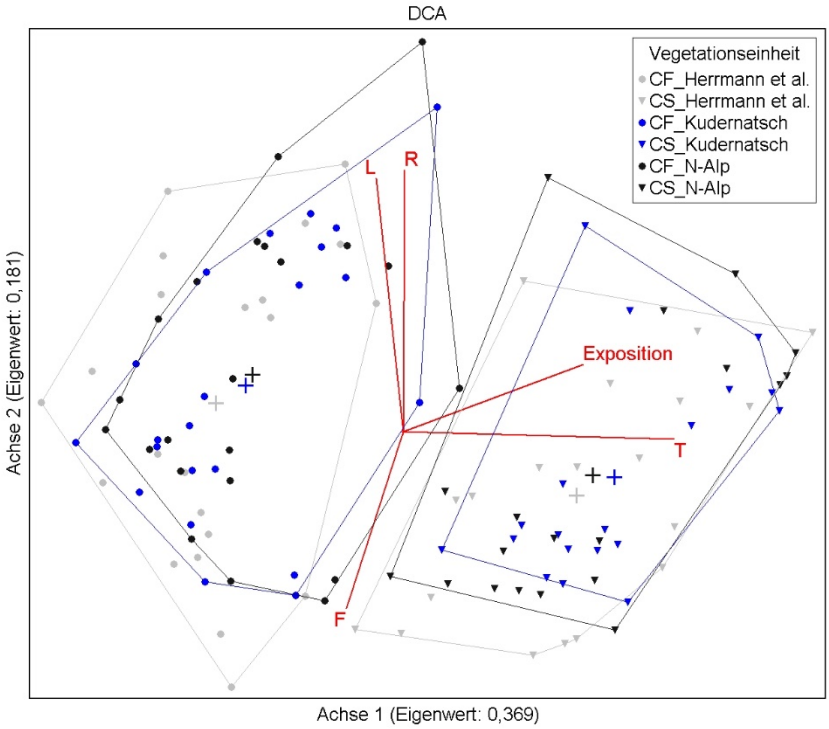



**Abb. 2.** DCA-Ordinationsdiagramm des Gesamtdatensatzes (123 Aufnahmen), bestehend aus jeweils 41 Aufnahmen von HERRMANN et al. (1988), KUDERNATSCH (2007) und N-Alp (2013–2014). Für jede ausgeschiedene Pflanzengesellschaft (Polsterseggenrasen: CF bzw. Horstseggenrasen: CS) ist sowohl der durch die ersten zwei Achsen beschriebene Ordinationsraum der historischen Aufnahmen, als auch der Ordinationsraum der aktuellen Aufnahmen dargestellt. Die zwei Gesellschaften grenzen sich auch nach drei Jahrzehnten entlang der ersten Achse klar voneinander ab. Um die ersten zwei Achsen standörtlich interpretieren zu können, wurden die zur Verfügung stehenden Standortvariablen sowie die ungewichteten Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001) als sekundäre Matrix über das Ordinationsdiagramm gelegt (F: Feuchte-, T: Temperatur-, R: Reaktions- und L: Lichtzahl).

**Fig. 2.** DCA-Ordination diagram of the 123 chosen relevés from HERMANN et al. (1988), KUDERNATSCH (2007) and N-Alp (2013–2014). Each study is represented by 41 relevés. For each study, the convex hulls (ordination "spaces") of the two communities (CF: *Carex firma* community, CS: *Carex sempervirens* community) are indicated in the diagram. Even after three decades the two communities are clearly separated along Axis 1. The relationships between selected variables (mean Ellenberg-indicator-values, site variables) and ordination scores are shown as radiating lines (F: moisture, T: temperature, R: soil reaction, L: light).

### 4.3 Zeigerwerte

Durch einen Vergleich der mittleren Zeigerwerte wurde geprüft, ob die floristischen Veränderungen innerhalb der untersuchten Bestände auf einen Wandel der standörtlichen Situation hindeuten. Vergleicht man die mittleren Zeigerwerte zu den verschiedenen Erhebungszeitpunkten (Tab. 1), zeigen sich Unterschiede zwischen den zwei untersuchten Pflan-

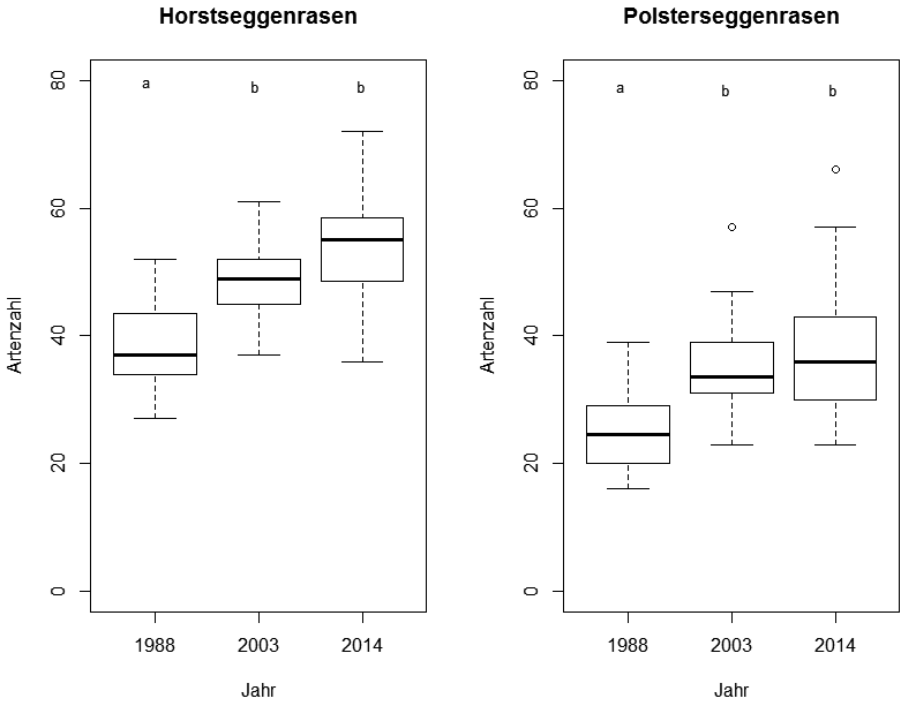



**Abb. 3.** Box-Plot der Artenzahlen pro Aufnahmefläche zu den verschiedenen Erhebungszeitpunkten im Horstseggenrasen (links) bzw. im Polsterseggenrasen (rechts). Die Ergebnisse des Post Hoc-Tests sind im Diagramm dargestellt (verschiedene Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede).

**Fig. 3.** Species numbers in the *Carex sempervirens* (left) and *Carex firma* community (right). The results of the post-hoc test are indicated in the diagram (different letters show significant differences).

zengesellschaften. Während sich im Horstseggenrasen die Zeigerwerte nicht nachweislich unterscheiden, kann für den Polsterseggenrasen eine signifikante Abnahme der Kontinentalitätszahl aufgezeigt werden. Da diese v. a. das Ausmaß von Temperaturschwankungen abbildet, könnte die Abnahme auf eine mögliche Veränderung der Temperaturbedingungen im Untersuchungsgebiet hindeuten. Eine Entwicklung hin zu einer stärker „stickstoffanzeigenden" Vegetation kann anhand der Zeigerwertberechnungen nicht aufgezeigt werden.

### 4.4 Stetigkeit

Seit 1988 haben deutlich mehr Arten in ihrer Stetigkeit zu- als abgenommen. Im Polsterseggenrasen zeigten 22 Arten eine deutliche Stetigkeitszunahme (Stetigkeitsdifferenz > 20 Prozentpunkte), im Horstseggenrasen waren es 31 Arten (Tab. 2). Im Horstseggenrasen wies lediglich eine Art (*Carex atrata* agg.) eine Stetigkeitsabnahme von mehr als 20 Prozentpunkten auf, im Polsterseggenrasen nicht eine einzige.

Betrachtet man die Standortbindung der einzelnen Arten, zeigt sich, dass es sich bei den „Gewinnern" fast ausschließlich um typische Arten alpiner Kalkmagerrasen handelt. Arten, die ein höheres Stickstoffangebot anzeigen, sind unter den Arten mit deutlicher Stetigkeitszunahme ebenso wenig zu finden wie Arten, die ihre Verbreitungsobergrenze in tieferen

**Tabelle 1.** Vergleich der mittleren Ellenberg-Zeigerwerte (N: Stickstoff-, L: Licht-, T: Temperatur-, F: Feuchte-, R: Reaktions-, K: Kontinentalitätszahl) sowie der mittleren Artenzahlen der Aufnahmen des Polsterseggen- (links) bzw. Horstseggenrasens (rechts) zu den verschiedenen Erhebungszeitpunkten. *n* = Anzahl Aufnahmeflächen, $\overline{X}$ = arithmetisches Mittel, SE = Standardfehler, *df* = Freiheitsgrade, *F* = F-Wert, *p* = p-Wert, Post Hoc = Ergebnisse Post Hoc-Test (verschiedene Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede).

**Table 1.** Comparison of the mean Ellenberg-indicator values (N: nitrogen, L: light, T: temperature, F: moisture, R: reaction, K: continentality) and species numbers in the *Carex sempervirens* (right) and *Carex firma* community (left). *n* = number of relevés, $\overline{X}$ = mean, SE = standard error, *df* = degrees of freedom, *F* = F-value, *p* = p-value, Post Hoc = results of the post-hoc test (different letters show significant differences).

| Ziel- | Faktor | Polsterseggenrasen (*n* = 22) | | | | | | Horstseggenrasen (*n* = 19) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Variablen | (Jahre) | $\overline{X}$ | SE | *df* | *F* | *p* | Post Hoc | $\overline{X}$ | SE | *df* | *F* | *p* | Post Hoc |
| N | 1988 | 2,5 | 0,0 | 2 | 1,22 | 0,303 | - | 2,8 | 0,0 | 2 | 0,47 | 0,626 | - |
| | 2003 | 2,6 | 0,0 | | | | | 2,9 | 0,1 | | | | |
| | 2014 | 2,6 | 0,0 | | | | | 2,8 | 0,0 | | | | |
| L | 1988 | 8,0 | 0,1 | 2 | 0,37 | 0,692 | - | 7,9 | 0,0 | 2 | 0,42 | 0,657 | - |
| | 2003 | 8,0 | 0,0 | | | | | 7,8 | 0,0 | | | | |
| | 2014 | 8,0 | 0,0 | | | | | 7,8 | 0,0 | | | | |
| T | 1988 | 2,2 | 0,0 | 2 | 0,35 | 0,703 | - | 2,5 | 0,0 | 2 | 0,53 | 0,591 | - |
| | 2003 | 2,2 | 0,0 | | | | | 2,5 | 0,0 | | | | |
| | 2014 | 2,2 | 0,0 | | | | | 2,5 | 0,0 | | | | |
| F | 1988 | 5,0 | 0,1 | 2 | 0,10 | 0,902 | - | 4,9 | 0,1 | 2 | 0,11 | 0,896 | - |
| | 2003 | 5,0 | 0,1 | | | | | 4,9 | 0,1 | | | | |
| | 2014 | 5,0 | 0,1 | | | | | 4,9 | 0,1 | | | | |
| R | 1988 | 7,2 | 0,1 | 2 | 0,01 | 0,993 | - | 7,0 | 0,1 | 2 | 0,22 | 0,800 | - |
| | 2003 | 7,2 | 0,1 | | | | | 7,1 | 0,1 | | | | |
| | 2014 | 7,2 | 0,1 | | | | | 7,0 | 0,1 | | | | |
| K | 1988 | 4,1 | 0,0 | 2 | 7,69 | **0,001** | a | 3,9 | 0,0 | 2 | 0,99 | 0,380 | - |
| | 2003 | 3,9 | 0,0 | | | | b | 3,9 | 0,0 | | | | |
| | 2014 | 3,9 | 0,0 | | | | b | 3,9 | 0,0 | | | | |
| Artenzahl | 1988 | 25,1 | 1,3 | 2 | 13,09 | **0,000** | a | 38,5 | 1,7 | 2 | 19,38 | **0,000** | a |
| | 2003 | 35,7 | 1,8 | | | | b | 48,6 | 1,4 | | | | b |
| | 2014 | 37,1 | 2,2 | | | | b | 53,2 | 2,0 | | | | b |

Lagen (also der subalpinen Stufe) haben. Eine diesbezügliche Ausnahme stellt *Picea abies* dar, die sowohl im Polsterseggenrasen wie im Horstseggenrasen seit 1988 deutlich in ihrer Stetigkeit zugenommen hat.

Abbildung 4 zeigt die Stetigkeit von Lärchen-, Fichten- bzw. Zirbenjungpflanzen (Gehölzverjüngung) innerhalb der Krautschicht zu den verschiedenen Erhebungszeitpunkten. Auffällig ist eine deutliche Zunahme der Häufigkeit von Gehölzindividuen über die Zeit. Während von HERRMANN et al. (1988) noch kaum Baumverjüngung dokumentiert wurde, konnte 2013/2014 auf fast jeder dritten Aufnahmefläche Gehölzjungwuchs (insb. Fichte) erfasst werden.

**Tabelle 2.** Arten mit deutlicher Stetigkeitsänderung seit 1988. Oben: Arten mit Stetigkeitszunahme (> +20 %; Arten oberhalb des ersten Abstandes wurden 1988 noch nicht festgestellt); unten: Arten mit Stetigkeitsabnahme (> -20 %).

**Table 2.** Species with a clear change in constancy since 1988 in the *Carex firma* (left) and *Carex sempervirens* (right) communities. Above: species with increase in constancy (> +20%; species above the first interspace were not yet recorded in 1988); below: species with decrease in constancy (> -20%).

| | Polsterseggenrasen ($n$ = 22) | 1988 | 2014 | *Diff.* | Horstseggenrasen ($n$ = 19) | 1988 | 2014 | *Diff.* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Stetigkeits- | *Minuartia sedoides* | 0 | 86 | ***86*** | *Euphrasia salisburgensis* | 0 | 58 | ***58*** |
| zunahme | *Asplenium viride* | 0 | 32 | ***32*** | *Minuartia sedoides* | 0 | 58 | ***58*** |
| | *Picea abies* | 0 | 23 | ***23*** | *Carex ornithopoda* | 0 | 26 | ***26*** |
| | | | | | *Nardus stricta* | 0 | 26 | ***26*** |
| | | | | | *Aconitum napellus* agg. | 0 | 21 | ***21*** |
| | | | | | *Heracleum austriacum* | 0 | 21 | ***21*** |
| | *Euphrasia salisburgensis* | 5 | 91 | ***86*** | *Agrostis alpina* | 53 | 100 | ***47*** |
| | *Agrostis alpina* | 18 | 86 | ***68*** | *Campanula scheuchzeri* | 53 | 100 | ***47*** |
| | *Campanula scheuchzeri* | 5 | 64 | ***59*** | *Parnassia palustris* | 32 | 68 | ***37*** |
| | *Arabis bellidifolia ssp. bellidifolia* | 18 | 55 | ***36*** | *Carex firma* | 58 | 89 | ***32*** |
| | *Campanula cochleariifolia* | 5 | 41 | ***36*** | *Crepis aurea* | 11 | 42 | ***32*** |
| | *Gentiana verna* | 14 | 50 | ***36*** | *Linum catharticum* | 5 | 37 | ***32*** |
| | *Saxifraga caesia* | 36 | 73 | ***36*** | *Luzula campestris* agg. | 21 | 53 | ***32*** |
| | *Chamorchis alpina* | 36 | 68 | ***32*** | *Picea abies* | 5 | 37 | ***32*** |
| | *Galium anisophyllon* | 23 | 50 | ***27*** | *Ranunculus montanus* | 63 | 95 | ***32*** |
| | *Phyteuma orbiculare* | 5 | 32 | ***27*** | *Soldanella alpina* | 37 | 68 | ***32*** |
| | *Saxifraga aizoides* | 9 | 36 | ***27*** | *Phyteuma orbiculare* | 74 | 100 | ***26*** |
| | *Androsace chamaejasme* | 77 | 100 | ***23*** | *Salix retusa* | 16 | 42 | ***26*** |
| | *Anthyllis vulneraria* | 32 | 55 | ***23*** | *Achillea atrata* | 11 | 32 | ***21*** |
| | *Carex sempervirens* | 50 | 73 | ***23*** | *Asplenium viride* | 11 | 32 | ***21*** |
| | *Coeloglossum viride* | 23 | 45 | ***23*** | *Biscutella laevigata* | 58 | 79 | ***21*** |
| | *Pinguicula alpina* | 27 | 50 | ***23*** | *Carex ferruginea* | 5 | 26 | ***21*** |
| | *Poa alpina* | 9 | 32 | ***23*** | *Chamorchis alpina* | 5 | 26 | ***21*** |
| | *Selaginella selaginoides* | 45 | 68 | ***23*** | *Gentianella aspera* | 32 | 53 | ***21*** |
| | *Tofieldia pusilla* | 14 | 36 | ***23*** | *Gentiana verna* | 53 | 74 | ***21*** |
| | | | | | *Gypsophila repens* | 16 | 37 | ***21*** |
| | | | | | *Helianthemum nummularium* | 42 | 63 | ***21*** |
| | | | | | *Nigritella nigra* | 37 | 58 | ***21*** |
| | | | | | *Thesium alpinum* | 11 | 32 | ***21*** |
| | | | | | *Trollius europaeus* | 26 | 47 | ***21*** |
| | | | | | *Viola biflora* | 5 | 26 | ***21*** |
| Stetigkeits- abnahme | | | | | *Carex atrata* agg. | 42 | 21 | ***-21*** |

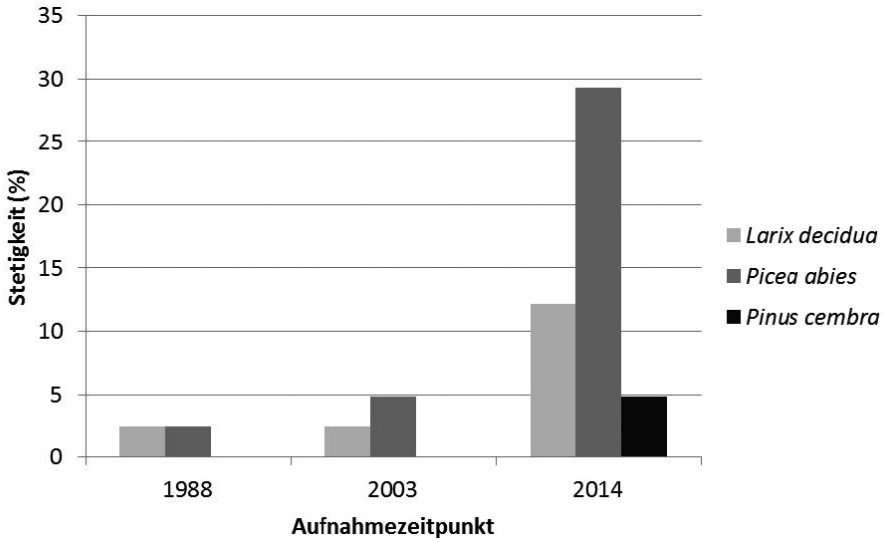



**Abb. 4.** Stetigkeit von Gehölz-Jungpflanzen innerhalb der Krautschicht in den Aufnahmen von HERRMANN et al. (1988), KUDERNATSCH (2007) und N-Alp (2013–2014).

**Fig. 4.** Constancy of saplings in the relevés of HERRMANN et al. (1988), KUDERNATSCH (2007) and N-Alp (2013–2014).

## 5. Diskussion

Durch einen Vergleich der Aufnahmenkollektive wurden floristische Veränderungen im Vergleichszeitraum nachgewiesen. Seit Ende der 1980er Jahre hat sich die mittlere Artenzahl (Alpha-Diversität) sowohl im Polsterseggenrasen als auch im Horstseggenrasen signifikant erhöht. Der größte Anstieg ist dabei in den letzten zwei Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts zu beobachten. Auch ein Vergleich der mittleren Zeigerwerte weist auf gewisse floristische Veränderungen der Aufnahmenkollektive über die Zeit hin, wobei die diesbezüglichen Veränderungen ausschließlich im Polsterseggenrasen zu beobachten sind. Dort kann eine signifikante Abnahme der Kontinentalitätszahl nachgewiesen werden. Diese Änderung deutet auf geänderte klimatische Rahmenbedingungen (v. a. des Temperaturhaushalts) in der alpinen Stufe des Nationalparks Berchtesgaden während der letzten knapp 30 Jahre hin.

### 5.1 Globale Erwärmung

Tatsächlich sind die Jahresmittel der Lufttemperatur für ganz Bayern mit rund 0,8 Grad in den vergangenen hundert Jahren etwas stärker gestiegen als im globalen Mittel (0,7 °C). Die stärkste Erhöhung vollzog sich dabei in den 1980er und 1990er Jahren, war regional jedoch sehr unterschiedlich ausgeprägt. Insbesondere in den Bayerischen Alpen wurde eine markante Erwärmung in den letzten Jahrzehnten beobachtet (LFU 2008). Zudem liegt hinsichtlich der Häufigkeiten von Wetterlagen eine Tendenz zu mehr SW-Lagen und weniger NO-Lagen vor, was gleichbedeutend mit einer Abnahme der Kontinentalität des Klimas in den Nordalpen ist (KIRCHNER et al. 2013). Da Artenzusammensetzung, Stoffhaushalt und Artenreichtum alpiner Pflanzenbestände im Wesentlichen durch niedrige Temperaturen limitiert sind (THEURILLAT & GUISAN 2001, KAMMER & MOHL 2002), sollte eine Temperaturerhöhung von diesem Ausmaß alpine Pflanzenbestände besonders stark betreffen.

Dass Wachstum und Reproduktion alpiner Pflanzenarten durch eine Erwärmung positiv beeinflusst werden, konnte im Rahmen mehrerer Erwärmungsexperimente (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) – u. a. auch in der alpinen Stufe des Nationalparks Berchtesgaden (KUDERNATSCH et al. 2008) – nachgewiesen werden. Insofern erscheint es plausibel, dass Arten, die in ihrem Wachstum, ihrer Reproduktion und ggf. ihrer Entwicklungsgeschwindigkeit von einer Erwärmung profitieren, über die Zeit in ihrer Häufigkeit zunehmen (Erhöhung der Populationsdichte = Individuenzahl je Flächeneinheit) und ihre Populationen räumlich ausweiten (vgl. z. B. WAGNER & REICHEGGER 1997, KUDERNATSCH 2007). Insbesondere „mobile", ausbreitungseffiziente Arten sollten dazu in der Lage sein (KUDERNATSCH 2007). Die beobachteten Stetigkeitszunahmen bei vielen Arten sowie der deutliche Anstieg der Artenzahlen – v. a. gegen Ende des letzten Jahrhunderts – könnten somit mit dem Klimawandel in Verbindung stehen.

Vegetationsveränderungen in der alpinen und nivalen Stufe werden schon seit längerem mit einer Klimaänderung in Verbindung gebracht. Bereits BRAUN-BLANQUET (1957) führt den beobachteten Anstieg der Artenzahl am Piz Linard (3.414 m NN) zwischen 1835 und 1947 auf eine Klimaerwärmung zurück. Auch HOFER (1992), GRABHERR et al. (1994), KLANDERUD & BIRKS (2003), BURGA et al. (2004) oder PAULI et al. (2012) stellen im Rahmen von Wiederholungserhebungen von Gipfelfloren deutliche Anstiege der Artenzahlen alpiner und nivaler Pflanzenbestände in borealen und temperaten Gebirgsregionen Europas fest und vermuten als Hauptursache die globale Erwärmung. Auch ausgeprägte Stetigkeitszunahmen von Arten in alpinen Ökosystemen sind dokumentiert (KLANDERUD & BIRKS 2003, KUDERNATSCH 2007). Viele alpine (und auch subalpine) Pflanzenarten profitieren also offensichtlich von den für sie günstigeren Umweltbedingungen und weiten ihre Populationen räumlich aus; Veränderungen der Artenzusammensetzung (und somit auch Zeigerwerte) sowie der Alpha- und Beta-Diversität sind die Folge. Dass der Polsterseggenrasen in der vorliegenden Untersuchung tendenziell stärkere floristische Veränderungen zeigt als der Horstseggenrasen, kann darauf zurückgeführt werden, dass die Polsterseggenrasen im Schnitt die extremeren Standorte innerhalb der alpinen Rasenstufe besiedeln und somit auch stärker durch Wärmemangel und Temperaturextreme determiniert werden als die auf eher wärmebegünstigten Standorten wachsenden Horstseggenrasen.

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 überwiegend den moving-Prozess in den Vordergrund stellen, werden die im Rahmen dieser Untersuchung aufgezeigten Artenzahlzunahmen überwiegend durch ein filling (entspricht Häufigkeitszunahme von Arten innerhalb der alpinen Rasenstufe) verursacht. Eine diesbezügliche Ausnahme stellen die von Natur aus in der subalpinen Stufe vorkommenden Gehölze *Larix decidua*, *Picea abies* und *Pinus cembra* dar, die seit den 1980er Jahren augenscheinlich in der Lage waren, vermehrt Keimlinge zu etablieren und somit innerhalb der untersuchten Rasenbestände deutlich in ihrer Stetigkeit zugenommen haben. Da die Etablierung in alpinen Ökosystemen ganz wesentlich durch niedrige Luft- und Bodentemperaturen begrenzt wird (BLISS 1971, WEIH & KARLSSON 1999, KULLMAN 2002), könnte die Temperaturerhöhung während der letzten

Jahrzehnte künftig womöglich eine höhenzonale Arealverschiebung dieser Gehölzarten zur Folge haben, wobei allerdings die kritische Lebensphase irgendwo zwischen Keimlingsetablierung und erfolgreicher Diasporenproduktion liegt (BRESINSKY et al. 2008). Die Einschätzung, ob es sich hier um gerichtete Sukzession oder nur um Fluktuation handelt, ist somit (noch) kaum möglich (FISCHER 1999, FISCHER & KLOTZ 1999). Ein Aufsteigen von Gehölzjungwuchs im Höhengradienten wurde jedenfalls auch in anderen Untersuchungen beobachtet und als Indiz für eine erwärmungsbedingte Verlagerung der Baumgrenze gedeutet (z. B. ERSCHBAMER et al. 2011).

### 5.2 Stickstoffeinträge

Anthropogene Stickstoffeinträge könnten ebenfalls eine mögliche Ursache oder einen Co-Faktor für die dokumentierten Vegetationsveränderungen darstellen. Widersprüchlich erscheint allerdings, dass es sich bei den „Gewinnern" (Arten mit deutlicher Häufigkeitszunahme über die Zeit) schwerpunktmäßig um typische Arten der alpinen Kalkmagerrasen (also um Magerkeitszeiger!) handelt und nicht um stickstoffanzeigende Arten oder Arten mit hoher Wuchskraft (vgl. KUDERNATSCH 2007). Insofern ist es auch nicht verwunderlich, dass bei den Zeigerwertberechnungen keine Entwicklung hin zu einer stärker „stickstoffanzeigenden" Vegetation aufgezeigt werden kann. Die Befunde der Vegetationsanalyse deuten also darauf hin, dass anthropogene Stickstoffeinträge als Ursache der beobachteten Vegetationsveränderungen weitestgehend auszuschließen oder zumindest nachrangig sind. Dies wird auch durch Stickstoffimmissions- und Depositionsmessungen gestützt, die im Rahmen des Projekts N-Alp durchgeführt wurden. Dabei wurden die gasförmigen, festen und nassen Einträge vom Tal bis in die Hochlagen erfasst, wobei ein Focus insbesondere auf die alpinen Rasen an Watzmann und Schneibstein gelegt wurde. Die über Bulksammlung ermittelten nassen Einträge betrugen im Raum Berchtesgaden bei nur geringer Höhenabhängigkeit zwischen 7 und 13 kg $ha^{-1}$ $a^{-1}$. Generell zeigte sich, dass der Nationalpark Berchtesgaden hinsichtlich der Stickstoffeinträge durch die vorgelagerten Berge relativ abgeschirmt ist; am unmittelbar vorgelagerten Alpenrand und in anderen Gebieten der Nordalpen sind die Stickstoffeinträge um bis zu 50 % höher (KIRCHNER et al. 2014). Zwar lagen die im Umfeld der botanischen Untersuchungen ermittelten Einträge im Bereich der Critical Loads für die FFH-Lebensraumtypen 8210 (Kalkfelsen mit Felsspaltenvegetation) und 6170 (Alpine Kalkrasen) nach der Berner Liste (8–15 bzw. 5–10 kg $ha^{-1}$ $a^{-1}$; vgl. z. B. ACHERMANN & BOBBINK 2002), eine deutliche Überschreitung dieser Grenzwerte konnte allerdings nicht festgestellt werden. Die Immissionskonzentrationen von Ammoniak und Stickstoffdioxid, welche mit Passivsammlern ermittelt wurden, lagen im Höhenbereich der alpinen Rasen im Jahresmittel jeweils unter 1,5 µg $m^{-3}$ und damit deutlich unter den bekannten Critical Loads.

### 5.3 Landnutzungsänderungen

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 extensive Beweidung insgesamt nur wenig beeinflusst und entwickeln sich nach Aufgabe der Be-

weidung vergleichsweise rasch in ihren Ursprungszustand zurück. Dies wird auch durch die Ergebnisse von DULLINGER et al. (2003) gestützt, die in den Nördlichen Kalkalpen weder für Polster- noch für Horstseggenrasen signifikante Diversitätsunterschiede zwischen aktuell und ehemals beweideten Flächen aufzeigen konnten. Eine immer noch andauernde Rückentwicklung der Rasen kann daher als Ursache für die floristischen Veränderungen weitestgehend ausgeschlossen werden, zumal nur wenige der Aufnahmeflächen tatsächlich im Bereich ehemaliger Almen liegen.

Deutlich stärkere Einflüsse einer Nutzungsaufgabe auf die Vegetation (und damit auch auf die in Wechselbeziehung stehenden und die Phytodiversität mitgestaltenden Zoozönosen; z. B. FREY-ROOS 1998, DORNDORF et al. 2000) wären dagegen in der subalpinen Stufe zu erwarten, da dort nach Aufgabe der Beweidung in der Regel eine sekundäre Sukzession in Richtung von Gebüschgesellschaften oder Wäldern einsetzt (z. B. SCHMIDTLEIN et al. 2013). Derartige Effekte sind aufgrund der Lage der Aufnahmeflächen in der alpinen Stufe aber auszuschließen.

In den 1990er Jahren wurde die Jagd in der Kernzone des Nationalparks eingestellt. Denkbar wäre, dass dadurch die Wildtierpopulationen (insbesondere Gamswild) profitiert haben, wodurch der Einfluss der Wildtiere auf die Vegetationsentwicklung der alpinen Rasen sowohl punktuell (durch Ausscheidungen, Tritt) als auch diffus in der Fläche (als Äser und als Verbreitungsvektoren von Pflanzenarten) zugenommen haben könnte. Das von 2000 bis 2009 im Nordosten des Nationalparks (Zählgebiet Jenner) durchgeführte Gams-Monitoring liefert allerdings keine Hinweise darauf, dass die Gams-Populationen im Untersuchungsgebiet nach Einstellung der Bejagung angestiegen sind (Nationalparkverwaltung Berchtesgaden; mündl. Mitteilung). Anders stellt sich die Situation beim Steinwild dar: Hier kann gemäß Auskunft der Nationalparkverwaltung aller Voraussicht nach von einer leichten Zunahme und einer gewissen räumlichen Ausweitung der „Kern-Population“ am Kahlersberg während der letzten Jahre ausgegangen werden.

Bei den Wiederholungserhebungen 2014 konnte auf zwei Flächen ein deutlicher Wildtiereinfluss (zahlreich vorhandene Losung, Verbissspuren, Vorkommen stickstoffanzeigender Arten) festgestellt werden. Da das Projekt N-Alp aber darauf abzielte, mögliche Auswirkungen anthropogener Stickstoffeinträge aus der Luft zu untersuchen, wurden diese Flächen (offensichtlich bevorzugte Wildtier-Einstände) gezielt aus dem Datensatz entfernt. Bei allen übrigen Flächen konnte zumindest kein nennenswerter punktueller Einfluss durch Wildtiere beobachtet werden. Grundsätzlich ist aber nicht auszuschließen, dass die Wildtierpopulationen von Gams- und Steinwild im Untersuchungsgebiet die Ausbreitungs- und Etablierungsmöglichkeiten von Diasporen begünstigen und damit auch die Phytodiversität der Rasen zu einem gewissen Grad beeinflussen.

Eine Einflussnahme durch den Tourismus ist auszuschließen, da die untersuchten Aufnahmeflächen in den allermeisten Fällen abseits der viel begangenen Wege liegen.

### 5.4 Autogene Prozesse

Mittel- bis langfristige Vegetationsveränderungen können aber nicht nur durch allogene Faktoren (siehe oben), sondern auch durch den Pflanzenbestand selber (autogen) ausgelöst werden. Die für Gebirgslandschaften typische progressive Vegetationsentwicklung von Schutthalden zu initialen und schließlich dicht geschlossenen Rasenstadien stellt ein Beispiel für einen überwiegend autogenen Prozess dar (vgl. z. B. THIELE 1978). Im Zuge mehrerer Untersuchungen wurde gezeigt, dass eine progressive Sukzession einen Anstieg des Artenreichtums bewirkt (BEGON et al. 1991). Der gefundene Artenzahlanstieg und die Änderun-

gen der Zeigerwerte könnten also auch aus einer natürlichen Weiterentwicklung der Pflanzenbestände und einer damit einhergehenden Ausbildung eines geschützten Bestandesklimas resultieren. Dafür würde sprechen, dass v. a. die artenarmen Polsterseggenrasen, die in vielen Fällen am Anfang der Vegetationsentwicklung in der alpinen Rasen-Stufe stehen, im Ordinationsdiagramm eine gewisse floristische Entwicklung hin zu späteren Sukzessionsstadien (artenreiche Horstseggenrasen) erkennen lassen. 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 in Graubünden (CH; 1.800–2.000 m NN). Für eine Entwicklung von initialen *Dryas octopetala*-Spalieren (entsprechen initialen Rasenstadien) zu geschlossenen Rasengesellschaften mit *Pinus mugo*-Bestockung ermittelt 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 NN). Dort dauert die Sukzession von initialen zu geschlossenen 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 ca. 30 Jahren zu kurz, als dass die aufgezeigten deutlichen Veränderungen allein durch autogene Prozesse erklärt werden könnten, zumal die Vegetationsentwicklung in Höhenlagen über 2.000 m NN vermutlich noch langsamer abläuft als in den eben genannten Beispielen. Denkbar ist aber, dass Sukzessionsprozesse (z. B. Humusbildung, Ausbildung eines dichteren Vegetationsschlusses) durch die globale Erwärmung heutzutage beschleunigt ablaufen (KLANDERUD & BIRKS 2003).

### 5.5 Bearbeitereffekte

Gerade bei langfristigen Untersuchungen können floristische Unterschiede zu gewissen Teilen auch methoden- und bearbeiterbedingt sein (vgl. z. B. SEIDLING et al. 2014). Die Tatsache, dass die mittleren Artenzahlen in den beiden untersuchten Vegetationseinheiten in den Bayerischen Kalkalpen seit den 1960er Jahren kontinuierlich ansteigen (vgl. KUDERNATSCH 2007), lässt es allerdings als sehr unwahrscheinlich erscheinen, dass es sich hierbei schwerpunktmäßig um einen Bearbeitereffekt handelt. Dies wird auch durch andere Untersuchungen bestätigt, die ebenfalls einen deutlichen Anstieg der Artenzahlen in alpinen Ökosystemen während der letzten Jahrzehnte nachgewiesen haben (vgl. Abschnitt „Globale Erwärmung“).

## 6. Fazit und Ausblick

Die Interpretation der Zeitreihenanalyse zeigt, dass die floristischen Veränderungen mit dem Klimawandel in Verbindung stehen könnten. 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 im Vergleichszeitraum am stärksten verändert hat. Natürlich ablaufende Sukzessionsprozesse könnten die aufgezeigten Änderungen in der Artenzusammensetzung ebenfalls erklären, allerdings ist die Zeitspanne von 30 Jahren zu kurz, als dass autogene Sukzessionsprozesse als der Hauptfaktor angesehen werden können. Denkbar ist aber, dass

Sukzessionsprozesse durch die globale Erwärmung heutzutage beschleunigt ablaufen. Stickstoffeinträge oder Landnutzungsänderungen spielen als Erklärungsmodelle für die Vegetationsveränderungen dagegen wohl eher eine untergeordnete Rolle, wenngleich ein leicht erhöhter Wildtiereinfluss während der letzten Jahre (v. a. Steinwild) die Ausbreitungs- und Etablierungsmöglichkeiten von Diasporen begünstigt haben könnte.

Es wird angeregt, die im Rahmen des Projekts N-Alp durchgeführten Vegetationserhebungen und Depositionsmessungen künftig in einem 10-jährigen Turnus zu wiederholen, um die Auswirkungen des Klimawandels bzw. von Stickstoffeinträgen auf die Entwicklung alpiner Kalkmagerrasen über einen längeren Zeitraum beobachten zu können. Der Nationalpark Berchtesgaden als Observatorium für den Klimawandel ist hierfür sehr gut geeignet.

## Literatur


ACHERMANN, B. & BOBBINK R. (2002): Empirical critical loads for nitrogen. – Proceedings from an expert workshop. Envion. Doc. 164. Swiss Agency for the Environment, Forests and Landscape SAEFL.

BEGON, M., HARPER, J. & TOWNSEND, C. (1991): Ökologie. Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. – Birkhäuser, Basel: 1024 pp.

BLISS, L.C. (1971): Arctic and alpine plant life cycles. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 2: 405–438.

BRAUN-BLANQUET, J. (1957): Ein Jahrhundert Florenwandel am Piz Linard (3414 m). – Bull. Jard. Bot., Bruxelles: Vol. Jubil., W. Robyns: 221–232.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. – Springer, Wien: 865 pp.

BRESINKY, A., KÖRNER, C., KADEREIT, J.W., NEUHAUS, G. & SONNEWALD, U. (2008): Strasburger Lehrbuch der Botanik, 36. Aufl. – Spektrum, Heidelberg: 1175 pp.

BURGA, C., WALTHER, G.-R. & BEISSNER, S. (2004): Florenwandel in der alpinen Stufe des Berninagebiets – ein Klimasignal? – Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 16: 57–66.

DORNDORF, N., ARNOLD, W., FREY-ROOS, F., WISSEL, C., GRIMM, V. (2000): Ein Fallbeispiel zur Komplexität der Populationsgefährdungsanalyse: Das Alpenmurmeltier. – Laufener Seminarbeitr. 3/00: 85–91.

DULLINGER, S., DIRNBÖCK, T., GREIMLER, J. & GRABHERR, G. (2003): A resampling approach for evaluating effects of pasture abandonment on subalpine plant species diversity. – J. Veg. Sci. 14: 243–252.

ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V. & WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl. – Scr. Geobot. 18: 1–262.

ERSCHBAMER, B. (2001): Climate change experiments on a glacier foreland in the Central Alps. – In: VISCONTI, G., BENISTON, M., IANORELLI, E. D. & BARBA, D. (Eds.): Global Change and Protected Areas: 37–44. Kluwer Academic Publishers.

ERSCHBAMER, B., UNTERLUGGAUER, P., WINKLER, E. & MALLAUN, M. (2011): Changes in plant species diversity revealed by long-term monitoring on mountain summits in the Dolomites (northern Italy). – Preslia 83: 387–401.

FISCHER, A. (1999): Sukzessionsforschung: Stand und Entwicklung. – Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 11: 157–177.

FISCHER, A. (2003): Forstliche Vegetationskunde – Eine Einführung in die Geobotanik. – Ulmer, Stuttgart: 421 pp.

FISCHER, A. & KLOTZ, S. (1999): Zusammenstellung von Begriffen, die in der Vegetationsdauerbeobachtung eine zentrale Rolle spielen. – Tuexenia 19: 3–11.

FREY-ROOS, F. (1998): Geschlechtsspezifisches Abwanderungsmuster beim Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*). – Diss. Philipps-Univ. Marburg: 89 pp.

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. (Eds.): Alpine Biodiversity in Europe, Vol. 167: 399–409. Springer, Heidelberg.

GRABHERR, G., GOTTFRIED, M., GRUBER, A. & PAULI, H. (1995): Patterns and current changes in alpine plant diversity. – In: CHAPIN, F.S. & KÖRNER, C. (Eds.): Arctic and alpine biodiversity: 167–181. Springer, Heidelberg.

GRABHERR, G., GOTTFRIED, M. & PAULI, H. (1994): Climate effects on mountain plants. – Nature 369: 448.

GUGERLI, F. & BAUERT, M. R. (2001): Growth and reproduction of *Polygonum viviparum* show weak responses to experimentally increased temperature at a Swiss alpine site. – Bot. Helvetica 111: 169–180.

HAGEN, T. (1996): Vegetationsveränderungen in Kalk-Magerrasen des Fränkischen Jura. – Laufener Forschungsber. 4: 218 pp.

HERRMANN, T., KÖPPEL, J.G. & MOSER, M. (1988): Dokumentation Vegetationstabellen für den subalpinen/alpinen Bereich. Fachbereich 02. Vegetation der Nutzungstypen. – Unveröffentl. Projektber. TU München.

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, Stift. Rübel, Zürich 58: 39–54.

JANSEN, F. & DENGLER, J (2008): GermanSL – Eine universelle taxonomische Referenzliste für Vegetationsdatenbanken in Deutschland. – Tuexenia 28: 239–253.

JANTSCH, M.C., FISCHER, A., FISCHER, H.S. & WINTER, S. (2013): Shift in plant species composition reveals environmental changes during the last decades: A long-term study in beech (*Fagus sylvativa*) forests in Bavaria, Germany. – Folia Geobot. 48: 467–491.

KAMMER, P.M. & MOHL, A. (2002): Factors controlling species richness in alpine plant communities: An assessment of the importance of stress and disturbance. – Arct. Antarct. Alp. Res. 34: 398–407.

KIRCHNER, M., FAUS-KESSLER, T., JAKOBI, G., LEUCHNER, M., RIES, L., SCHEEL, H.-E. & SUPPAN, P. (2013): Altitudinal temperature lapse rates in an Alpine valley: Trends and the influence of season and weather patterns. – Int. J. Climatol. 33: 539–555.

KIRCHNER, M., FEGG, W., RÖMMELT, H., LEUCHNER, M., RIES, L., ZIMMERMANN, R., MICHALKE, B., WALLASCH, M., MAGUHN, J., FAUS-KESSLER, T. & JAKOBI, G. (2014): Nitrogen deposition along differently exposed slopes in the Bavarian Alps. – Sci. Total Environ. 470–471: 895–906.

KLANDERUD, K. (2005): Climate change effects on species interactions in an alpine plant community. – J. Ecol. 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.

KÖRNER, C. (1999): Alpine Plant Life. – Springer, Heidelberg: 338 pp.

KUDERNATSCH, T. (2001): Vegetationsentwicklung ausgewählter Pflanzengesellschaften im Wimbachgries zwischen 1968 und 2000. – Diplomarbeit, TU München, Fachgebiet Geobotanik: 106 pp.

KUDERNATSCH, T. (2007): Auswirkungen des Klimawandels auf alpine Pflanzengesellschaften im Nationalpark Berchtesgaden. – Nationalpark Berchtesgaden, Forschungsbericht 52: 100 pp.

KUDERNATSCH, T., FISCHER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M. & ABS, C. (2008): Short-term effects of temperature enhancement on growth and reproduction of alpine grassland species. – Basic Appl. Ecol. 9: 263–274.

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. – J. Ecol. 90: 68–77.

LFU (2008): Bayerns Klima im Wandel – erkennen und handeln. – Infobroschüre: 94 pp.

MCCUNE, B. & MEFFORD, M.J. (2011): PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 6. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.

NYLEHN, J. & TOTLAND, O. (1999): Effects of temperature and natural disturbance on growth, reproduction, and population density in the alpine annual hemiparasite *Euphrasia frigida*. – Arc. Antarct. Alp. Res. 31: 259–263.

PAULI, H., GOTTFRIED, M., DULLINGER, S., ABDALADZE, O., AKHALKATSI, M., ALONSO J.L.B., COLDEA, G., DICK, J., ERSCHBAMER, B., CALZADO, R.F., GHOSN, D., HOLTEN, J.I., KANKA, R., KAZAKIS, G., KOLLÁR, J., LARSSON, P., MOISEEV, P., MOISEEV, D., MOLAU, U., MESA, J.M.,

NAGY, L., PELINO, G., PUŞCAŞ, M., ROSSI, G., STANISCI, A., SYVERHUSET, A.O., THEURILLAT, J-P., TOMASELLI, M., UNTERLUGGAUER, P., VILLAR, L., VITTOZ, P., & GRABHERR, G. (2012): Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. – Science 336: 353–354.

RÖDER, H., FISCHER, A. & KLÖCK, W. (1996): Waldentwicklung auf Quasi-Dauerflächen im *Luzulo-Fagetum* der Buntsandsteinrhön (Forstamt Mittelsinn) zwischen 1950 und 1990. – Forstwiss. Zentralbl. 115: 321–335.

SANDVIK, S.M., HEEGAARD, E., ELVEN, R. & VANDVIK, V. (2004): Responses of alpine snowbed vegetation to long-term experimental warming. – Ecoscience 11: 150–159.

SEIDLING, W., KANOLD, A., KOMPA, T., LAMBERTZ, B., SCHEIBE, O., SCHILLER, M., SCHMIEDINGER, A., WENZEL, A., WERNER, W. & ZOLDAN, J-W. (2014): Vegetationserhebungen: Bearbeiter-unterschiede bei Artenzahlen von Gefäßpflanzen. – Tuexenia 34: 329–346.

SCHMIDTLEIN, S., FAUDE, U., RÖSSLER, O., FEILHAUER, H., EWALD, J., MEYN, A. & SCHMIDT, J. (2013): Differences between recent and historical records of upper species limits in the northern european alps. – Erdkunde 67: 345–354.

SPATZ, G. (1980): Succession patterns on mountain pastures. – Vegetatio 43: 39–41.

SPRINGER, S. (1997): Pflanzengesellschaften der Almen des Berchtesgadener Landes. – Inaug. Diss. Univ. Gesamthochsch. Kassel.

TASSER, E. & TAPPEINER, U. (2002): Impact of land use changes on mountain vegetation. – Appl. Veg. Sci. 5: 173–184.

THEURILLAT, J.P. & GUISAN, A. (2001): Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: A review. – Clim. Change 50: 77–109.

THIELE, K. (1978): Vegetationskundliche und pflanzenökologische Untersuchungen im Wimbachgries. – Aus den Naturschutzgebieten Bayerns 1. Oldenbourg, München, Wien: 73 pp.

TOTLAND, O. (1997): Effects of flowering time and temperature on growth and reproduction in *Leontodon autumnalis* var. *taraxaci*, a late flowering alpine plant. – Arct. Alp. Res. 29: 285–290.

TOTLAND, O. (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. – J. Ecol. 86: 989–998.

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*. – Ecol. Res. 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. – Arct. Alp. Res. 29: 291–299.

WEIH, M. & KARLSSON, P.S. (1999): The nitrogen economy of mountain birch seedlings: implications for winter survival. – J. Ecol. 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.

WHITTAKER, R.H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. – Taxon 21: 213–251.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 2016

Band/Volume: NS_36

Autor(en)/Author(s): Kudernatsch Thomas, Huber Doris, Sutcliffe Laura, Walentowski Helge, Kirchner Manfred, Fegg Wolfgang, Franz Helmut

Artikel/Article: Vegetationsveränderungen alpiner Kalk-Magerrasen im Nationalpark Berchtesgaden während der letzten drei Jahrzehnte 205-221