

Auswirkungen einer experimentellen Temperaturerhöhung auf die Vegetation alpiner Kalk-Magerrasen

von Thomas Kudernatsch, Anton Fischer, Markus Bernhardt-Römermann u. Clemens Abs

Keywords: Erwärmungsexperiment, Open Top Chamber, globale Erwärmung, alpine Vegetation, Wachstum/Reproduktion

Auswirkungen der globalen Erwärmung werden insbesondere dort erwartet, wo niedrige Temperaturen den Stoffhaushalt und die Artenzusammensetzung begrenzen. 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 Blaugras-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; oben offene Mini-Gewächshäuser) 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 und Reproduktion ausgewählter Schlüssel-Arten untersucht. Dabei zeigte sich, dass Pflanzenarten alpiner Kalk-Magerrasen sensibel auf eine experimentell induzierte Temperaturerhöhung reagieren. Wachstum und Reproduktion der meisten untersuchten Arten wurden durch die Erwärmung stimuliert. Nur wenige Arten reagierten nicht, keine einzige Art zeigte eine negative Reaktion. Zwergsträucher und Grasartige reagierten insgesamt stärker auf die Temperaturerhöhung als krautige Arten. In beiden Ökosystemen konnten vergleichbare Prozesse induziert werden.

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 infolge der globalen Erwärmung daher mittel- bis langfristig auch mit Auswirkungen auf Populations- und Bestandesebene der Vegetation gerechnet werden.

I 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 bis hin zur arktischen Tundra, wobei die meisten Experimente in Ökosystemen kalter Klimate durchgeführt wurden (SHAVER et al. 2000); sie gelten in Hinblick auf die globale Erwärmung als besonders "verwundbar".

Auch im Bereich alpiner Ökosysteme wurden mehrere Erwärmungsexperimente durchgeführt (z. B. TOTLAND 1997, ISARD 1987, 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. lebensformspezifisch 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 Blaugras-Horstseggenrasen (*Seslerio-caricetum sempervirentis*) bzw. Polsterseggenrasen (*Caricetum firmae*)¹ zu untersuchen (die beiden Gesellschaften stellen die flächenhaft bedeutsamsten Vegetationseinheiten der alpinen Kalk-Magerrasen dar), wurde zwischen 2002 und 2004 ein Erwärmungsexperiment in der alpinen Stufe des Nationalparks Berchtesgaden durchgeführt. Die Erwärmung wurde dabei mittels sog. Oben-offener Mini-Gewächshäuser (Open Top Chambers; OTCs) passiv induziert. Durch einen Vergleich von erwärmten Flächen mit nicht erwärmten Kontrollflächen wurden folgende Fragen untersucht:

- 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 Blaugras-Horstseggenrasen und im Polsterseggenrasen vergleichbare Prozesse induziert werden?

2 Untersuchungsgebiet

2.1 Lage

Der Nationalpark Berchtesgaden (gleichzeitig ein Biosphärenreservat der UNESCO und NATURA 2000-Gebiet) liegt im Südosten Deutschlands (Freistaat Bayern).

Das Experiment wurde im Bereich des Hohen Bretts (2.331 m ü. NN) im NO des Nationalparks Berchtesgaden eingerichtet. Die 32 Aufnahmeflächen des Blaugras-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. Eine gewisse räumliche und somit auch standörtliche Streuung der Experimentier-

¹ Eine Übersicht alpiner Rasengesellschaften und ihrer Charakterarten findet sich z.B. bei ELLENBERG (1996) S. 561 ff.

flächen (Blaugras-Horstseggenrasen: zwei Teilgebiete; Polsterseggenrasen: drei Teilgebiete) wurde bewusst in Kauf genommen, um eine bessere Übertragbarkeit der Ergebnisse auf andere Bestände des Blaugras-Horstseggen- bzw. Polsterseggenrasens zu gewährleisten.

2.2 Klima

Im Untersuchungsgebiet des Blaugras-Horstseggenrasens schwankt die Jahresmitteltemperatur zwischen 2 und 3°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 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 Blaugras-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 Blaugras-Horstseggenrasens eher möglich.

2.3 Geologie und Boden

Der Gebirgsstock des Hohen Bretts besteht im unteren Teil aus karnisch-norischem Dolomit, im oberen, flächenmäßig wesentlich größeren Teil aus Dachsteinkalk. Während das untere Teilgebiet des Blaugras-Horstseggenrasens im Bereich des karnisch-norischen Dolomits liegt, befinden sich alle restlichen Experimentierflächen über Dachsteinkalk.

Als Bodentypen finden sich im Bereich des Hohen Bretts im Wesentlichen Karbonat-Rohböden sowie verschiedene Typen von Rendzinen. Die untersuchten Bestände des Blaugras-Horstseggenrasens stocken auf Mull-Rendzinen, die Bestände des Polsterseggenrasens auf Moder-Rendzinen. Entsprechend sind auf den Flächen des Polsterseggenrasens Säure anzeigende Arten (z.B. Zwerg-Primel (*Primula minima*)) mit hoher Stetigkeit vorhanden, während diese in den Beständen des Blaugras-Horstseggenrasens fehlen.

2.4 Vegetation

Der Blaugras-Horstseggenrasen und der Polsterseggenrasen sind die flächenmäßig bedeutendsten alpinen Rasen im Bereich der Nördlichen Kalkalpen. 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). Die hochwüchsigen und artenreichen Blaugras-Horstseggenrasen besiedeln die vergleichsweise "günstigen" (mittleren) Standorte der alpinen Stufe (± tiefgründige Böden, wärme- und strahlungsbegünstigten Lagen), während die niedrigwüchsigen und artenärmeren Polsterseggenrasen auf extremeren Standorten zu finden sind (flachgründige Böden, niedrige Einstrahlung, starke Windeinwirkung; vgl. z. B. LIPPERT 1966, ELLENBERG 1996, OBERDORFER 1993, REISIGL & KELLER 1994, RÖSLER 1997). Der Verbreitungsschwerpunkt der Blaugras-Horstseggenrasen befindet sich daher in den tieferen Lagen der alpinen Stufe in vorzugsweise S-Exposition, während die Polsterseggenrasen vorzugsweise in den höheren Lagen der alpinen Stufe in N-Exposition zu finden sind.

Die Auswahl der Experimentierflächen im Gelände richtete sich nach dem Vorkommen vorab ausgewählter Schlüssel-Arten der Gesellschaften. Durch das Vorhandensein gesellschaftstypischer Arten

auf den Flächen konnte gewährleistet werden, dass es sich aus pflanzensoziologischer Sicht um "charakteristische" Bestände der Gesellschaften handelt.

3 Methodik

3.1 Methodik der Erwärmung

Die Umgebungstemperatur der Pflanzen und die Oberbodentemperatur wurden mittels sog. Open Top Chambers (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 & MOLAU 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. 1) 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 Zoozönose). 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.



Abb. 1: Oben-offenes Mini-Gewächshaus (Open Top Chamber ; OTC) zur Erhöhung der Umgebungstemperatur der Pflanzen sowie der Oberbodentemperatur im Bereich des Blaugras-Horstseggenrasens.

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). Sowohl im Blaugras-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.

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 Standortdokumentation

Zur Messung der Temperatur wurde jede zweite experimentelle Einheit während der Geländesaison 2003 mit einem 2-Kanal-Temperaturlogger (Tinytag Plus H/H Ext) versehen. Ein Messfühler diente der Messung der Temperatur im Pflanzenbestand, ein Messfühler der Messung im Boden. Die Messungen erfolgten fortlaufend zwischen dem 29.05. und 01.10.2003. Das Messintervall betrug 15 Minuten.

Während der Vegetationsperiode 2004 wurden sowohl im Blaugras-Horstseggenrasen als auch im Polsterseggenrasen Wassergehaltsmessungen mittels FD-Sonden (ECHO probe, Dielectric Aquameter) durchgeführt. Die Messungen erfolgten in den obersten 10 cm des Bodens. 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 (Blaugras-Horstseggenrasen) bzw. vom 06.08. bis zum 24.08.2004 (Polsterseggenrasen). Das Messintervall betrug 10 Minuten.

Am 24.08.2004 wurden 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.

3.4 Vegetationsdokumentation

Im Rahmen des Experiments wurden gezielt Schlüssel-Arten des Blaugras-Horstseggenrasens und des Polsterseggenrasens ausgewählt und populationsökologisch näher untersucht. Da sich die alpine Vegetation im Wesentlichen aus Grasartigen (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. Polsterpflanzen wurden aufgrund ihres spärlichen Vorkommens in den Beständen nicht berücksichtigt.

Für jede der Arten wurden aussagekräftige Wachstums- und Reproduktionsparameter ausgewählt und auf den experimentellen Einheiten erfasst (für einen Überblick über die untersuchten Arten und die gemessenen Parameter vgl. Tab. 1 auf S. 67). 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. Zwerg-Primel (*Primula minima*), Berg-Hahnenfuß (*Ranunculus montanus*)) wurden, wenn erforderlich, zeitiger im Jahr erfasst.

Tab. 2: Ausgewählte Temperaturparameter der OTC- und Kontrollflächen während der Geländesaison 2003

<u>Parameter</u>	<u>Boden (2 cm unter Bodenoberfläche)</u>			<u>Luft (2 cm über Bodenoberfläche)</u>		
	Kontrollflächen	OTC-Flächen	Diff.	Kontrollflächen	OTC-Flächen	Diff.
(Messzeitraum: 29.05 bis 01.10.2003)						
Blaugras-Horstseggenrasen						
Mittlere Temperatur (°C)	13.0	13.3	0.3	13.3	14.0	0.7
Temperatursumme (°C)	1629	1658	29	1669	1750	81
Länge der Vegetationsperiode (N Tage mit Tagesmittel > 5 °C)	125	125	0	118	120	2
Anzahl der Frosttage (N Tage mit Tagesminimum < 0 °C)	0	0	0	4	1	-3
Polsterseggenrasen						
Mittlere Temperatur (°C)	10.1	10.9	0.8	10.2	11.5	1.4
Temperatursumme (°C)	1258	1358	100	1279	1448	169
Länge der Vegetationsperiode (N Tage mit Tagesmittel > 5 °C)	109	121	12	106	109	3
Anzahl der Frosttage (N Tage mit Tagesminimum < 0 °C)	0	0	0	17	11	-6

3.5 Auswertungsverfahren

Gemäß den in der Statistik geläufigen Verfahren wurde zum Vergleich zweier Stichproben 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 der Erwärmung auf übergeordnete Hierarchieebenen (Wachstum/Reproduktion, Wuchsformen) zu untersuchen, wurde eine Meta-Analyse durchgeführt. Dazu wurden für jeden gemessenen Parameter (vgl. Tab. 1) die Mittelwerte der erwärmten Flächen und der Kontrollflächen in Beziehung gesetzt und sog. Effektgrößen berechnet. Die Berechnung der Effektgrößen erfolgte in Anlehnung an Arft et al. (1999) nach folgender Formel:

$$E = \ln \left(\frac{\bar{x}_{OTC}}{\bar{x}_{Kontrolle}} \right) \quad \text{wobei: } E = \text{Effektgröße eines Parameters, } \bar{x}_{OTC} = \text{Mittelwert eines}$$

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.

4 Ergebnisse

4.1 Ausgelöste Standortveränderungen

Auf den erwärmten Flächen des Blaugras-Horstseggenrasens war die Lufttemperatur in der Umgebung der Pflanzen (gemessen in 2 cm oberhalb der Bodenoberfläche) im Schnitt um 0,7°C höher als auf den Kontrollflächen (Tab. 2 auf S. 66). Die Oberbodentemperatur (gemessen in 2 cm unterhalb der Bodenoberfläche) lag innerhalb der OTCs – verglichen mit den Kontrollen – um durchschnittlich 0,3°C höher.

Im Polsterseggenrasen waren die Temperaturunterschiede zwischen OTC- und Kontrollflächen noch deutlicher ausgeprägt. Die Umgebungstemperatur der Pflanzen war innerhalb der Kammern im Schnitt um 1,4°C höher als auf den Kontrollen. Die Temperatur des Oberbodens lag innerhalb der OTCs – verglichen mit den Kontrollen – um durchschnittlich 0,8°C höher (Tab. 2 auf S. 66).

Tab. 1: Erfasste Wachstums- (W) und Reproduktionsparameter (R) an nicht blühenden (n. bl.) bzw. blühenden (bl.) Individuen der ausgewählten Schlüsselarten des Blaugras-Horstseggenrasens (B-HSR) und des Polsterseggenrasens (PSR).

Wuchsform	Art	Gesellschaft	Entwickl.- stadium	Erfasste Parameter
Grasartige	<i>Agrostis alpina</i>	Alpen-Straußgras	B-HSR/PSR	n. bl. Blattlänge (W) bl. Blattlänge (W), Sprosslänge (R), Rispenlänge (R)
	<i>Carex firma</i>	Polstersegge	PSR	n. bl. Blattlänge (W), Zahl der Ausläufer (W) bl. Sprosslänge (R), Ährenlänge männl. (R), Ährenlänge weibl. (R), Zahl der weibl. Ähren (R), Samenzahl pro Ähre (R)
	<i>Carex sempervirens</i>	Horstsegge	B-HSR	n. bl. Blattlänge (W) bl. Sprosslänge (R), Ährenlänge männl. (R), Ährenlänge weibl. (R), Zahl der weibl. Ähren (R), Samenzahl pro Ähre (R)
	<i>Festuca quadriflora</i>	Zwerg-Schwingel	B-HSR/PSR	n. bl. Blattlänge (W) bl. Blattlänge (W), Sprosslänge (R), Rispenlänge (R), Zahl der Ährchen (R)
	<i>Sesleria albicans</i>	Kalk-Blaugras	B-HSR	n. bl. Blattlänge (W) bl. Sprosslänge (R), Ährenlänge (R)
	<i>Dryas octopetala</i>	Silberwurz	PSR	n. bl. Blattlänge (W), Blattzahl (W) bl. Sprosslänge (R)
Zwergsträucher	<i>Helianthemum alpestre</i>	Alpen-Sonnenröschen	B-HSR/PSR	n. bl. Blattlänge (W), Zahl der Blattpaare (W) bl. Zahl der Blattpaare (W), Internodienlänge (W), Sprosslänge (R), Blütenzahl (R)
	<i>Helianthemum nummularium</i>	Gemeines Sonnenröschen	B-HSR	n. bl. Blattlänge (W), Sprosslänge (W), Zahl der Blattpaare (W), Internodienlänge (W) bl. Blattlänge (W), Zahl der Blattpaare (W), Internodienlänge (W), Sprosslänge (R), Blütenzahl (R)
	<i>Thymus polytrichus</i>	Frühblühender Thymian	B-HSR	bl. Zahl der Blattpaare (W), Internodienlänge (W), Sprosslänge (R), Blütenzahl (R)
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Preiselbeere	PSR	bl. Blattlänge (W), Blattzahl (W), Sprosslänge (R)
	<i>Androsace chamaejasme</i>	Wimper-Mannsschild	B-HSR/PSR	n. bl. Rosettendurchmesser (W) bl. Rosettendurchmesser (W), Sprosslänge (R), Blütenzahl (R)
	<i>Aster bellidiastrum</i>	Alpen-Maßliebchen	B-HSR	n. bl. Blattlänge (W), Blattbreite (W), Blattzahl (W) bl. Blattlänge (W), Blattbreite (W), Blattzahl (W), Sprosslänge (R)
Mehrjährige Krautige	<i>Campanula alpina</i>	Alpen-Glockenblume	PSR	n. bl. Rosettendurchmesser (W), Blattzahl (W) bl. Rosettendurchmesser (W), Sprosslänge (R), Blütenzahl (R)
	<i>Campanula scheuchzeri</i>	Scheuchzers Glockenblume	B-HSR	bl. Blattlänge (W), Blattzahl (W), Sprosslänge (R), Blütenzahl (R)
	<i>Galium anisophyllum</i>	Ungleichblättr. Labkraut	B-HSR	bl. Anzahl Blattquirle (W), Internodienlänge (W), Sprosslänge (R), Blütenzahl (R)
	<i>Phyteuma orbiculare</i>	Kugelige Teufelskrallen	B-HSR	n. bl. Blattlänge (W), Blattbreite (W), Blattzahl (W) bl. Blattlänge (W), Anzahl Grundblätter (W), Sprosslänge (R)
	<i>Primula auricula</i>	Alpen-Aurikel	B-HSR	n. bl. Blattlänge (W), Blattzahl (W) bl. Blattlänge (W), Blattzahl (W), Sprosslänge (R), Blütenzahl (R)
	<i>Primula minima</i>	Zwerg-Primel	PSR	n. bl. Rosettendurchmesser (W), Blattzahl (W) bl. Rosettendurchmesser (W), Blattzahl (W), Sprosslänge (R), Blütenzahl (R)
	<i>Ranunculus alpestris</i>	Alpen-Hahnenfuß	PSR	n. bl. Blattlänge (W), Blattbreite (W), Blattzahl (W) bl. Blattlänge (W), Blattbreite (W), Blattzahl (W), Sprosslänge (R), Samenzahl (R)
	<i>Ranunculus montanus</i>	Berg-Hahnenfuß	B-HSR	n. bl. Blattlänge (W), Blattbreite (W), Blattzahl (W) bl. Blattlänge (W), Blattbreite (W), Blattzahl (W), Sprosslänge (R)

Neben einer Erhöhung der Temperatur führte die Installation der OTCs zu einer Verlängerung der Vegetationsperiode im Pflanzenbestand sowie zu einer Abnahme der Frostereignisse. Durch die Absorption von langwelliger Wärmestrahlung erfolgte die Erwärmung nicht nur tagsüber sondern auch nachts (Verminderung der nächtlichen Ausstrahlung).

Weder im Blaugras-Horstseggenrasen noch im Polsterseggenrasen führte die Installation der OTCs zu einer ökologisch relevanten Änderung des Wassergehalts im Oberboden. So betrug der Bodenwassergehalt während der Messperiode im Blaugras-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. $25,0 \pm 2,3\%$).

Eine einmalige Messung der relativen Luftfeuchtigkeit ergab keine statistisch nachweisbaren Unterschiede zwischen den OTC- und den Kontrollflächen. Im Blaugras-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).

4.2 Ausgelöste Vegetationsveränderungen

4.2.1 Reaktion der einzelnen Arten auf die Erwärmung

Auf eine detaillierte Darstellung der Reaktion aller einzelnen Arten wird an dieser Stelle aus Gründen der Übersichtlichkeit verzichtet (vgl. hierzu KUDERNATSCH 2005). Stattdessen wird im Folgenden ein kurzer Überblick über die allgemeinen Entwicklungstendenzen gegeben:

Vor Beginn der Manipulation gab es mit Ausnahme von zwei Parametern (Blattlänge Zwerg-Schwingel (*Festuca quadriflora*; n. bl.), Internodienlänge Alpen-Sonnenröschen (*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 Ökosystemen entsprechend homogen; Vorab-Unterschiede in der Merkmalsausprägung mussten daher nicht berücksichtigt werden.

Die durchgeführten Messungen während der drei Jahre zeigten, dass die Reaktionen der Arten auf die Erwärmung artspezifisch sind. So reagierten manche Arten nicht (Blaugras-Horstseggenrasen: Wimper-Mannsschild (*Androsace chamaejasme*), Scheuchzer's Glockenblume (*Campanula scheuchzeri*), Kugelige Teufelskralle (*Phyteuma orbiculare*), Berg-Hahnenfuß (*Ranunculus montanus*); Polsterseggenrasen: Alpen-Glockenblume (*Campanula alpina*)), während andere Arten sich durch eine intensive, positive Reaktion sowohl des Wachstums als auch der Reproduktion auszeichneten (z.B. Blaugras-Horstseggenrasen: Alpen-Straußgras (*Agrostis alpina*); Polsterseggenrasen: Preiselbeere (*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. Blaugras-Horstseggenrasen: Alpen-Straußgras (*Agrostis alpina*); Polsterseggenrasen: Zwerg-Primel (*Primula minima*)), bei anderen Arten erst nach zwei Jahren experimenteller Behandlung (z.B. Blaugras-Horstseggenrasen: Alpen-Maßliebchen (*Aster bellidiflorum*); Polsterseggenrasen: Alpen-Hahnenfuß (*Ranunculus alpestris*)). Von den Arten, die bereits in 2003 reagierten, zeigten einige in 2004 eine erneute Reaktion (z.B. Blaugras-Horstseggenrasen: Alpen-Straußgras (*Agrostis alpina*); Polsterseggenrasen: Zwerg-Primel (*Primula minima*)), andere dagegen nicht (z.B. Blaugras-Horstseggenrasen: Kalk-Blaugras (*Sesleria albicans*); Polsterseggenrasen: Polstersegge (*Carex firma*)).

Bezogen auf einzelne Arten gab es auch ökosystembedingte Unterschiede in der Reaktion. So reagierte beispielsweise das Alpen-Straußgras (*Agrostis alpina*) im Blaugras-Horstseggenrasen wesentlich ausgeprägter als im Polsterseggenrasen. Im Gegensatz dazu wies der Wimper-Mannsschild (*Androsace chamaejasme*) im Polsterseggenrasen signifikante Unterschiede zwischen den zwei Behandlungen auf, im Blaugras-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.

4.2.2 Reaktion übergeordneter Hierarchieebenen

Wirkung auf das Wachstum

Sowohl für den Blaugras-Horstseggenrasen als auch für den Polsterseggenrasen kann eine signifikant positive Wirkung der Erwärmung auf das Wachstum der untersuchten Arten aufgezeigt werden (Abb. 2). Während der Effekt im Polsterseggenrasen bereits nach einer Saison experimenteller Erwärmung (2003) nachweisbar ist, ist er im Blaugras-Horstseggenrasen erst nach zwei Jahren der Behandlung (2004)

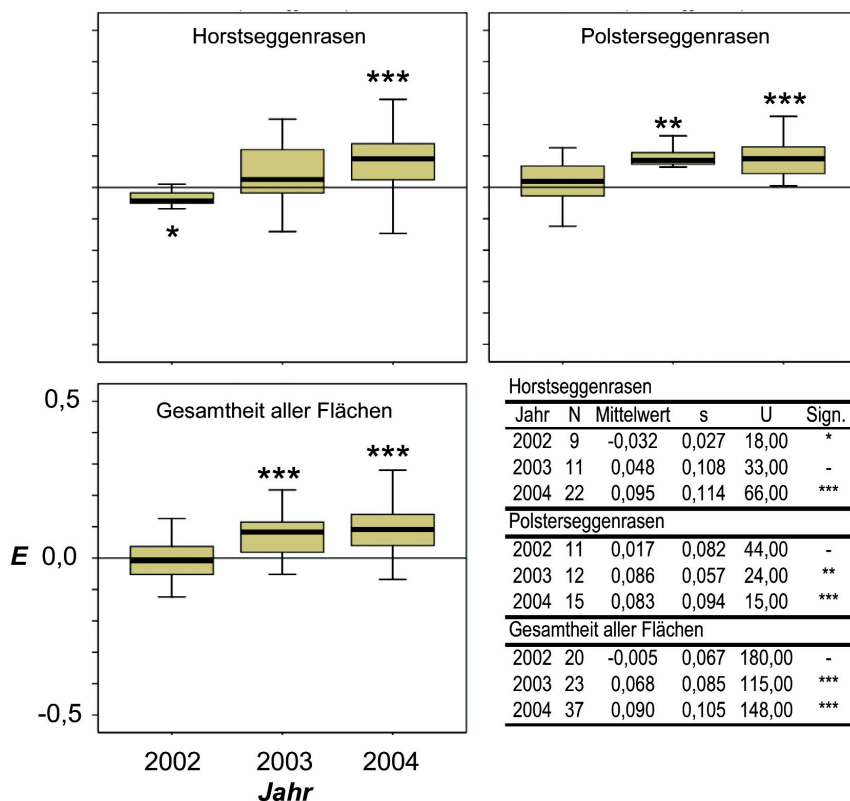


Abb. 2: Wirkung der Erwärmung auf das Wachstum der Arten im Blaugras-Horstseggenrasen, im Polsterseggenrasen sowie in beiden Ökosystemen gemeinsam. Der Effekt ist signifikant, wenn sich die mittlere Effektgröße signifikant von Null unterscheidet. Dargestellt sind die Effektgrößen (E) vor Beginn der eigentlichen Manipulation (2002) sowie nach einem (2003) bzw. zwei Jahren (2004) experimenteller Behandlung. Abkürzungen: s: Standardabweichung, U: Testgröße U-Test, Sign.: Signifikanzniveau (* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, – nicht signifikant). (Auswertung mit Hilfe des statistischen Programms SPSS 12.0 für Windows)

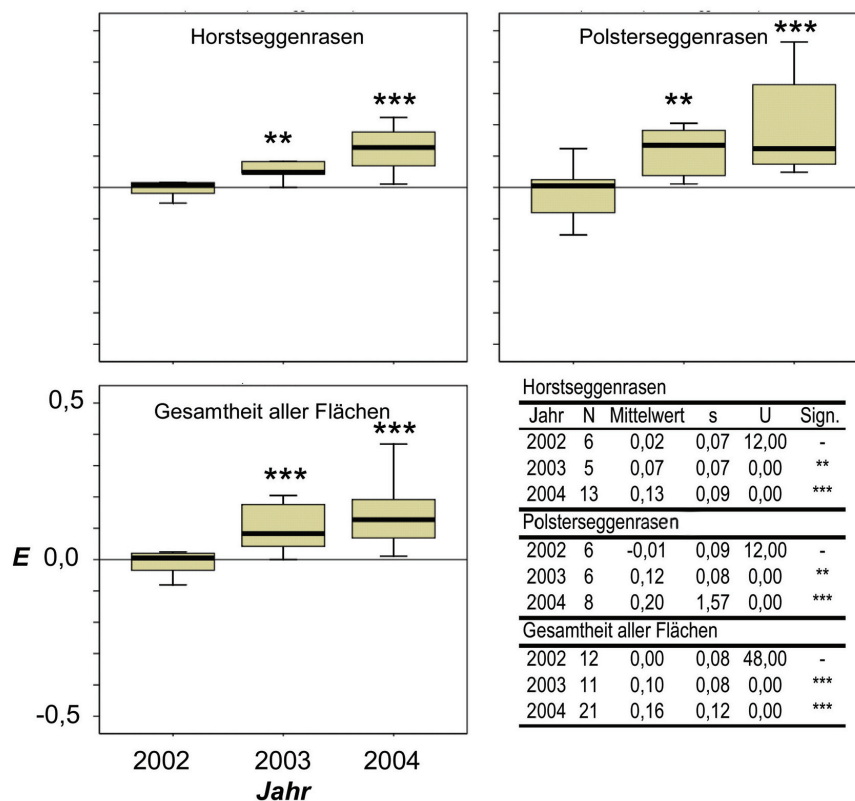


Abb. 3: Wirkung der Erwärmung auf die Reproduktion der Arten im Blaugras-Horstseggenrasen, im Polsterseggenrasen sowie in beiden Ökosystemen gemeinsam. Der Effekt ist signifikant, wenn sich die mittlere Effektgröße signifikant von Null unterscheidet. Dargestellt sind die Effektgrößen (E) vor Beginn der eigentlichen Manipulation (2002) sowie nach einem (2003) bzw. zwei Jahren (2004) experimenteller Behandlung. Abkürzungen: s: Standardabweichung, U: Testgröße U-Test, Sign.: Signifikanzniveau (* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, – nicht signifikant).

(Auswertung mit Hilfe des statistischen Programms SPSS 12.0 für Windows)

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. 3). 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 Wuchsformen

Im Blaugras-Horstseggenrasen reagierten alle drei Wuchsformen (Grasartige, mehrjährige (=perenne) Krautige, Zwergsträucher) signifikant auf die Erwärmung (Abb. 4). Während bei den Grasartigen und

den Zwergsträuchern die Reaktion bereits nach einer Saison der Erwärmung einsetzte und sich im Folgejahr steigerte, reagierten die mehrjährigen Krautigen erst im dritten Jahr des Experiments.

Im Polsterseggenrasen wiesen die Grasartigen 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.

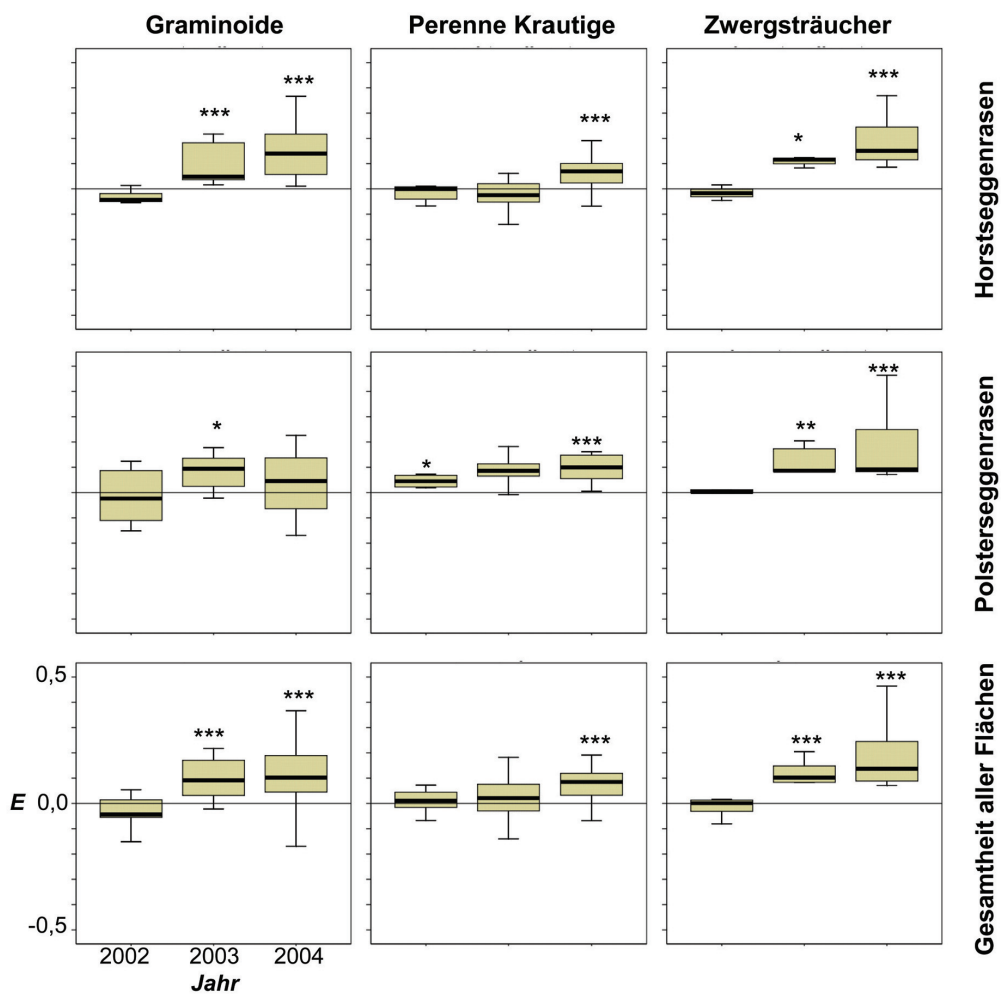


Abb. 4: Wirkung der Erwärmung auf verschiedene Wuchsformen im Blaugras-Horstseggenrasen (oben), im Polsterseggenrasen (Mitte) sowie in beiden Ökosystemen gemeinsam (unten). Der Effekt ist signifikant, wenn sich die mittlere Effektgröße signifikant von Null unterscheidet. Dargestellt sind die Effektgrößen (E) vor Beginn der eigentlichen Manipulation (2002) sowie nach einem (2003) bzw. zwei Jahren (2004) experimenteller Behandlung. Signifikanzniveau: *p<0,05, **p<0,01, ***p<0,001.

(Auswertung mit Hilfe des statistischen Programms SPSS 12.0 für Windows)

Über beide Gesellschaften hinweg profitierten alle drei Lebensformen von der Erwärmung. Im Gegensatz zu den bereits nach einer Saison reagierenden Grasartigen und Zwergsträuchern konnte für die mehrjährigen Krautigen erst im letzten Jahr des Experiments ein signifikanter Effekt nachgewiesen werden. Von allen Wuchsformen reagierten die krautigen Arten insgesamt am langsamsten und am wenigsten stark.

5 Diskussion

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. 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 Erwär-

mung 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 ökologische Effekte minimiert. Insgesamt zeigen die Ergebnisse, dass die verwendeten OTCs ein geeignetes Instrument darstellen, während der Vegetationsperiode eine Temperaturerhöhung im Gelände zu erzeugen (vgl. auch MARION et al. 1997, HOLLISTER & WEBBER 2000).

Wirkung auf Wachstum und Reproduktion

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, KLÄNDERUD 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.

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 des Wimper-Mannsschilds (*Androsace chamaejasme*) im Polsterseggenrasen und im Blaugras-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. 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) 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 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; Grasartige 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 Grasartige 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 Grasartigen 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. Wimper-Mannsschild (*Androsace chamaejasme*), Berg-Hahnenfuß (*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 Lichtgenuss als durch die Temperatur limitiert. Entsprechend könnten solche krautige Arten nicht in dem Umfang von der induzierten Erwärmung profitieren wie Sträucher oder Grasartige.

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 räumlich auf wenige oder häufig nur einen einzigen Bestand begrenzt. 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.

Inwieweit sich also die nachgewiesenen Änderungen in den Bereichen Wachstum und Reproduktion auch auf die Populationsentwicklung der Arten auswirken, ist unklar und kann nur durch weitere Untersuchungen beantwortet werden. Um die Relevanz der kurzfristigen Ergebnisse als Indikator für längerfristige Vegetationsveränderungen überprüfen zu können, wurden im Rahmen dieses Forschungsprojekts die Ergebnisse aus dem experimentellen Ansatz mit Ergebnissen einer wiederholten Vegetationserhebung (Originalaufnahmen aus den Jahren 1984 bis 1988 von HERRMANN et al. 1988; Wiederholungserhebung 2003) zusammengeführt und verglichen (vgl. Beitrag im letzten Jahrbuch; KUDERNATSCH et al. 2005). Kombiniert man beide Ansätze miteinander, so zeigt sich, dass man ein hohes Maß

an übereinstimmenden Ergebnissen findet, während 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), zeigt auch mittelfristig eine ausgeprägte positive Reaktion auf Ebene der Populationen (deutliche Stetigkeits- und Deckungszunahme während der letzten 15 Jahre). Umgekehrt haben Arten, die im Experiment nicht reagieren, auch im Rahmen der Wiederholungserhebungen nicht reagiert (KUDERNATSCH 2005). 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.

6 Schrifttum

- 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.
- BERNHARDT, M. (2005): Reaktionen der Waldbodenvegetation auf erhöhte Stickstoffeinträge: Analyse und Vorhersage von Vegetationsveränderungen anhand von funktionellen Merkmalen. – *Dissertationes Botanicae* **397**: 121 S.
- CHAPIN, F. S., SHAVER, G. R., GIBLIN, A. E., NADELHOFFER, K. J. & LAUNDRE, J. A. (1995): Responses of Arctic Tundra to Experimental and Observed Changes in Climate. – *Ecology* **76**: 694-711.
- 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.
- ELLENBERG, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. – Eugen Ulmer-Verlag (Stuttgart). 1096 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.
- ERSCHBAMER, B. (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.
- 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.
- HARTE, J. & SHAW, R. (1995): Shifting Dominance within a Montane Vegetation Community – Results of a Climate-Warming Experiment. – *Science* **267**: 876-880.
- 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., KÖPPEL, J. G. & MOSER, M. (1988): Dokumentation Vegetationstabellen für den subalpinen/alpinen Bereich. Fachbereich 02. Vegetation der Nutzungstypen. – Abschlussbericht Band D/III.
- HOLLISTER, R. D. & WEBBER, P. J. (2000): Biotic validation of small open-top chambers in a tundra ecosystem. – *Glob. Change Biol.* **6**: 835-842.
- 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.
- 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.
- KLOTZ, S., KÜHN, I. & DURKA, W. (2002): BIOLFLOR – Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. – Schriftenreihe für Vegetationskunde **38**: 334 S.
- KONNERT, V. (2004): Standortkarte Nationalpark Berchtesgaden. – Forschungsbericht des Nationalparks Berchtesgaden **49**: 151 S.
- KONNERT, V. (1999): *Alpine Plant Life*. – Springer, Berlin, Heidelberg. 338 S.
- KUDERNATSCH, T. (2005): Auswirkungen der globalen Erwärmung auf die Vegetation alpiner Kalk-Magerrasen im Nationalpark Berchtesgaden. Doktorarbeit, TU München, Freising.
- KUDERNATSCH, T., BECK, S., KRENZER, M. & ABS, C. (2005): Vegetationsveränderungen in der alpinen Stufe des Nationalparks Berchtesgaden während der letzten zwei Jahrzehnte – eine Folge der globalen Erwärmung? – *Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt* **70**: 123-135.
- 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.
- LIPPERT, W. (1966): Die Pflanzengesellschaften des Naturschutzgebietes Berchtesgaden. – *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* **39**: 67-122.
- 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., SVOBODA, J. & VIRGINIA, R. A. (1997): Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. – *Glob. Change Biol.* **3**: 20-32.
- 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. H. (1993): *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*. Sand- und Trockenrasen, Heide- und Borstgras-Gesellschaften, alpine Magerrasen, Saum-Gesellschaften, Schlag- und Hochstauden-Fluren. – G. Fischer, Jena. 355 S.
- REISIGL, H. & KELLER, R. (1994): *Alpenpflanzen im Lebensraum*. – Gustav Fischer Verlag. 149 S.
- RÖSLER, S. (1997): Die Rasengesellschaften der Klasse Seslerietea in den Bayerischen Alpen und ihre Verzahnung mit dem Carlino-Caricetum sempervirentis (Klasse Festuco-Brometetea). – *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* **58**: 5-215.

- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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. – *Journal of Ecology* **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*. – *Ecological Research* **17**: 125-132.
- WALTHER, G. R. (2004): Plants in a warmer world. – *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **6**: 169-185.
- 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.
- 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.

Anschrift der Autoren:

Dr. Thomas Kudernatsch
Bruckerstr. 83
85221 Dachau
Tel.: +49 (0)8131 354818
t.kudernatsch@web.de

Prof. Dr. Anton Fischer
Am Hochanger 13
85354 Freising
Tel.: +49(0)8161 715430
a.fischer@wzw.tum.de

Dr. Markus Bernhardt-Römermann
Büsgenweg 1
37077 Göttingen
markus.bernhardt@forst.uni-goettingen.de

PD Dr. Clemens Abs
Kulturstr. 33a
85356 Freising
Tel.: +49 (0)8161 84673
abs@wzw.tum.de

Die Autoren bedanken sich herzlich bei der Nationalparkverwaltung Berchtesgaden, insbesondere bei Herrn Dr. Michael Vogel und Herrn Dipl. Biol. Helmut Franz. Die Durchführung der Untersuchungen wäre ohne ihre Unterstützung und Hilfsbereitschaft nicht möglich gewesen. Ein herzliches Vergelt's Gott auch an Peter Kühle und Julia Vahle für die tatkräftige Unterstützung bei der Geländearbeit.