

## **Vegetationsveränderungen in den Bergwäldern des Wettersteingebirges seit Mitte der 1980er Jahre**

### **Vegetation changes in the forests of the Wetterstein Mountains (S-Germany) since the mid-1980s**

Thomas Kudernatsch<sup>1</sup>\*, Jörg Ewald<sup>2</sup> , Markus Blaschke<sup>1</sup> , Maresa Zierer<sup>1</sup>,  
Timo Pampuch<sup>2</sup> & Hans-Gerd Michiels<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 1,  
85354 Freising, Germany;* <sup>2</sup>*Hochschule Weihenstephan-Triesdorf, Fakultät Wald und  
Forstwissenschaft, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 3, 85354 Freising, Germany;*  
<sup>3</sup>*Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Wonnhaldestr. 4,  
79100 Freiburg, Germany*

*\*Korrespondierender Autor, E-Mail: [thomas.kudernatsch@lwf.bayern.de](mailto:thomas.kudernatsch@lwf.bayern.de)*

#### **Zusammenfassung**

Durch Wiederholungsaufnahmen auf 32 permanenten Dauerbeobachtungsflächen in den beiden in den Bayerischen Alpen gelegenen Naturwaldreservaten Schrofen und Wettersteinwald konnten teils deutliche Änderungen der Struktur und Vegetationszusammensetzung seit Mitte der 1980er Jahre aufgezeigt werden. Der von den Untersuchungen abgedeckte Gradient erstreckt sich dabei von den Bergmischwäldern der montanen Stufe über die Fichtenwälder der tiefsubalpinen Stufe bis hin zu den Lärchen-Zirbenwäldern der hochsubalpinen Stufe. Auffällig waren insbesondere ein Anstieg des Kronenschlusses der Altbestände, die zunehmende Etablierung einer Strauchschicht sowie die Häufigkeitszunahme von verschiedenen Arten innerhalb der Krautschicht, woraus eine deutliche Zunahme der Alpha-Diversität resultierte. Bei den Arten mit positiver Reaktion im Vergleichszeitraum („Gewinner“) handelte es sich überwiegend um konkurrenz- und wuchskräftige Arten mit vergleichsweise höheren Nährstoff- und geringeren Lichtansprüchen. Die Häufigkeitszunahme der Arten ging in vielen Fällen einher mit einer Ausweitung ihrer Vorkommen in höhere (aber auch tiefere) Lagen, wodurch die Aufnahmen der subalpinen Nadelwälder und des Bergmischwaldes heute eine insgesamt höhere floristische Ähnlichkeit aufweisen als noch in den 1980er Jahren, was als Tendenz zur Homogenisierung der Artenzusammensetzung der Bodenvegetation interpretiert werden kann. Ein Wechsel der Gesellschaftszugehörigkeit konnte allerdings für keine einzige Aufnahmefläche nachgewiesen werden. Als wesentliche Triebkräfte der Veränderungen kommen unseres Erachtens insbesondere der deutliche, klimawandelbedingte Temperaturanstieg im Untersuchungszeitraum, geänderte Landnutzungspraktiken (Einstellung der forstlichen Bewirtschaftung, Intensivierung der jagdlichen Nutzung, Reduzierung der Beweidungsintensität) sowie nach wie vor hohe Stickstoffeinträge in Frage.

#### **Abstract**

Repeated surveys on permanent plots in the strict forest reserves Schrofen and Wettersteinwald (Bavarian Alps) have revealed some significant changes in the vegetation structure and composition of these mountain forests since the mid-1980s. The gradient covered by the investigations ranges from mixed

mountain forests of the montane zone to natural spruce forests of the lower subalpine zone and larch-pine forests of the upper subalpine zone. Particularly noticeable changes were an increase in the canopy closure of the stands and the establishment of a shrub layer. In addition, an increase in frequency was observed for many species of the herb layer, resulting in an increase in alpha diversity. The species with a positive reaction in the study period ("winners") were predominantly competitive and vigorous species with comparatively higher nutrient and lower light requirements. In many cases, the increase in the frequency of species was accompanied by an expansion of their occurrence to higher (but also lower) altitudes. As a result, the relevés of the subalpine coniferous forests and the mixed mountain forests today show an overall higher floristic similarity than in the 1980s, which can be interpreted as a homogenization of the species composition of the understorey vegetation. However, not a single relevé changed its affiliation to a vegetation type. In our opinion, the main driving forces behind the changes are the significant rise in temperature due to climate change, changes in land use practices (cessation of forest management, intensification of hunting, reduction in grazing intensity) and continued high nitrogen inputs.

**Keywords:** global warming, land-use changes, nitrogen deposition, permanent plots, plant traits, species composition, species richness, mixed mountain forests, subalpine coniferous forests

## 1. Einleitung und Hypothesen

Bergwälder erbringen eine Vielzahl von Ökosystem-Dienstleistungen. Sie speichern CO<sub>2</sub>, stellen Wasser und Holz zur Verfügung, schützen Siedlungen vor Naturgefahren wie Lawinen und beherbergen eine hohe Biodiversität. So gehören die nadelholzreichen Carbonat-Bergwälder der nördlichen Kalkalpen zu den Waldgesellschaften mit der höchsten Alpha-Diversität (ca. 47 +/- 4 Gefäßpflanzenarten pro 400 m<sup>2</sup>) in Europa (Večeřa et al. 2019). Die Klimaveränderungen der vergangenen Jahrzehnte stellen das Ökosystem Bergwald allerdings vor große Herausforderungen. So sind die Bergwälder im Alpenraum von den Auswirkungen des Klimawandels besonders stark betroffen. Zum Beispiel stieg in den Ostalpen die Temperatur in den letzten 100 Jahren um mehr als 2 °C an. Im Vergleich dazu waren es global nur ca. 0,8 °C. Auch die Prognosen für die kommenden 50 Jahre sagen für die Alpen eine doppelt so hohe Erwärmung voraus wie für das angrenzende Tiefland (Hipp et al. 2015).

Ebenso wird sich die Niederschlags-situation aller Voraussicht nach ändern. Vorsichtige Prognosen der Niederschlagsverteilung deuten für Mitte bis Ende dieses Jahrhunderts auf eine leichte Zunahme der Niederschläge im Winterhalbjahr – vermehrt in Form von Regen – und eine Abnahme in den Sommermonaten hin. Dies wirkt sich insbesondere auf die Schneedecke aus: Bis Ende des Jahrhunderts könnte die Schneefallgrenze um 400 bis 800 m ansteigen (Schmucki et al. 2015). Während der letzten Jahrzehnte konnte bereits ein Anstieg der Schneefallgrenze im Nordalpenraum von mehr als 200 m beobachtet werden (Seiler 2003/2004).

Dass sich der Klimawandel bereits auf unsere Gebirgswälder auswirkt, zeigt anschaulich die Studie von Prietzel et al. (2016). Demnach konnte seit den 1970er-Jahren eine signifikante Abnahme der Humusvorräte der Waldböden in den Bayerischen Kalkalpen nachgewiesen werden, die vermutlich mit der Temperaturerhöhung in ursächlichem Zusammenhang steht. Am stärksten fiel der Humusverlust dabei in Böden auf Kalk- oder Dolomitgestein aus. Thom & Seidl (2021) konnten zeigen, dass der Temperaturanstieg während der letzten Jahrzehnte bereits zu beschleunigten strukturellen Veränderungen der Bergwälder geführt hat. In mehreren Untersuchungen wurde darüber hinaus ein Aufsteigen von Gehölzjungwuchs im Höhengradienten beobachtet und als Indiz für eine erwärmungsbedingte Verlagerung der Baumgrenze gedeutet (z. B. Gehrig-Fasel et al. 2007, Erschbamer et al. 2011). Klimatische Effekte werden dabei allerdings häufig durch andere Faktoren wie z. B. Änderungen in der Landnutzung überlagert (Gehrig-Fasel et al. 2007, Aune et al. 2011).

Auch in den Bayerischen Alpen kann anhand eines Vergleichs von aktuellen Beobachtungen mit historischen Daten bereits ein deutliches Ansteigen der Höhengrenzen für Eberesche, Fichte, Weißtanne, Bergahorn und Buche beobachtet werden (Ewald et al. 2021, Rösler et al. 2024). Ein Ansteigen der Höhengrenzen wurde auch für eine Vielzahl anderer Gefäßpflanzen der montanen Bergwälder gezeigt (Schmidtlein et al. 2013). Mittel- bis langfristig sind daher Veränderungen in der Artenzusammensetzung des Bergwaldes und ein Anstieg der Waldgrenze bzw. Flächenverluste bei den alpinen Rasen zu erwarten.

Modellierungen der zukünftigen potenziellen Vegetation Bayerns lassen erkennen, dass bei einer Erwärmung von +2 °C (ohne Berücksichtigung einer Niederschlagsänderung) viele Vorkommen des Bergmischwaldes der nördlichen Kalkalpen im Alpenvorland erlöschen, dafür aber eine Ausweitung der Waldgesellschaft in höhere Gebirgslagen erfolgen könnte (Fischer et al. 2019). Diese Ausweitung des Bergmischwaldes in größere Höhen ginge voraussichtlich zu Lasten subalpiner Waldgesellschaften (z. B. der natürlichen Fichtenwälder), die als besonders anfällig gegenüber einer Erwärmung gelten (Müller-Kroehling et al. 2009, Ewald 2009). Natürliche Fichtenwälder verfügen allerdings über eine charakteristische und schützenswerte Flora und Fauna aus boreo-montan und alpin verbreiteten Arten, deren Vorkommen sie von Fichtenforsten in der Buchenstufe abhebt. Durch den Klimawandel wird dieser Waldlebensraum mitsamt seinen charakteristischen Arten daher voraussichtlich massiv beeinträchtigt und gefährdet. Gleiches dürfte auch für die Carbonat-Lärchen-Zirbenwälder im Bayerischen Alpenraum gelten, da die Fichte bei einer Erwärmung die Zirbe aller Voraussicht nach sukzessive aus ihrem angestammten Areal verdrängen wird. Da ein Aufsteigen der Zirbelkiefer aufgrund der Orographie aber vielfach unmöglich erscheint, ist nach Welzmüller & Ewald (2016/2017) langfristig sogar mit einem lokalen Verschwinden der Baumart zu rechnen.

Neben dem Klimawandel werden die Bergwälder aber auch durch andere Faktoren beeinflusst. Einen wichtigen Treiber für Vegetationsveränderungen in Gebirgsökosystemen stellen dabei Änderungen der Landnutzung dar (Tasser & Tappeiner 2002). So war in Bayern über Jahrhunderte hinweg die Weide im Wald weit verbreitet, wobei zahlreiche Waldweiderechte vor allem im oberbayerischen Bergwald bis heute existieren (Sailer 2007). Durch die langandauernde Beweidung der Bergwälder wurden deren Habitatvielfalt und Nährstoffarmut begünstigt, was einen Anstieg der Artenvielfalt innerhalb der Waldbodenvegetation zur Folge hatte (Ewald 2000). Umgekehrt wurden nach Aufgabe dieser traditionellen Landnutzungspraktiken vielfach ein zunehmender Dichtschluss der Waldbestände und eine Abnahme der Pflanzenartenvielfalt beobachtet (z. B. Lelli et al. 2021). Auch die seit Mitte des 19. Jahrhunderts vielerorts überhöhten Schalenwildbestände führten zu einer deutlichen Veränderung der Bergwaldbestände in den Bayerischen Alpen und trugen ganz maßgeblich zur deren Entmischung, Überalterung, Auflichtung und Vergrasung bei, wobei der Störung der Waldverjüngung durch selektiven Verbiss hierbei eine Schlüsselrolle zukommt (Prietz & Ammer 2008).

Neben der landwirtschaftlichen und jagdlichen Inanspruchnahme der Bergwälder stellt auch die forstwirtschaftliche Nutzung einen weiteren wichtigen Einflussfaktor dar. Während noch bis weit in das letzte Jahrhundert hinein die schiere Existenzsicherung teilweise zu einer intensiven forstlichen Nutzung der Bergwälder führte, hat der Nutzungsdruck auf die Wälder während der letzten Jahrzehnte in dieser Region deutlich abgenommen. Neben der Holzproduktion sind heute insbesondere die Sicherung der zahlreichen Schutz- und sozioökonomischen Funktionen sowie die Anpassung der Bergwälder an den Klimawandel wichtige Aufgaben für die Bewirtschafter (Tretter & Pratsch 2019).

Trotz laufender Bemühungen zur Emissionsminderung sind die Stickstoffeinträge in die Waldökosysteme seit Jahrzehnten zu hoch. Dies gilt auch für die Bergwälder der Nördlichen Kalkalpen, in denen lokal Stickstoffeinträge bis zu 30 Kilogramm pro Hektar und Jahr gemessen werden (Dietrich et al. 2018). Auch im Werdenfelser Raum wurden in Hochlagen-Fichten-Wäldern Nitrat- und Ammonium-Einträge von bis zu 21 Kilogramm pro Hektar und Jahr ermittelt (Kirchner et al. 2014). Dabei können die Einträge in Abhängigkeit von Topographie und Windverhältnissen räumlich stark variieren (Kirchner et al. 2014). Dennoch sind gerade die Bergwälder der Bayerischen Alpen aufgrund natürlicher und historischer Faktoren, die verbreitet zu Stickstoff-Mangel geführt haben, nach wie vor ein großflächiges Refugium für Arten, die an Stickstoff-Armut angepasst sind (Reger et al. 2014). Ob und zu welchem Ausmaß die während der letzten Dekaden vielerorts beobachtete Zunahme stickstoffanzeigender Arten (z. B. Verheyen et al. 2012, van Dobben & Vries 2017, Roth et al. 2022) zwischenzeitlich auch in den Gebirgswäldern Bayerns beobachtet werden kann, ist allerdings noch weitestgehend unbekannt.

Aufgrund der geänderten Rahmenbedingungen erscheint es sehr wahrscheinlich, dass sich die Pflanzengemeinschaften der Bergwälder während der letzten Jahrzehnte bereits sukzessive gewandelt haben und weiter wandeln werden. Insofern sind detaillierte Kenntnisse über die tatsächlichen Reaktionen der Pflanzenbestände hilfreich und erforderlich, wenn man die Auswirkungen des globalen Wandels auf die Phytodiversität und Artenzusammensetzung der Bergwälder analysieren und verstehen will. Während nämlich Prognosemodelle einerseits ermitteln, an welchen Punkten im Gelände bei Temperaturerhöhung z. B. potenziell neue Lebensräume entstehen könnten, geben sie andererseits doch keine Auskunft darüber, welche Arten mittels welcher Merkmale die größte Chance haben, diese potenziellen Lebensräume außerhalb ihres aktuellen Verbreitungsgebiets denn auch tatsächlich zu erreichen. Während häufige und ausbreitungsstarke Arten hierzu unter Umständen in der Lage sind, kann die Situation für nicht-mobile Arten deutlich ungünstiger aussehen (Zollner et al. 2019). Trotz hoher Mobilität kann eine Ausbreitung von Arten in größere Höhen aber auch begrenzt werden, wenn z. B. zunehmende Trockenheit den Keimungs- und Etablierungserfolg junger Pflanzen negativ beeinflusst (Lazarus et al. 2018). Auch können z. B. Unterschiede im Mikroklima der Wälder die Reaktionen von Arten auf eine Erwärmung modifizieren. So scheint nach Zellweger et al. (2020) ein geschlossenes Kronendach aufgrund eines insgesamt kühleren Mikroklimas klimainduzierte Veränderungen eher abzupuffern, während lichte Bestände einen Wandel der Artengemeinschaften eher begünstigen.

Der Vergleich historischer Vegetationserfassungen mit aktuellen Wiederholungsaufnahmen ist ein etabliertes Verfahren, um mittel- bis längerfristige Änderungen in der Diversität und Artenzusammensetzung von Pflanzenbeständen aufzuzeigen (Hédal et al. 2017). Durch die Standortweiser- und Indikatorfunktion der Vegetation können darüber hinaus Erkenntnisse über die Triebkräfte der Veränderungen abgeleitet werden, wobei Wiederholungserhebungen auf permanenten, fest markierten Dauerbeobachtungsflächen („permanent plots“ gemäß Kapfer et al. 2017) eine besonders hohe Aussagekraft besitzen.

Durch den Vergleich von auf permanenten Dauerflächen durchgeführten Vegetationsaufnahmen aus der zweiten Hälfte der 1980er Jahren mit aktuellen Vegetationsaufnahmen wurden im Rahmen der Projekte „Auswirkungen des Klimawandels auf Diversität und Struktur von Gebirgswäldern im Bayerischen Alpenraum - klifW007“ und „Dynamik und Anpassung der Naturwälder an den Klimawandel - DANK“ die während der letzten drei Jahrzehnte erfolgten Veränderungen der Bergwaldvegetation untersucht. Der von den Unter-

suchungen abgedeckte Gradient erstreckt sich dabei von den Bergmischwäldern der montanen Stufe über die Fichtenwälder der tiefsubalpinen Stufe bis zu den Lärchen-Zirbenwäldern der hochsubalpinen Stufe. Durch den Zeitvergleich sollten v.a. folgende Hypothesen überprüft werden: (1) In der Regenerationsschicht (Kraut-, Strauchschicht) ist der Wandel der Baumartenzusammensetzung und -diversität stärker als in der Baumschicht. (2) Bedingt durch die deutliche Temperaturzunahme während der letzten drei Jahrzehnte konnten viele Arten ihre Vorkommen räumlich ausweiten und v.a. in größere Höhen ausdehnen, woraus ein Anstieg der Diversität sowie der Temperaturzahlen resultiert (Thermophilisierung). (3) Durch schonendere Bewirtschaftungspraktiken und Stickstoffeinträge ist eine Zunahme von Arten meso- und eutropher Standorte zu beobachten. (4) Die natürliche Waldentwicklung und insgesamt verbesserte Wachstumsbedingungen führen zu einem verstärkten Dichtschluss der Bestände, woraus eine Zunahme schattentoleranter Arten resultiert. (5) Das Aufsteigen von Arten im Höhengradienten erhöht die floristische Ähnlichkeit zwischen montanen Bergmischwäldern und subalpinen Nadelwäldern (biotische Homogenisierung).

## 2. Untersuchungsgebiet

Im Werdenfelser Land südöstlich von Garmisch-Partenkirchen befinden sich die zwei räumlich benachbarten Naturwaldreservate Schrofen (840–1250 m ü. NHN) und Wettersteinwald (1390–1850 m ü. NHN; Abb. 2). Gemäß der Forstlichen Wuchsgebietsgliederung Deutschlands (Gauer & Aldinger 2005) gehören die Standorte zum Wuchsbezirk 82.07 „Karwendel und Wettersteinmassiv“ im Wuchsgebiet 82 „Bayerische Alpen“. Die im Jahr 1978 ausgewiesenen Reservate (Kurzcharakteristik vgl. Tab. 1) erstrecken sich von der montanen bis in die hochsubalpine Stufe und repräsentieren somit die wichtigsten zonalen Waldgesellschaften der Bayerischen Alpen (montane Bergmischwälder, tiefsubalpine Fichtenwälder, hochsubalpine Lärchen-Zirbenwälder).

**Tabelle 1.** Kurzcharakterisierung der Naturwaldreservate Schrofen und Wettersteinwald.

Klimadaten: © Deutscher Wetterdienst, Bayerisches Landesamt für Umwelt, Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft.

**Table 1.** Characteristics of the strict forest reserves Schrofen and Wettersteinwald.

	NWR 63 „Schrofen“	NWR 73 „Wettersteinwald“
Jahr der Ausweisung	1978	1978
Wuchsgebiet	82 Bayerische Alpen	82 Bayerische Alpen
Wuchsbezirk	82.07 Karwendel und Wettersteinmassiv	82.07 Karwendel und Wettersteinmassiv
Höhenamplitude	837–1251 m ü. NHN	1390–1850 m ü. NHN
Höhenstufe	montan bis hochmontan	tief- bis hochsubalpin
Mittlere Jahrestemperatur (1971–2000)	5,0 °C	2,8 °C
Mittlerer Jahresniederschlag (1971–2000)	1135 mm	1508 mm
Geologie	Hauptdolomit, Jungmoräne	Wettersteinkalk, Raibler Schichten bis Carditaschichten
Vorherrschende Waldgesellschaften	Carbonat-Bergmischwald	tiefsubalpiner basenreicher Silikat-Fichtenwald, Carbonat-Lärchen-Zirbenwald
Alter der Bestände (Inventur BaySF)	104–314 (219)	97–295 (209)

Entsprechend der Höhererstreckung nimmt die mittlere Jahrestemperatur im Untersuchungsgebiet von ca. 5,6 °C in den Tieflagen auf 2 °C in den höchsten Bereichen ab, die durchschnittliche Jahresniederschlagssumme steigt hingegen von ca. 1000 mm auf bis zu 1750 mm an (Klimaperiode 1971 bis 2000). Damit fallen im Wettersteingebirge deutlich geringere Niederschläge als in vergleichbaren Höhen anderer bayerischer Gebirgsstöcke, was auf eine erhöhte Kontinentalität hindeutet, da die geringeren Niederschlagsmengen mit einem höheren Strahlungsangebot einhergehen (Welzmüller & Ewald 2016/17). Das kontinental getönte, den Inneralpen ähnliche Lokalklima gilt neben dem Ausgangsgestein als eine wesentliche Voraussetzung für das Vorkommen des hochsubalpinen Carbonat-Lärchen-Zirbenwaldes (siehe unten).

Das Naturwaldreservat Schrofen liegt oberhalb des Wildflusses Partnach im mittleren Abschnitt des Reintals. Die bachbegleitenden Steilhänge sind überwiegend nord- und nordwestexponiert und stark zergliedert. So wechseln sich innerhalb des Reservats bewaldete Bereiche mit exponiertem, durch Tiefenerosion entstandenem, i. d. R. unbewaldetem Schrofengelände ab. Das geologische Ausgangssubstrat ist überwiegend Hauptdolomit, in den obersten Bereichen des Reservats findet sich kleinflächig auch wärmzeitliches Fernmoränenmaterial (Ewald et al. 2000). Vorherrschende Bodentypen sind Rendzinen unterschiedlicher Ausprägung sowie Braunerden. Der auf großen Flächen des Reservats stockende Wald ist ein typischer Bergmischwald aus Fichte, Tanne, Buche und Berg-Ahorn (*Apoerido foetidae-Fagetum* Oberdorfer 1950 ex Oberd. 1957; Rennwald 2000, Walentowski et al. 2020). Am Südwestrand kommen auf sehr flachgründigen Standorten kleinflächig auch Kiefern-dominierte Bestände vor.

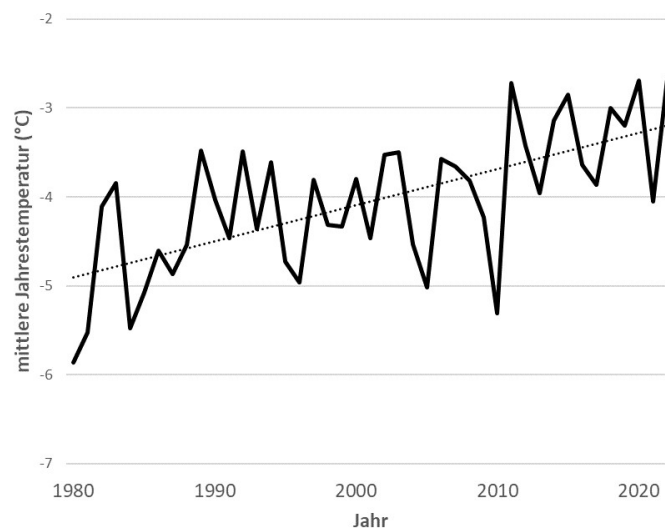
Der im Bereich des Kämikopfes gelegene Wettersteinwald ist das höchstgelegene Naturwaldreservat Bayerns. Das Naturwaldreservat gliedert sich in zwei Bereiche, die durch die felsigen Abbrüche des Kämikopfes voneinander getrennt werden. Im unteren, tiefsubalpinen bis subalpinen, überwiegend nord- bis nordwestexponierten Bereich finden sich gut wasser-versorgte, mittelgründig entkalkte, lehmige Mergeltone (Herkunft aus Raibler Schichten), die durch Einträge von Kalksteinschutt aus den darüberliegenden Felsflanken von karbonatischem Grobboden durchsetzt sind (Albrecht et al. 1988). Der gut basenversorgte Untergrund wird partiell durch Humuspakete unterschiedlicher Mächtigkeit überlagert und dadurch stellenweise „maskiert“. Aufgrund dieser kleinstandörtlichen Vielfalt wird die Bodenvegetation durch ein Nebeneinander von säureanzeigenden Fichtenwaldarten (z. B. *Calamagrostis villosa*, *Lycopodium annotinum*, *Homogyne alpina*), nitrophilen Hochstauden (z. B. *Adenostyles alliariae*, *Chaerophyllum hirsutum*, *Aconitum lycoctonum*) und Kalkzeigern (v. a. Blockbesiedler wie *Cystopteris fragilis* oder *Viola biflora*) bestimmt. Aus pflanzensoziologischer Sicht stehen die Fichtenbestände daher zwischen den Carbonat-Fichtenwäldern frischer Standorte (*Adenostylo glabrae-Piceetum caricetosum ferrugineae*) und den Silikat-Fichtenwäldern auf frischen bis hangfeuchten, tiefgründigen Böden mit ausreichender Basenversorgung (*Homogyne alpinae-Piceetum adenostyletosum alliariae*; vgl. Ewald 1999). Aufgrund des steten Vorkommens der für Silikat-Fichtenwälder charakteristischen Trennarten *Dryopteris carthusiana* und *Oreopteris limbosperma* sowie des vollständigen Fehlens von *Adenostyles glabra* werden die Bestände im Rahmen dieser Arbeit den tiefsubalpinen basenreichen Silikat-Fichtenwäldern (*Homogyno alpinae-Piceetum adenostyletosum alliariae* Zukrigl 1973; Rennwald 2000) zugeordnet.

Der obere, hochsubalpine Bereich des Naturwaldreservats wird durch den dort zutage tretenden Wettersteinkalk geprägt. Auf den flachgründigen, mäßig trockenen bis frischen Rendzinen, die oft von mächtigen Tangelhumusauflagen bedeckt sind, stockt ein lichter bis

parkartig aufgelockerter Zirben-Fichtenwald, dem vereinzelt unterständige Vogelbeeren, Moorbirken oder Lärchen beigemischt sind. Die Bestände stellen ein reliktsches Vorkommen der Waldgesellschaft des Carbonat-Lärchen-Zirbenwaldes (*Vaccinio-Pinetum cembrae* Pallmann et Haffter 1933 em. Oberdorfer 1962; Rennwald 2000) dar. Sie stehen in enger Verzahnung mit Carbonat-Latschengebüsch (*Rhododendro hirsuti-Pinetum mugo* Braun-Blanquet et al. 1939 nom. inv.; Rennwald 2000), von denen sie sich im Wesentlichen nur durch den Schlussgrad der Baumschicht unterscheiden (Albrecht et al. 1988). Auf überwiegender Fläche dürfte es sich bei den Alpenrosen-Latschengebüsch um eine sekundäre, nutzungsbedingte Ersatzgesellschaft des Carbonat-Lärchen-Zirbenwaldes handeln (Walentowski & Simon 2014). Darüber hinaus finden sich im Reservat noch Magerrasen und Weiden (Almflächen, v. a. im Bereich der Raibler Schichten), Schuttfluren sowie Felspartien mit kleinräumig wechselndem Vegetationsmosaik.

Gemäß den Inventurdaten der Bayerischen Staatsforsten (BaySF) variiert das Alter der Bestände zwischen 104 und 314 (im Mittel 219) Jahren im Naturwaldreservat Schrofen bzw. 97 und 295 (im Mittel 209) Jahren im Naturwaldreservat Wettersteinwald. Wie für Bergwälder typisch, stellen auch die Waldflächen der beiden Naturwaldreservate ein Mosaik aus verschiedenen Waldentwicklungsphasen dar, wobei der überwiegende Anteil der Bestände der späten Optimalphase bzw. Terminalphase zugeordnet werden kann.

Wie der gesamte Ostalpenraum (Hipp et al. 2015) ist auch das Untersuchungsgebiet bereits stark von den Folgen des Klimawandels betroffen. So wurde auf der dem Untersuchungsgebiet nahegelegenen Zugspitze (2962 m ü. NHN) seit Beginn der 1980er Jahre ein Anstieg der Jahresmitteltemperatur um fast zwei Grad gemessen (Abb. 1). Die Jahresniederschlagssumme blieb über den Zeitraum hingegen weitestgehend konstant, zeigte aber starke Schwankungen zwischen den Jahren.



**Abb. 1.** Entwicklung der Jahresdurchschnittstemperatur auf der Zugspitze (2962 m ü. NHN) seit 1980. Daten: Deutscher Wetterdienst.

**Fig. 1.** Mean annual temperature at the Zugspitze (2962 m a.s.l.) between the years 1980 and 2022. Data: German Weather Service.

### 3. Material und Methoden

#### 3.1 Vegetationserfassung

Bei der Erstinventarisierung der Reservate Schrofen und Wettersteinwald wurde ein festes Dauerflächenraster ( $100 \times 100$  m) eingerichtet, in welches auch die Erfassungen der Waldstrukturen und Artengruppen eingehängt wurden (Albrecht 1990). Die Mittelpunkte dieser Gitterfelder wurden mit T-Marken dauerhaft markiert, wodurch eine exakte Relokalisation der ursprünglichen Aufnahme-  
flächen/-standorte auch nach mehreren Jahrzehnten gewährleistet ist. Die Erstaufnahmen der Vegetation in den Jahren 1986 (Wettersteinwald) bzw. 1989 (Schrofen) folgten den in Albrecht (1990) beschriebenen methodischen Standards. Demnach diente für die Wahl der Aufnahme-  
fläche das in den Reservaten eingerichtete  $100 \times 100$  m-Raster als Bezugsgrundlage. So stellte in den allermeisten Fällen der im Gelände vermarkte Gitterpunkt den Mittelpunkt eines vegetationskundlichen Aufnahmekreises dar. Für die Aufnahmen in großflächig auftretenden Waldgesellschaften (hier Carbonat-Bergmischwald bzw. tiefsubalpiner Fichtenwald) wurde dabei ein Kreis mit einem Radius von 10 Metern gewählt, was einer Flächengröße von  $314 \text{ m}^2$  entspricht. Bei nur kleinflächig auftretenden Waldgesellschaften, wie im vorliegenden Fall dem Carbonat-Lärchen-Zirbenwald, wurden den Aufnahmen teilweise andere Erfassungsradien zugrunde gelegt. Eine Verlegung des Probekreismittelpunktes für die Vegetationsaufnahme erfolgte nur in wenigen Ausnahmefällen, wobei exakte Angaben zur Lage des neuen Mittelpunktes gemacht wurden. Dadurch ist eine genaue Relokalisation der ursprünglichen Aufnahme-  
fläche ebenfalls möglich. Die Erfassung der Vegetation wurde nach Vegetationsschichten getrennt durchgeführt (Baumschicht 1 und 2, Strauchschicht, Krautschicht), wobei alle auf dem Waldboden vorkommenden Arten von Gefäßpflanzen bestimmt und aufgelistet wurden. Ausgeschlossen blieben auf erkennbaren Sondersubstraten wie Totholz, Stubben, Wurzelanläufen und Steinen/Felsen wachsende Arten. Die bei den Erstaufnahmen verwendeten Artmächtigkeitsklassen können Tabelle 2 entnommen werden. Die Erstaufnahmen im Naturwaldreservat Wettersteinwald erfolgten im Jahr 1986 durch Hans-Gerd Michiels, die im Reservat Schrofen im Jahr 1989 durch Wolfgang Kortenhaus.

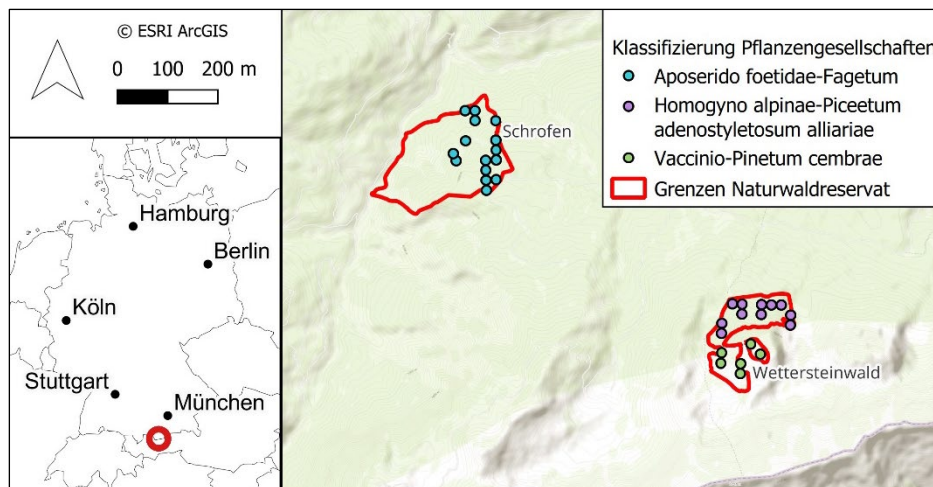
Die Wiederholungsaufnahmen wurden in den Jahren 2022 und 2023 durchgeführt, wobei die Aufnahmemethodik und die Lage, Größe und Form der Aufnahmen beibehalten wurden, um eine möglichst gute Vergleichbarkeit der Datensätze zu gewährleisten. Wie auch bei den Erstaufnahmen wurden Sondersubstrate von der Erhebung ausgenommen. Im Zweifel wurden diese auf ihre Bedeckung mit Humus geprüft, wobei mit mehr als 2 cm zersetztem Humus bedeckte Sondersubstrate zum Waldboden zählten (vgl. Ewald & Fischer 1993). Im Reservat Schrofen wurden insgesamt 15, im Reservat Wettersteinwald 17 Aufnahmen wiederholt, wobei die Höhenlage der Aufnahme-  
flächen von 926 bis  $1243 \text{ m ü. NHN}$  (Schrofen) bzw.  $1410$  bis  $1783 \text{ m ü. NHN}$  (Wettersteinwald) reichte (Abb. 2). Im Rahmen der Wiederholungsaufnahmen wurden in beiden Reservaten auf jeweils sieben Aufnahme-  
flächen ferner Oberbodenproben genommen und anschließend im Labor analysiert.

**Tabelle 2.** Zu den verschiedenen Aufnahmezeitpunkten verwendete Artmächtigkeitsklassen und ihre Übersetzung in Deckungswerte.

**Table 2.** Comparison of the cover-abundance scales used in the different surveys.

Michiels (1986)	Kortenhaus (1989)	klifW007/DANK (2022/23)	Mittlere Deckung
r	r	r	0,1
+	+	+	0,5
1	1	1	3
2m			3
2a	2a	2a	10
2b	2b	2b	20
2			15
3	3	3	38
4	4	4	63
5	5	5	88





**Abb. 2.** Lage der Naturwaldreservate Schrofен und Wettersteinwald sowie der darin befindlichen Vegetationsaufnahmeflächen.

**Fig. 2.** Location of the permanent vegetation plots in the strict forest reserves Schrofен and Wettersteinwald.

Alle Aufnahmen im Reservat Schrofен wurden im Zuge der Erstaufnahme dem Carbonat-Bergmischwald zugeordnet. Von den Aufnahmen im Wettersteinwald wurden seinerzeit elf als Grauer-Alpendost-(Bergahorn)-Fichtenwald und sechs als Karbonat-Zirbenwald bzw. Alpenrosen-Latschengebüsch (mit vereinzelt Zirben in der Baumschicht) klassifiziert (Albrecht et al. 1988).

### 3.2 Aufbereitung und Auswertung der Daten

Vor Auswertung der Daten wurde die Nomenklatur der jeweils erfassten Arten angeglichen, wobei die Taxonomische Referenzliste für Botanische Funddatenbanken in Deutschland – GermanSL (Jansen & Dengler 2008) als Grundlage diente. Die Einordnung und Benennung der Pflanzengesellschaften folgt der Standardliste von Rennwald (2000).

Im Rahmen der Auswertung wurden für jede Aufnahme bzw. das jeweilige Gesamtkollektiv insbesondere folgende Kenngrößen bestimmt/berechnet:

- Kumulative Gesamtartenzahl über alle Aufnahmen (Gamma-Diversität)
- Artenzahl je Probestfläche (Alpha-Diversität)
- Stetigkeit/mittlere Deckung der Arten
- Unterer Rand, Mittelwert und oberer Rand der Höhenverbreitung der Arten im Datensatz
- ungewichtete mittlere ökologische Zeigerwerte nach Ellenberg et al. (2001)

Mittels einer „Two-way indicator species analysis“ (TWINSpan; Gauch & Whittaker 1981) wurde der Gesamtdatensatz in floristisch homogene Untergruppen unterteilt (pseudospecies cut levels: 0, 2, 5, 10 und 20; Artdeckungen Wurzel-transformiert). Auf diese Weise konnte überprüft werden, ob sich die Zugehörigkeit einzelner Aufnahmeflächen zu den Vegetationstypen (Gesellschaftszugehörigkeit) im Vergleichszeitraum geändert hat. Die für die jeweiligen Vegetationstypen charakteristischen Arten wurden mittels einer Indicator Species Analysis (ISA; s. u.) ermittelt (vgl. hierzu auch Vegetationstabelle E1 im Anhang).

Alt- und Wiederholungsaufnahmen wurden mittels Entzerrter Korrespondenzanalyse (Detrended Correspondence Analysis, DCA) gemeinsam ordniert (vgl. Hill & Gauch 1980), wobei nur die Krautschicht in die Analyse einbezogen wurde. Die Artdeckungen wurden vorab Wurzel-transformiert, um eventuelle Verzerrungen durch unterschiedliche Deckungsgradschätzungen zwischen den verschiedenen

Bearbeitern zu berücksichtigen. Zur Interpretation der Achsen wurden die zur Verfügung stehenden Variablen (z. B. Umweltparameter, Schichtdeckungen, mittlere Zeigerwerte nach Ellenberg et al. 2001) als Joint Plot über das Ordinationsdiagramm gelegt.

Um zu analysieren, welche Arten im Vergleichszeitraum innerhalb der Krautschicht eine Reaktion (Änderung der Vorkommenshäufigkeit) gezeigt haben, wurde eine Zeigerartenanalyse (Indicator Species Analysis, ISA) durchgeführt. Dazu wurden die Deckungsgrade der einzelnen Arten zunächst in Präsenz-/Absenz-Daten umgewandelt, um Effekte durch unterschiedliche Bearbeiter noch weiter zu minimieren. Basierend auf den Präsenz-/Absenz-Daten wurde mit Hilfe der `multipatt` Funktion des `indicspecies` Pakets (Version 1.7.15) in R (Version 4.4.2) für jede gruppenspezifische Zeigerart der  $\phi$ -Koeffizient (group equalized  $\phi$ -coefficient of association  $r_{\phi}^g$ ) ermittelt (Cáceres & Legendre 2009), wobei die Aufnahmen (i) nach Untersuchungszeitpunkt und (ii) nach Untersuchungszeitpunkt und Vegetationstyp gruppiert wurden.

Um die Reaktion der Arten im Vergleichszeitraum in Beziehung zu ihren Eigenschaften/funktionellen Merkmalen setzen zu können, wurden für jede Art folgende Parameter ermittelt und im Rahmen der Analysen berücksichtigt: Zeigerwerte und Lebensform (Ellenberg et al. 2001), Pflanzenhöhe (Jäger et al. 2013), Strategietyp, Blühbeginn, Reproduktionstyp, Samengewicht (Klotz et al. 2002) sowie Waldbindung der Arten (Schmidt et al. 2011).

Als statistische Tests kamen der parameterfreie U-Test (ungepaarte Stichproben) bzw. der parameterfreie Wilcoxon-Vorzeichen-Test (gepaarte Stichproben) zur Anwendung.

Die statistischen Auswertungen wurden mit den Statistikprogrammen R (Version 4.4.2; R Core Team 2024) in der Umgebung von R-Studio, PC-ORD 6.0 (McCune & Mefford 2011) sowie STATISTICA 13 (Dell Inc., 1984–2015) durchgeführt.

## 4. Ergebnisse

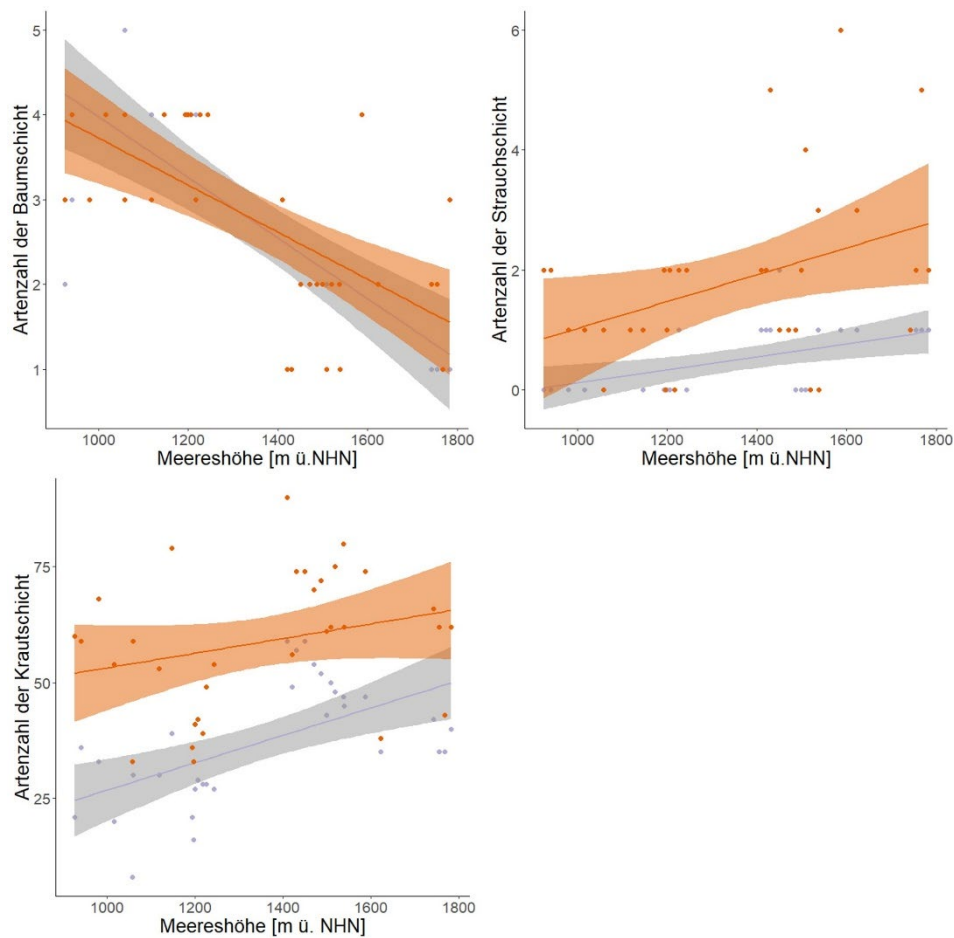
### 4.1 Baumschicht

Sowohl im Rahmen der Alt- als auch der Neuaufnahmen konnten jeweils acht Baumarten innerhalb der Baumschicht dokumentiert werden. Die zu beiden Zeitpunkten häufigsten Baumarten waren erwartungsgemäß Fichte (*Picea abies*), Tanne (*Abies alba*), Buche (*Fagus sylvatica*) und Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*). Mit deutlich geringerer Stetigkeit wurden Zirbelkiefer (*Pinus cembra*), Mehl- und Vogelbeere (*Sorbus aria*, *S. aucuparia*) sowie Moorbirke (*Betula pubescens*) erfasst. Zeitbedingte Unterschiede in den Artenpools (Gamma-Diversität) konnten nicht beobachtet werden.

Auch ein Vergleich der Alpha-Diversität (Artenzahlen je Plot) der Baumschicht ließ keine signifikante Änderung erkennen. So betrug die Anzahl der Baumarten in den historischen Aufnahmen durchschnittlich 2,7, in den Neuaufnahmen 2,8 Arten (Tab. 3). Betrachtet man den Verlauf der Diversität der Baumschicht entlang der Meereshöhe, zeigten sich ebenfalls kaum Unterschiede: So ist der Zusammenhang zwischen der Höhe und den Artenzahlen innerhalb der Baumschicht zu beiden Zeitpunkten signifikant negativ und die Konfidenzbänder beider Aufnahmekollektive überlappen sich stark (Abb. 3).

Auch bezüglich der Stetigkeit der Baumarten waren so gut wie keine Unterschiede zwischen den zwei Aufnahmezeitpunkten zu erkennen. So hat sich die Stetigkeit von Tanne, Moorbirke und Mehlbeere nicht geändert, während Buche, Fichte, Zirbelkiefer und Vogelbeere eine leichte Zunahme (zwischen drei und sechs Prozentpunkten) zeigten. Lediglich beim Bergahorn konnte ein Stetigkeitsunterschied von mehr als zehn Prozentpunkten beobachtet werden (Abnahme von 59 auf heute 47 %).

Die oberen, mittleren und unteren Höhengrenzwerte der acht Baumarten blieben weitestgehend unverändert. Ein nennenswerter Unterschied zeigte sich nur bei der Vogelbeere, bei der eine Verlagerung der obere Vorkommengrenze von 1623 m ü. NHN im historischen



**Abb. 3.** Artenzahlen innerhalb der Baumschicht (oben links), Strauchschicht (oben rechts) und Krautschicht (unten) entlang des untersuchten Höhengradienten. Die Altaufnahmen sind dabei lila, die Wiederholungsaufnahmen orange eingefärbt. Dargestellt sind ferner die linearen Regressionsgeraden sowie die 95 %-Konfidenzbänder.

**Fig. 3.** Species richness in the tree-layer (top left), shrub-layer (top-right) and herb-layer (down left) along the altitudinal gradient in 1986/89 (violet) and 2022/23 (orange).

Datensatz auf heute 1784 m ü. NHN nachgewiesen werden konnte, was darauf hindeutet, dass innerhalb der hochsubalpinen Stufe neue Individuen in die Baumschicht (Bereich über fünf Meter Höhe) einwachsen konnten.

Der einzige Parameter, der eine deutliche Veränderung zwischen den zwei Aufnahmezeitpunkten aufwies, war die im Rahmen der Aufnahmen geschätzte Deckung der Baumschicht. Diese erhöhte sich signifikant von im Mittel 54 auf 64 Prozent (Abb. 4), was auf eine gewisse Zunahme des Kronenschlusses der Bestände hindeutet, wobei die stärkste Zunahme in den subalpinen Fichtenwäldern zu beobachten war (Tab. 3).

**Tabelle 3.** Vergleich ausgewählter Vegetationsparameter (Artenzahlen, Schichtdeckungen, mittlere Zeigerwerte nach Ellenberg et al. 2001) zwischen den Alt- (1986/89) und Wiederholungsaufnahmen (2022/23). Die Angaben beziehen sich sowohl auf das gesamte Aufnahmekollektiv (ges.) als auch auf die einzelnen Vegetationseinheiten (AfF: *Aposerido foetidae-Fagetum*, HaP: *Homogyne alpinae-Piceetum adenostyletosum alliariae*, VPc: *Vaccinio-Pinetum cembrae*).

**Table 3.** Comparison of selected vegetation parameters (species numbers, layer cover, mean Ellenberg-indicator-values) between the initial (1986/89) and repeated surveys (2022/23). The data refer both to the entire set of relevés (ges.) and to the individual vegetation units (AfF: *Aposerido foetidae-Fagetum*, HaP: *Homogyne alpinae-Piceetum adenostyletosum alliariae*, VPc: *Vaccinio-Pinetum cembrae*).

Parameter	Gruppe		1986/89		2022/23		Testwerte		
		N	Mittel	SD	Mittel	SD	Z-Wert	p-Wert	Sign.
Artenzahl Baumschicht	ges.	32	2,7	1,3	2,8	1,1	-0,316	0,752	-
	AfF	15	3,8	0,7	3,7	0,5	0,408	0,683	-
	HaP	11	1,8	0,6	1,7	0,6			-
	VPc	6	1,7	1,2	2,3	1,0	1,155	0,248	-
Artenzahl Strauchschicht	ges.	32	0,5	0,6	1,8	1,5	4,170	0,000	***
	AfF	15	0,2	0,4	1,2	0,8	2,846	0,004	**
	HaP	11	0,6	0,7	1,9	1,6	1,768	0,077	(*)
	VPc	6	1,0	0,0	3,2	1,9	1,789	0,074	(*)
Artenzahl Krautschicht	ges.	32	37,2	13,1	58,8	15,0	5,480	0,000	***
	AfF	15	26,2	7,9	50,6	13,4	3,615	0,000	***
	HaP	11	51,2	5,5	70,5	9,8	3,015	0,003	**
	VPc	6	39,0	4,9	57,5	14,0	2,041	0,041	*
Artenzahl Baumarten	ges.	32	2,7	1,2	5,3	1,4	5,388	0,000	***
Kraut-/Strauchschicht	AfF	15	3,3	1,1	6,3	1,0	3,615	0,000	***
	HaP	11	2,6	1,0	5,0	0,6	3,015	0,003	**
	VPc	6	1,3	0,5	3,3	0,8	1,789	0,074	(*)
Deckung Baumschicht	ges.	32	53,6	22,1	63,7	19,6	2,457	0,014	*
	AfF	15	67,3	16,3	71,5	11,0	1,033	0,302	-
	HaP	11	45,1	19,0	67,3	17,2	2,475	0,013	*
	VPc	6	35,0	20,7	37,5	20,3	0,000	1,000	-
Deckung Strauchschicht	ges.	32	11,4	21,2	14,3	18,3	2,245	0,025	*
	AfF	15	3,0	6,5	11,5	10,8	2,412	0,016	*
	HaP	11	4,5	9,3	3,7	5,7	1,333	0,182	-
	VPc	6	45,0	28,8	40,8	23,8	0,500	0,617	-
Deckung Krautschicht	ges.	32	75,9	18,9	65,9	17,3	2,309	0,021	*
	AfF	15	70,7	21,3	67,0	20,6	0,802	0,423	-
	HaP	11	74,5	15,7	61,4	12,7	1,768	0,077	(*)
	VPc	6	91,7	7,5	71,7	16,3	0,894	0,371	-
L-Zahl	ges.	32	5,0	0,7	5,0	0,6	0,884	0,377	-
	AfF	15	4,5	0,5	4,6	0,5	0,516	0,606	-
	HaP	11	5,2	0,2	5,0	0,4	1,206	0,228	-
	VPc	6	6,0	0,3	5,9	0,2	1,225	0,221	-
T-Zahl	ges.	32	3,7	0,4	3,7	0,4	1,437	0,151	-
	AfF	15	4,1	0,2	4,0	0,2	0,000	1,000	-

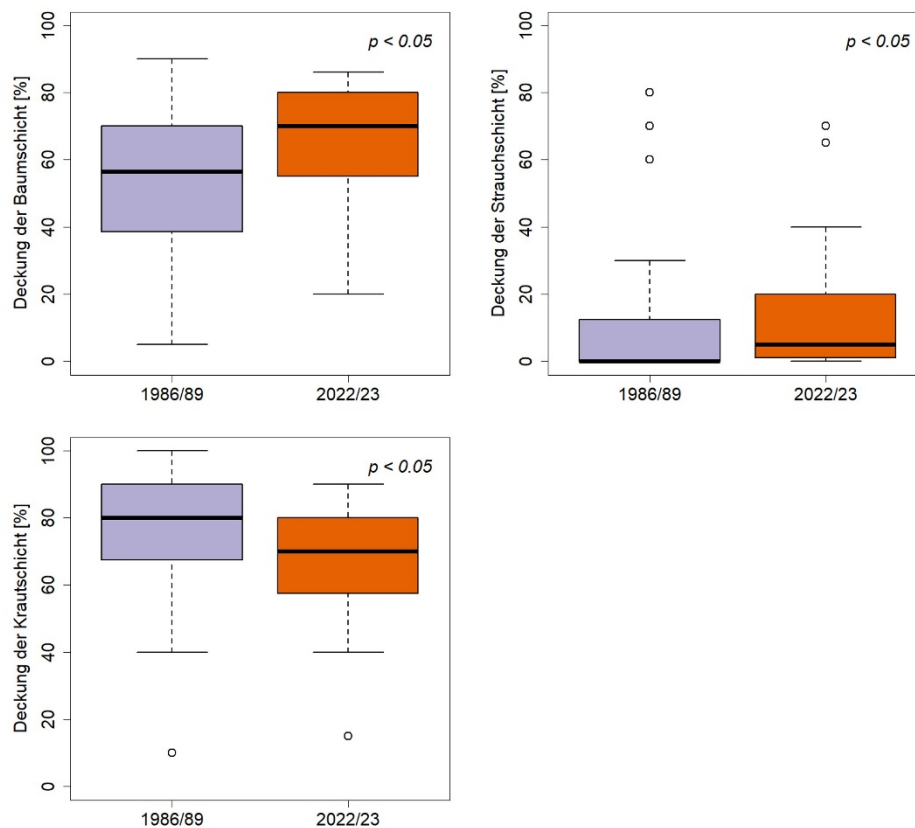
Parameter	Gruppe		1986/89		2022/23		Testwerte		
		N	Mittel	SD	Mittel	SD	Z-Wert	p-Wert	Sign.
K-Zahl	HaP	11	3,5	0,1	3,6	0,2	2,412	0,016	*
	VPc	6	3,1	0,2	3,1	0,1	0,000	1,000	-
	ges.	32	3,7	0,2	3,6	0,1	2,652	0,008	**
	AfF	15	3,8	0,1	3,7	0,1	3,098	0,002	**
F-Zahl	HaP	11	3,6	0,2	3,5	0,1	0,603	0,546	-
	VPc	6	3,6	0,1	3,6	0,1	-0,408	0,683	-
	ges.	32	5,4	0,3	5,4	0,2	0,884	0,377	-
	AfF	15	5,1	0,2	5,2	0,1	1,549	0,121	-
R-Zahl	HaP	11	5,7	0,1	5,6	0,1	2,412	0,016	*
	VPc	6	5,5	0,1	5,4	0,1	1,225	0,221	-
	ges.	32	5,7	0,6	5,8	0,3	0,183	0,855	-
	AfF	15	5,8	0,8	6,1	0,2	0,516	0,606	-
N-Zahl	HaP	11	5,7	0,1	5,6	0,2	0,316	0,752	-
	VPc	6	5,4	0,2	5,6	0,3	0,000	1,000	-
	ges.	32	4,3	0,5	4,5	0,4	2,298	0,022	*
	AfF	15	4,3	0,4	4,6	0,4	2,066	0,039	*
	HaP	11	4,6	0,4	4,6	0,3	0,000	1,000	-
	VPc	6	3,8	0,3	3,9	0,3	1,225	0,221	-

#### 4.2 Strauchschicht

Insgesamt deutlicher fielen die Unterschiede innerhalb der Strauchschicht aus. Während in den Altaufnahmen gerade einmal drei Gehölzarten (*Abies alba*, *Picea abies*, *Pinus mugo*) innerhalb der Strauchschicht erfasst wurden, waren es bei den Neuaufnahmen 13 Arten. Arten, die 2022/23 erstmalig in der Strauchschicht dokumentiert wurden und eine Stetigkeit von mehr als zehn Prozent aufwiesen, waren *Acer pseudoplatanus* (Stetigkeit 12,5 %) sowie *Fagus sylvatica* und *Sorbus aucuparia* (Stetigkeit jeweils 21,9 %). Damit einher ging eine signifikante Zunahme der Alpha-Diversität innerhalb der Strauchschicht im Vergleichszeitraum von durchschnittlich gerade einmal 0,5 auf heute knapp zwei Arten (Tab. 3). Dabei lag das aktuelle Niveau der Artenzahlen in allen Höhenstufen zumeist deutlich über dem Niveau von vor rund 35 Jahren, wobei die Zunahme der Alpha-Diversität in den Hochlagen tendenziell noch etwas stärker ausgeprägt war als in den tieferen Lagen (Abb. 3). Auch die im Rahmen der Aufnahmen geschätzte Gesamt-Deckung der Strauchschicht stieg von durchschnittlich 11,4 auf 14,3 Prozent signifikant an (Abb. 4), wobei eine Deckungszunahme insbesondere im Bergmischwald zu beobachten war (Tab. 3).

#### 4.3 Krautschicht

Hinsichtlich der Gesamt-Diversität (Gamma-Diversität) war eine deutliche Zunahme zu verzeichnen. So betrug der Gesamtartenpool in den Aufnahmejahren 1986/89 155 Arten, in den Jahren 2022/23 hingegen 218 Arten. Zehn Arten konnten in den aktuellen Aufnahmen nicht wieder dokumentiert werden, während 73 Arten neu hinzukamen. 145 Arten wurden zu beiden Aufnahmezeitpunkten gleichermaßen erfasst.

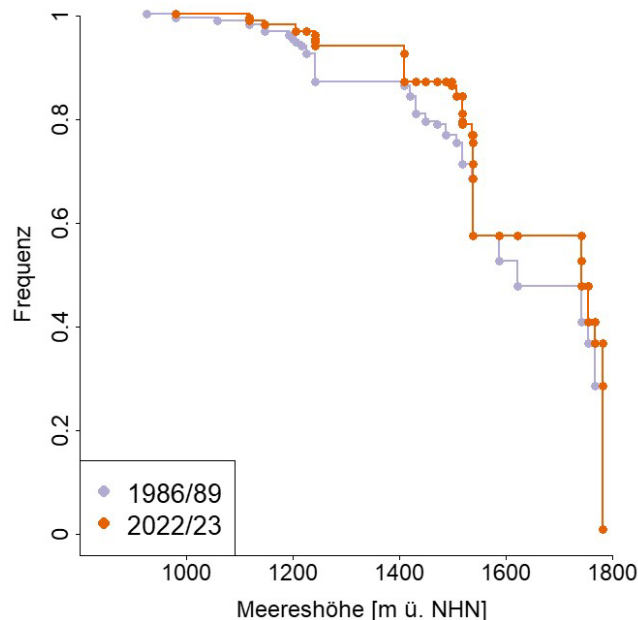


**Abb. 4.** Vergleich der im Rahmen der Aufnahmen geschätzten Gesamt-Deckung der Baumschicht (oben links), der Strauchschicht (oben rechts) sowie der Krautschicht (unten links) zwischen den Altaufnahmen (lila) und den Neuaufnahmen (orange).

**Fig. 4.** Cover of the tree-layer (top left), shrub-layer (top-right) and herb-layer (down left) in 1986/89 (violet) and 2022/23 (orange).

Die Darstellung der kumulativen Frequenzen der erfassten Gefäßpflanzenarten über die Höhe ließ erkennen, dass in den Jahren 1986/89 ein eher gleichmäßiger Rückgang des Artenpools mit zunehmender Höhe auftrat. 2022/23 zeigte sich dagegen eine deutlich stufigere Abnahme, wobei die jeweils stärksten Abnahmen an den oberen Grenzen der subalpinen Fichtenwälder (ca. 1550 m ü. NHN) bzw. der hochsubalpinen Lärchen-Zirbenwälder (ca. 1750 m ü. NHN) zu beobachten waren (Abb. 5). Die Frequenzkurve der Neuaufnahmen lag dabei insbesondere in diesen beiden Gesellschaften über der der Altaufnahmen, was darauf hindeutet, dass dort offensichtlich zahlreiche Arten ihre Vorkommen in größere Höhen ausgeweitet haben.

Betrachtet man die Alpha-Diversität innerhalb der Krautschicht, ist ein deutlicher Anstieg zu erkennen (Tab. 3). Während die Artenzahl je Aufnahmefläche in den 1980er Jahren durchschnittlich 37,2 Arten betrug, konnten im Rahmen der Wiederholungsaufnahmen im Mittel 58,8 Arten je Aufnahmefläche dokumentiert werden. Eine Zunahme der Alpha-Diversität war dabei über den gesamten Höhengradienten zu erkennen, wobei die Artenzahlzuwächse in den tieferen Lagen (also im Carbonat-Bergmischwald) tendenziell etwas stärker



**Abb. 5.** Kumulative Frequenz der Gesamt-Artenzahlen innerhalb der Krautschicht entlang des untersuchten Höhengradienten in den Jahren 1986/89 (lila) und 2022/23 (orange).

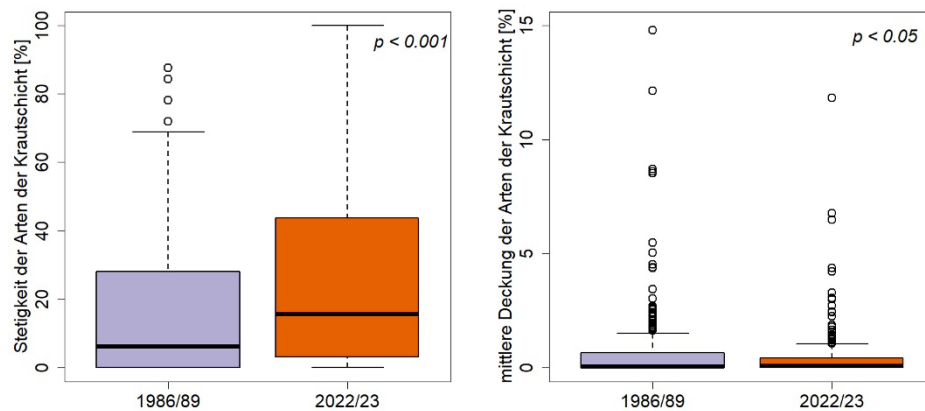
**Fig. 5.** Cumulative frequency of the total species numbers along the altitudinal gradient in 1986/89 (violet) and 2022/23 (orange).

ausgeprägt waren als in den höheren Lagen des Untersuchungsgebiets (Abb. 3 und Tab. 3). Die Zunahme der Alpha-Diversität mit der Höhe war daher im aktuellen Datensatz zwar immer noch signifikant, aber nicht mehr ganz so deutlich ausgeprägt wie im historischen Datensatz.

Trotz der beobachteten Artenzahlzunahme nahm die im Rahmen der Aufnahmen geschätzte Deckung der Krautschicht über die Zeit von durchschnittlich 76 % in den Altaufnahmen auf 66 % in den Neuaufnahmen ab (Abb. 4). Die Abnahmen waren dabei in den subalpinen Nadelwaldbeständen stärker ausgeprägt als in den Bergmischwäldern (Tab. 3).

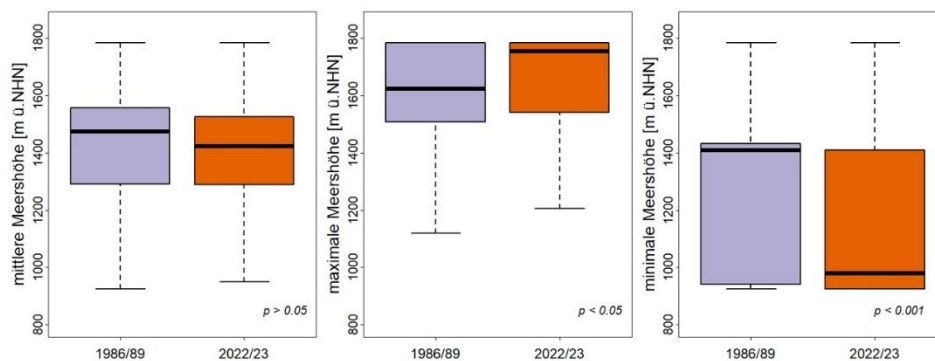
Der Vergleich der Aufnahmekollektive ließ ferner erkennen, dass innerhalb der Krautschicht deutlich mehr Arten in ihrer Stetigkeit zu- als abgenommen haben. Stetigkeitszunahmen um mehr als 20 Prozentpunkte wurden für 33 Arten, Stetigkeitsabnahmen um mehr als 20 Prozentpunkte hingegen für keine einzige Art dokumentiert. Dies erklärt auch, dass die Stetigkeitswerte der Arten innerhalb der Krautschicht zwischen 1986/89 und 2022/23 insgesamt signifikant angestiegen sind (Abb. 6). Die Deckungswerte der einzelnen Arten nahmen gegenüber den Altaufnahmen dagegen signifikant ab (Abb. 6).

Die mittlere Vorkommenshöhe der Arten im Datensatz zeigte keinen Unterschied zwischen den beiden Aufnahmezeitpunkten. Für die maximale Höhenverbreitung konnte hingegen eine signifikante Verschiebung nach oben, für die untere Grenze der Höhenverbreitung (minimale Höhe) eine signifikante Verlagerung nach unten aufgezeigt werden (Abb. 7). So kommen heutzutage offensichtlich viele Arten über eine weitere Höhenamplitude vor als noch in den 1980er Jahren.



**Abb. 6.** Boxplots der Stetigkeitswerte (links) bzw. der Deckungswerte (rechts) der Arten innerhalb der Krautschicht in den Altaufnahmen (lila) bzw. Neuaufnahmen (orange).

**Fig. 6.** Constancy (left) and average cover (right) of the herb-layer species in 1986/89 (violet) and 2022/23 (orange).



**Abb. 7.** Boxplots der mittleren Vorkommenshöhe sowie der oberen und unteren Höhengrenzwerte der Arten innerhalb der Krautschicht. Die Altaufnahmen sind lila, die Neuaufnahmen orange eingefärbt.

**Fig. 7.** Mean (left), maximum (middle) and minimum (right) altitudinal occurrence of the herb-layer species in 1986/89 (violet) and 2022/23 (orange).

Während bei den Gehölzarten innerhalb der Baumschicht überwiegend keine Änderungen hinsichtlich der Diversität und Höhenverbreitung zu beobachten waren (s.o.), war dies bei den Individuen innerhalb der Regenerationsschicht (Kraut- und Strauchschicht) anders. Dort konnte eine signifikante Zunahme der Baumartendiversität von durchschnittlich 2,7 auf 5,3 Arten aufgezeigt werden (Tab. 3). Die Zunahme war dabei in den Bergmischwäldern und subalpinen Fichtenwäldern etwas deutlicher als im Lärchen-Zirbenwald (Tab. 3). Ferner wurde v. a. bei den Baumarten Tanne, Buche, Mehlbeere und Esche eine Verlagerung der oberen Vorkommensgrenzen in größere Höhen beobachtet (vgl. auch Tab. 4). Die jeweils höchstgelegenen aktuellen Nachweise innerhalb der Regenerationsschicht lagen dabei zumeist deutlich über den höchstgelegenen Nachweisen innerhalb der Baumschicht.



**Tabelle 4.** Auf Basis der Indicator Species Analysis (ISA) ermittelte Arten mit positiver Reaktion im Vergleichszeitraum („Gewinner“). Für jede Art sind der jeweilige Indikator-Koeffizient und *p*-Wert, die Steigkeit und mittlere Deckung zu den zwei Aufnahmezeitpunkten sowie die oberen bzw. unteren Höhengrenzen je Aufnahmezeitpunkt angegeben. Die Gewinner in der unteren Hälfte der Tabelle wurden ausschließlich im Rahmen der Wiederholungserhebungen erfasst.

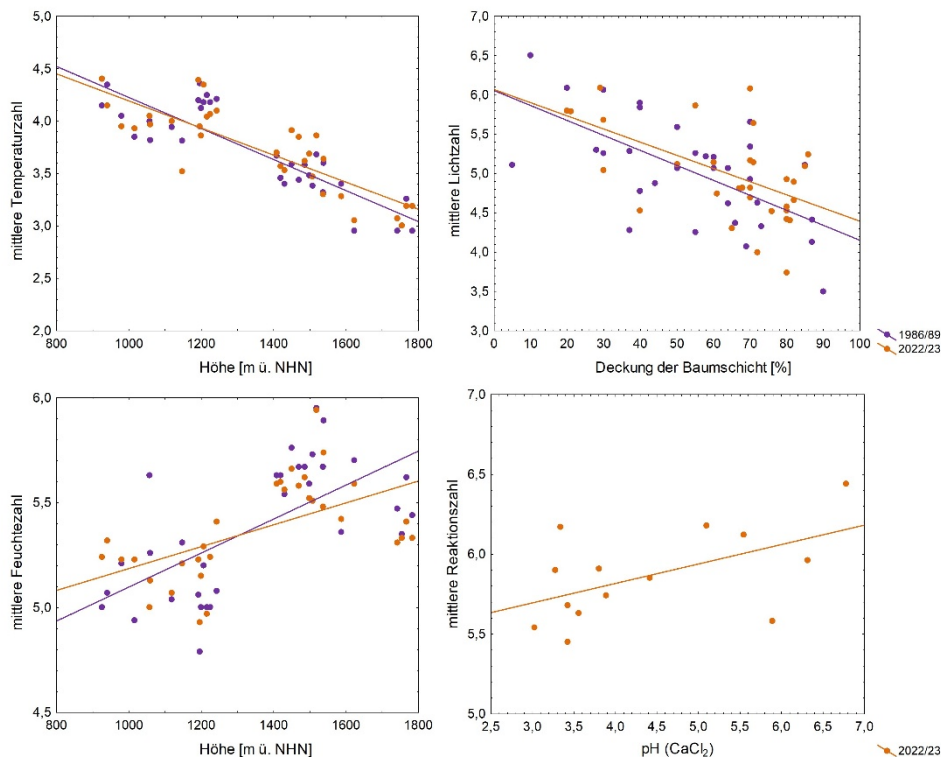
**Table 4.** Results of the indicator species analysis (ISA). Relevés were grouped by time of recording. For each “winner”-species the phi-coefficient, *p*-value, constancy, average cover as well as the upper and lower altitudinal limits in 1986/89 and 2022/23 are shown.

Art	ISA		Steigkeit (%)		mittl. Deckung (%)		obere Höhengrenze (m ü. NHN)		untere Höhengrenze (m ü. NHN)	
	$\phi$	<i>p</i> -Wert	1986/89	2022/23	1986/89	2022/23	1986/89	2022/23	1986/89	2022/23
<i>Paris quadrifolia</i>	0,513	0,001	6,3	53,1	0,02	0,27	1421	1499	1226	926
<i>Galium rotundifolium</i>	0,501	0,001	21,9	71,9	2,69	0,89	1243	1539	1193	941
<i>Abies alba</i>	0,475	0,001	34,4	81,3	0,80	0,41	1471	1783	941	926
<i>Carex digitata</i>	0,469	0,002	28,1	75,0	0,38	0,38	1743	1783	1200	926
<i>Rosa pendulina</i>	0,433	0,003	12,5	53,1	0,06	0,34	1623	1783	1471	926
<i>Listera ovata</i>	0,427	0,001	3,1	37,5	0,00	0,18	1193	1623	1193	926
<i>Huperzia selago</i>	0,416	0,004	40,6	81,3	0,67	0,56	1783	1783	1200	926
<i>Knautia dipsacifolia</i>	0,416	0,003	18,8	59,4	0,17	0,44	1768	1768	1147	926
<i>Fagus sylvatica</i>	0,406	0,001	28,1	68,8	1,28	1,78	1226	1539	926	926
<i>Picea abies</i>	0,395	0,009	46,9	84,4	1,22	1,42	1755	1768	926	926
<i>Ranunculus montanus</i>	0,395	0,005	46,9	84,4	1,25	0,42	1783	1783	1119	1016
<i>Valeriana montana</i>	0,366	0,005	15,6	50,0	0,39	0,33	1768	1768	1587	926
<i>Sorbus aria</i>	0,361	0,005	9,4	40,6	0,05	0,20	1119	1226	941	926
<i>Rubus saxatilis</i>	0,350	0,008	6,3	34,4	0,11	0,25	1768	1768	1587	926
<i>Clematis alpina</i>	0,329	0,019	18,8	50,0	0,17	0,41	1743	1768	1421	941
<i>Lanium galeobdolon</i> agg.	0,320	0,012	6,3	31,3	0,11	0,23	1508	1539	1450	1193
<i>Fragaria vesca</i>	0,300	0,037	53,1	81,3	1,13	0,64	1539	1755	926	926
<i>Athyrium filix-femina</i>	0,285	0,047	28,1	56,3	0,45	0,44	1537	1539	1410	926
<i>Moehringia muscosa</i>	0,456	0,003		34,4		0,17		1768		1410
<i>Dactylorhiza maculata</i> agg.	0,378	0,003		25,0		0,13		1537		941
<i>Dryopteris dilatata</i>	0,322	0,029		18,8		0,09		1755		926
<i>Fraxinus excelsior</i>	0,322	0,021		18,8		0,06		1450		926
<i>Lonicera alpigena</i>	0,322	0,027		18,8		0,09		1471		926
<i>Lonicera nigra</i>	0,322	0,028		18,8		0,08		1499		1193
<i>Phyteuma orbiculare</i>	0,322	0,023		18,8		0,09		1768		980
<i>Poa hybrida</i>	0,322	0,026		18,8		0,09		1783		1508

#### 4.4 Zeigerwerte

Der Vergleich der mittleren Zeigerwerte nach Ellenberg et al. (2001) ergab für die Kontinentalitätszahl eine signifikante, vom Ausmaß her aber sehr geringe Abnahme von im Mittel 3,7 auf 3,6 (Tab. 3). Hinsichtlich der Stickstoffzahl konnte eine signifikante Zunahme von durchschnittlich 4,3 auf 4,5 aufgezeigt werden. In beiden Fällen vollzogen sich die Änderungen v. a. in den Bergmischwäldern (Tab. 3). Für das Kollektiv der subalpinen Fichtenwälder konnte ferner eine signifikante Zunahme der Temperaturzahlen sowie eine Abnahme der Feuchtezahlen nachgewiesen werden (Tab. 3).

Erwartungsgemäß zeigen die mittleren Temperaturzahlen eine signifikante Abnahme, die mittleren Feuchtezahlen eine signifikante Zunahme mit der Höhe (Abb. 8). Dies gilt für beide Aufnahmezeiträume gleichermaßen. Allerdings hat sich in beiden Fällen der Verlauf der Regressionsgeraden im Zeitverlauf tendenziell abgeflacht, sodass die Vegetation aktuell



**Abb. 8.** Zusammenhang zwischen der Höhe und den mittleren Temperaturzahlen (oben links) bzw. Feuchtezahlen (unten links) sowie zwischen der Deckung der Baumschicht und den mittleren Lichtzahlen (oben rechts) bzw. den gemessenen pH-Werten und den mittleren Reaktionszahlen (unten rechts). Die Altaufnahmen sind dabei lila, die Wiederholungsaufnahmen orange eingefärbt. Alle Zusammenhänge sind statistisch signifikant.

**Fig. 8.** Relationship between altitude and mean Ellenberg-indicator-values for temperature (top left) and soil humidity (down left). On the right-side relationships of mean Ellenberg-indicator-values for light against tree-layer cover (top) and of mean Ellenberg-indicator-values for soil reaction against measured pH-values (down) are shown. All relationships are statistically significant.

ein etwas weniger stark ausgeprägtes Temperatur- bzw. Feuchtegefälle indiziert. Im Fall der Temperaturzeigerwerte ist dies v. a. auf eine Zunahme der Temperaturzahlen in den Hochlagen des Untersuchungsgebiets (> 1400 m ü. NHN) zurückzuführen.

Die mittlere Lichtzahl zeigt zu beiden Zeitpunkten einen signifikant negativen Zusammenhang mit der Deckung der Baumschicht. Unterschiede zwischen den beiden Aufnahmezeitpunkten sind kaum zu erkennen. Für die aktuellen Aufnahmen besteht ferner ein signifikanter Zusammenhang zwischen den mittleren Reaktionszahlen und den auf den Aufnahmeflächen gemessenen pH-Werten (Abb. 8).

#### 4.5 Arten mit Reaktion im Vergleichszeitraum

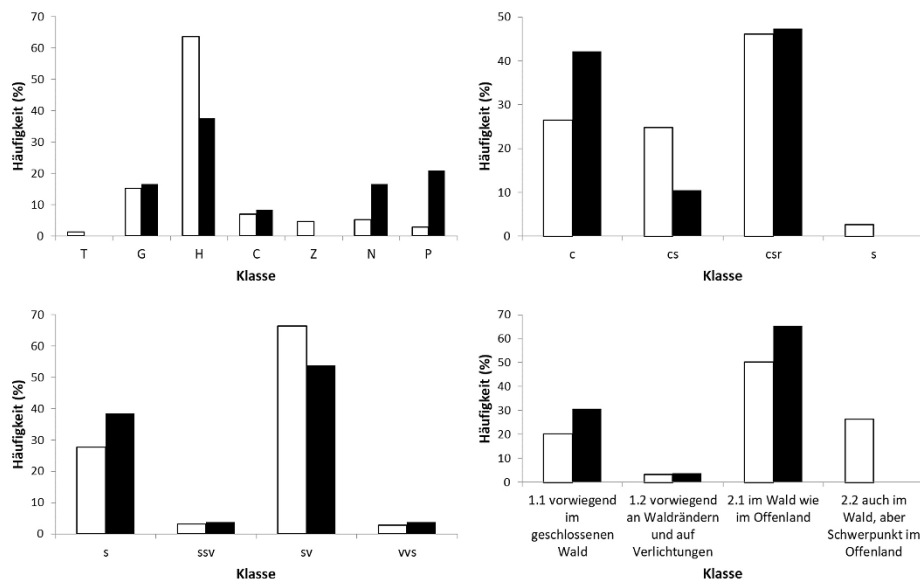
Mittels der Indicator Species Analysis (ISA) konnten 26 Indikatorarten für den Zeitraum 2022/23 (Gewinner), hingegen keine einzige Indikatorart für den Zeitraum 1986/89 ermittelt werden (Tab. 4). Acht der Gewinner-Arten sind dabei ausschließlich im Rahmen der Wiederholungserhebungen erfasst worden. Die Gewinner-Arten, die zu beiden Zeitpunkten dokumentiert wurden, zeichnen sich durch eine Zunahme ihrer Stetigkeit, einen gleichbleibenden bzw. ansteigenden oberen Höhengrenzwert und einen gleichbleibenden bzw. abnehmenden unteren Höhengrenzwert aus. Auch für die mittlere Deckung der Arten war in der Mehrheit der Fälle ein leichter Anstieg zu verzeichnen, wobei es auch Arten gab, deren Deckung über die Zeit abgenommen hat.

Um herauszufinden, inwieweit sich die Gewinner-Arten von den Arten ohne erkennbare Reaktion unterscheiden, wurden die zwei Kollektive hinsichtlich der Ausprägung verschiedener Eigenschaften/Merkmale miteinander verglichen. Bezüglich der Zeigerwerte nach Ellenberg et al. (2001) zeichnen sich die Gewinner durch signifikant niedrigere Licht- (4,5 vs. 5,8) sowie nachweisbar höhere Stickstoffzahlen (5,1 vs. 4,2) aus (Tab. 5). Entsprechend ist auch der Anteil an eher lichtliebenden Arten mit Verbreitungsschwerpunkt an Wald-rändern und -verlichtungen bzw. im Offenland unter den Gewinnern entsprechend gering (Abb. 9). Unterschiede zwischen den Gewinnern und den Arten ohne Reaktion im Vergleichszeitraum können auch bezüglich ausgewählter funktioneller Pflanzenmerkmale aufgezeigt werden. So sind die Gewinner durchschnittlich höherwüchsig, was sich u. a. auch in einem höheren Anteil an Nanophanerophyten (N; Kleinbäume und Sträucher) und Phanero-

**Tabelle 5.** Vergleich von Eigenschaften der Gewinner (rechts) und der Arten ohne erkennbare Reaktion im Vergleichszeitraum (links).

**Table 5.** Comparison of characteristics of the winners (right) and the species with no apparent response in the reference period (left).

	Arten ohne Reaktion			Gewinner			Testwerte	
	N	Mittelwert	SD	N	Mittelwert	SD	U-Wert	Sign.
Lichtzahl	166	5,8	1,9	24	4,5	1,5	1158,5	***
Temperaturzahl	101	3,7	1,1	15	3,9	0,9	656	-
Kontinentalitätszahl	158	3,6	1,1	24	3,7	1,5	1892,5	-
Feuchtezahl	153	5,4	1,3	21	5,7	0,9	1373	-
Reaktionszahl	143	6,2	2,1	16	6,4	1,7	1115	-
Stickstoffzahl	158	4,2	2,0	21	5,1	1,7	1167,5	*
Blühbeginn (Monat)	184	5,6	1,2	26	5,3	0,9	1904	(*)
Samengewicht (mg)	113	16,4	101,5	16	32,6	64,3	418,5	***
Pflanzenhöhe (m)	173	1,2	4,6	26	7,3	15,6	1656,5	*



**Abb. 9.** Vergleich von funktionellen Merkmalen der Gewinner (schwarz) und der Arten ohne erkennbare Reaktion im Vergleichszeitraum (weiß). Oben links: Lebensformen, wobei T Therophyt, G Geophyt, H Hemikryptophyt, C krautiger Chamaephyt, Z holziger Chamaephyt, N Nanophanerophyt, P Phanerophyt. Oben rechts: Strategietypen, wobei c Konkurrenzstrategie, cs Konkurrenz-Stress-Strategie, csr Konkurrenz-Stress-Ruderalstrategie, s Stressstrategie. Unten links: Reproduktionstypen, wobei s: Samen/Sporen, ssv: meist Samen, selten vegetativ, sv: Samen und vegetativ, vvs: meist vegetativ, selten Samen. Unten rechts: Waldbindung nach Schmidt et al. (2011).

**Fig. 9.** Comparison of functional traits of the winners (black) and the species with no apparent response in the reference period (white). Top left: Life forms, where T therophyte, G geophyte, H hemicryptophyte, C herbaceous chamaephyte, Z woody chamaephyte, N nanophanerophyte, P phanerophyte. Top right: Strategy types, where c competitive strategist, cs competitive-stress strategist, csr competitive-stress ruderal strategist, s stress strategist. Bottom left: Reproduction types, where s: seeds/spores, ssv: mostly seeds, rarely vegetative, sv: seeds and vegetative, vvs: mostly vegetative, rarely seeds. Bottom right: Forest affinity classes according to Schmidt et al. (2011).

phyten (P; Bäume) sowie an Konkurrenzstrategen (c) widerspiegelt (Tab. 5 und Abb. 9). Die relativen Anteile von Hemikryptophyten (H) bzw. Konkurrenz-Stress-Strategen (cs) sind hingegen geringer als bei den übrigen Arten. Darüber hinaus besitzen die Arten mit positiver Reaktion durchschnittlich schwerere Samen und der Anteil an Arten, die sich ausschließlich generativ (also über Samen bzw. Sporen vermehren) ist tendenziell höher.

#### 4.6 Gesellschaftszugehörigkeit der Aufnahmeflächen

Mittels TWINSpan wurden die in den Naturwaldreservaten Schrofen und Wettersteinwald durchgeführten Alt- und Wiederholungsaufnahmen in drei floristisch homogene Gruppen unterteilt (Tab. 6). Aus pflanzensoziologischer Sicht entspricht eine Gruppe (1) dem Carbonat-Bergmischwald (*Aposerido foetidae-Fagetum*), eine dem tiefsubalpinen basenreichen Silikat-Fichtenwald (2\_1, *Homogyno alpinae-Piceetum adenostyletosum alliariae*) und eine dem Carbonat-Lärchen-Zirbenwald (2\_2; *Vaccinio-Pinetum cembrae*, vgl. hierzu auch Vegetationstabelle E1 sowie Abb. 2). Für keine einzige Aufnahmefläche konnte dabei eine Änderung der Gruppenzugehörigkeit im Vergleichszeitraum aufgezeigt werden.

**Tabelle 6.** Ergebnisse der TWINSpan-Klassifikation für die Alt- und Wiederholungsaufnahmen in den Naturwaldreservaten Schrofen (63) und Wettersteinwald (73). Für jede Pflanzengesellschaft sind ferner die Indikatorarten mit einem Indikatorwert (*phi*-Koeffizient) > 0,6 angegeben.

**Table 6.** Results of the TWINSpan-classification. For each group the corresponding relevés, the name of the respective plant community as well as some characteristic species (*phi*-coefficient > 0.6) are indicated.

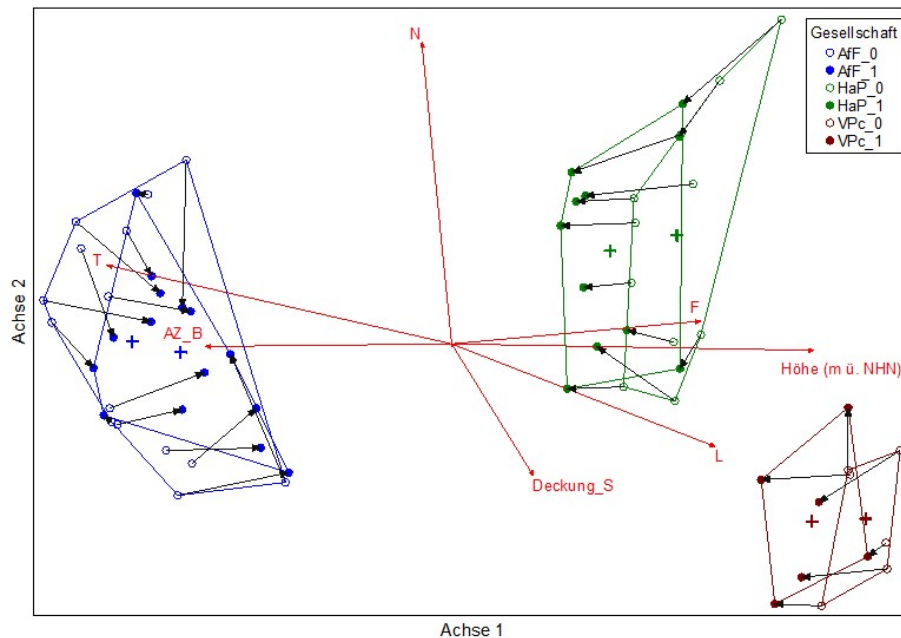
Gruppe	Aufnahmenummer		Pflanzengesellschaft	Indikatorarten (ISA)
	1986/89	2022/23		
1	63_03_12	63_03_12	<i>Aposerido foetidae-Fagetum</i>	<i>Adenostyles glabra</i>
	63_04_12	63_04_12		<i>Carex alba</i>
	63_04_13	63_04_13		<i>Hepatica nobilis</i>
	63_05_12	63_05_12		<i>Aposeris foetida</i>
	63_06_09	63_06_09		<i>Melica nutans</i>
	63_06_12	63_06_12		<i>Mercurialis perennis</i>
	63_06_13	63_06_13		<i>Brachypodium sylvaticum</i>
	63_07_09	63_07_09		<i>Carex flacca</i>
	63_07_13	63_07_13		<i>Maianthemum bifolium</i>
	63_08_10	63_08_10		<i>Calamagrostis varia</i>
	63_08_13	63_08_13		
	63_10_11	63_10_11		
	63_10_13	63_10_13		
	63_11_10	63_11_10		
	63_11_11	63_11_11		
2_1	73_07_02	73_07_02	<i>Homogyno alpinae-Piceetum adenostyletosum alliariae</i>	<i>Streptopus amplexifolius</i>
	73_08_02	73_08_02		<i>Crepis paludosa</i>
	73_08_09	73_08_09		<i>Senecio ovatus</i>
	73_09_04	73_09_04		<i>Ranunculus nemorosus</i>
	73_09_06	73_09_06		<i>Chaerophyllum hirsutum</i>
	73_09_09	73_09_09		<i>Luzula luzulina</i>
	73_10_03	73_10_03		<i>Primula elatior</i>
	73_10_04	73_10_04		<i>Phegopteris connectilis</i>
	73_10_06	73_10_06		<i>Saxifraga rotundifolia</i>
	73_10_07	73_10_07		
	73_10_08	73_10_08		
2_2	73_03_04	73_03_04	<i>Vaccinio-Pinetum cembrae</i>	<i>Rhododendron ferrugineum</i>
	73_04_02	73_04_02		<i>Rhododendron hirsutum</i>
	73_04_04	73_04_04		<i>Vaccinium vitis-idaea</i>
	73_05_02	73_05_02		<i>Peucedanum ostruthium</i>
	73_05_06	73_05_06		<i>Sorbus chamaemespilus</i>
	73_06_05	73_06_05		<i>Bistorta vivipara</i>

#### 4.7 Änderung der Artengemeinschaften über die Zeit

Dass es im Vergleichszeitraum zu keinem grundlegenden Wandel in der Artenzusammensetzung und damit z. B. zu einer Änderung der Gesellschaftszugehörigkeit im pflanzensoziologischen Sinne gekommen ist, geht auch aus dem DCA-Ordinationsdiagramm des Gesamtdatensatzes hervor (Abb. 10). So sind die Ordinationsräume der drei Waldgesellschaften auch im Jahr 2022/23 nach wie vor klar voneinander getrennt, also durch eigenständige Artenzusammensetzungen gekennzeichnet. Vergleicht man allerdings die durch die ersten zwei Achsen beschriebenen Ordinationsräume der aktuellen Aufnahmen mit denen der historischen Aufnahmen bzw. den Verlauf der Vektoren, welche die jeweils korrespondierenden Alt- und Neuaufnahmen miteinander verbinden, erkennt man v. a. bei den subalpinen Nadelwäldern (*Homogyno alpinae-Piceetum adenostyletosum alliariae*, *Vaccinio-Pinetum cembrae*) eine gerichtete Verlagerung entlang der ersten Achse von rechts nach links. Auch bei den Aufnahmen des Bergmischwaldes (*Aposerido foetidae-Fagetum*) ist eine gewisse Verschiebung entlang der ersten Achse, allerdings von links nach rechts, zu erkennen. Die Aufnahmen der subalpinen Nadelwälder und des Bergmischwaldes haben sich im floristischen Raum aufeinander zubewegt und weisen heute also eine insgesamt höhere Ähnlichkeit auf als noch in den 1980er Jahren, was einer Abnahme der Beta-Diversität entspricht. Als quantitatives Maß hierfür kann die jeweilige Gradientenlänge (bezogen auf die erste Achse, ausgedrückt in SD-Einheiten) verwendet werden. Diese beträgt bei den Altaufnahmen 2,9, bei den Neuaufnahmen hingegen nur noch 2,6 SD-Einheiten.

### 5. Diskussion

Seit der zweiten Hälfte der 1980er Jahre kam es zu umfangreichen floristischen Änderungen innerhalb der untersuchten Bergwälder des Wettersteingebirges, wobei alle Vegetationsschichten – wenngleich in unterschiedlichem Ausmaß – betroffen waren. Die insgesamt geringsten Unterschiede zwischen den zwei Aufnahmezeitpunkten gab es innerhalb der Baumschicht. Hier war vor allem eine Zunahme der Deckung zu beobachten. Darüber hinaus konnten Kudernatsch et al. (2024) durch wiederholte Waldinventuraufnahmen im Naturwaldreservat Wettersteinwald auch einen Anstieg der Bestandesgrundflächen nachweisen. Diese Entwicklungen dürften wohl weitestgehend auf die natürliche Waldentwicklung und das Ausbleiben von größeren Störungsereignissen seit der Ausweisung der Reservate im Jahr 1978 zurückzuführen sein. Dass es – v. a. bei abnehmender Bewirtschaftungsintensität – zu einem dichteren Kronenschluss sowie einem Anstieg der Grundfläche bzw. des Volumens der Waldbestände kommt, zeigen zahlreiche Studien aus Mitteleuropa (z. B. Verheyen et al. 2012, Thom & Seidl 2021). Diese Effekte werden nicht selten noch durch Stickstoffeinträge verstärkt, die ebenfalls zu einer Zunahme des Kronenschlusses führen können (z. B. Steinauer et al. 2014). Auch längere Vegetationszeiten und die höheren Temperaturen während derselben dürften das Wachstum der Bäume und damit den Bestandesschluss in den untersuchten Gebirgslagen erhöht haben. So belegen die umfangreichen Untersuchungen von Hartl-Meier et al. (2014), dass sich die Beziehung zwischen Dickenwachstum und Witterung während der Vegetationsperiode mit dem Aufstieg in höhere Gebirgslagen umkehrt (vgl. auch Jolly et al. 2005): Die trocken-heißen „Weinjahre“ tieferer Lagen mit ihren dürrebedingten Zuwachseinbrüchen sind in den Wäldern der Kalkalpen oberhalb einer Höhengrenze von ca. 1000 m ü. NHN besonders günstige Jahre, da hohe Sommertemperaturen, typischerweise mit unterdurchschnittlichen Niederschlägen gekoppelt, die Kälte-limitierung der Hochlagenbestände lockern (Ewald 2024).



**Abb. 10.** DCA-Ordinationsdiagramm des Gesamtdatensatzes (64 Aufnahmen), bestehend aus jeweils 32 Aufnahmen aus den Jahren 1986/89 (\_0) bzw. 2022/23 (\_1), wobei AfF: *Aposerido foetidae-Fagetum*, HaP: *Homogyno alpinae-Piceetum adenostyletosum alliariae*, VPc: *Vaccinio-Pinetum cembrae*. Um die ersten zwei Achsen interpretieren zu können, wurden die zur Verfügung stehenden Variablen (z. B. Umweltvariablen, Schichtdeckungen, Zeigerwerte nach Ellenberg et al. 2001) als Jointplot über das Ordinationsdiagramm gelegt (L: Licht-, T: Temperatur-, F: Feuchte-, N: Stickstoffzahl, Deckung\_S: Deckung Strauchschicht, AZ\_B: Artenzahl innerhalb der Baumschicht). Der Anteil der Varianz (relative Euklidische Distanz), der durch die erste bzw. zweite Achse erklärt wird, beträgt 69,7 bzw. 7,5 %.

**Fig. 10.** DCA-ordination diagram of the 64 relevés. Each sampling period (0: 1986/89, 1: 2022/23) is represented by 32 relevés, where AfF: *Aposerido foetidae-Fagetum*, HaP: *Homogyno alpinae-Piceetum adenostyletosum alliariae*, VPc: *Vaccinio-Pinetum cembrae*. The relationships between selected variables and ordination scores are shown as radiating lines (L: light availability-, T: temperature-, F: soil moisture-, N: nitrogen-indicator value, Deckung\_S: cover of the shrub-layer, AZ\_B: species richness within the tree-layer). The proportion of the variance explained (relative Euclidean distance) of the first and second axis is 69.7 % and 7.5 %, respectively.

Entsprechend unserer Erwartungen (vgl. Hypothese 1) fielen die Änderungen bezüglich der Gehölze innerhalb der Regenerationsschicht (also der Kraut- und Strauchschicht) deutlicher aus als in der Baumschicht. Dort konnte für zahlreiche Arten eine Zunahme der Stetigkeit sowie ein Anstieg der Baumartendiversität nachgewiesen werden. Für die Gesamtdeckung und Diversität der Strauchschicht wurde ebenfalls ein signifikanter Anstieg beobachtet. Auch Welzmüller & Ewald (2016/17) konnten im Naturwaldreservat Wettersteinwald einen deutlichen Anstieg der Verjüngungsdichten der wichtigsten Haupt- und Pionierbaumarten zwischen 1986 und 2014 feststellen. Die offensichtliche Zunahme der Gehölze innerhalb der Verjüngungsschicht kann dabei auf verschiedene Ursachen zurückgeführt werden. So sind die Waldbestände im Wettersteingebirge stark nutzungsgeprägt und in der

Vergangenheit durch Waldweide und hohe Wildtierbestände deutlich beeinflusst worden. Entsprechend konstatierten Albrecht et al. (1988), dass trotz günstiger Lichtverhältnisse und ausreichender Ansamung die Verjüngung von Bergahorn und Tanne unterbrochen, die der Fichte nur eingeschränkt möglich ist. Als Hauptursache hierfür wurde der Verbiss durch Schalenwild und Weidevieh (letzterer v. a. im Westteil des Reservats Wettersteinwald) genannt. Eine Verringerung des Umfangs bzw. die punktuelle Einstellung der Beweidung könnte insofern in den letzten Jahrzehnten die Etablierung einer Verjüngungsschicht begünstigt haben. Gleiches gilt für eine Änderung des Wildtiermanagements, das seit Anfang der 1980er Jahre durch erhöhte Abschüsse von Gams- und Rotwild und die Errichtung eines Wintergatters gekennzeichnet ist (Welzmüller & Ewald 2016/17), wodurch die Regeneration der Waldbäume in der Region insgesamt profitiert hat. Dass die beobachtete Etablierung einer Verjüngungsschicht mit einem verringerten Schalenwildeinfluss in Zusammenhang stehen dürfte, wird auch dadurch untermauert, dass sich unter den Gewinnern mehrere Gehölzarten befinden, die als besonders verbissempfindlich gelten (z. B. *Abies alba*, *Sorbus aria*, *Fraxinus excelsior*, *Lonicera nigra*, *L. alpigena*). Zumindest punktuell dürfte auch ein erhöhtes Tothholzangebot die Verjüngung der Baumarten (v. a. von Fichte und Tanne) gefördert haben, da in Gebirgswäldern liegendes Tothholz eine zentrale Struktur zur erfolgreichen Verjüngung darstellt. So zeigten wiederholte Inventuraufnahmen im Naturwaldreservat Wettersteinwald im Mittel zwar keine Änderungen der Tothholzmengen seit Ende der 1980er Jahre, wohingegen für einzelne Probestellen sehr wohl deutliche Zunahmen um bis zu 100 m<sup>3</sup> je Hektar zu verzeichnen waren (Kudernatsch et al. 2024).

Die Zunahme der Diversität innerhalb der Gehölzverjüngung dürfte zu gewissen Anteilen aber auch auf den Wandel der klimatischen Bedingungen zurückzuführen sein. So kann die beobachtete Verlagerung der oberen Vorkommensgrenzen v. a. für Tanne, Buche, Mehlbeere und Esche als Indiz für ein klimainduziertes „Höherwandern“ interpretiert werden, wodurch die Gehölz-Diversität insbesondere in den Hochlagen des Untersuchungsgebiets begünstigt worden ist. Während Albrecht et al. (1988) für die Buche im Naturwaldreservat Wettersteinwald eine klimatische Höhengrenze von 1460 m ü. NHN nennen, liegt der höchstegelegene Nachweis der Buche im aktuellen Datensatz bei immerhin 1539 m ü. NHN. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen beispielsweise auch Ewald & Kölling (2009). Bei einem Vergleich von oberen Höhengrenzwerten aus der Datenbank BERGWALD mit Angaben aus der „Pflanzensoziologischen Exkursionsflora“ von Oberdorfer konnten seinerzeit für 13 Baumarten neue „Höhenrekorde“ identifiziert werden. Rösler et al. (2024) belegen, dass die Obergrenzen bei neun von 10 Baumarten mit ausreichender Beobachtungsdichte in den Bayerischen Alpen seit 1854 um 6 (*Alnus alnobetula*) bis 342 m (*Sorbus aucuparia*) angestiegen sind. In den Schweizer Alpen wurde durch Vitasse et al. (2012) gezeigt, dass der Gehölzjungwuchs der zehn wichtigsten Baumarten die oberen Höhengrenzen der adulten Bäume um durchschnittlich 73 Höhenmeter übertrifft, woraus sie ein hohes Potential für ein klimawandelbedingtes Höherwandern der Baumarten ableiten (vgl. auch Ewald 2012).

Innerhalb der Krautschicht konnte eine deutliche Zunahme der Alpha-Diversität beobachtet werden. Der Anstieg ist dabei einerseits auf das Hinzukommen früher nicht beobachteter Arten (Erweiterung des Artenpools) als auch auf eine Häufigkeitszunahme bereits Ende der 1980er Jahre nachgewiesener Arten zurückzuführen. Häufigkeitsabnahmen oder gar „Verluste“ von Arten waren hingegen kaum zu beobachten. Offensichtlich konnten also zahlreiche Arten ihre Populationen im Vergleichszeitraum räumlich ausweiten. Die Arten konnten sich dabei nicht nur innerhalb ihres historischen Höhenspektrums ausbreiten,



sondern offenbar auch ihr Verbreitungsgebiet (v. a. in größere Höhen, aber auch in tiefere Lagen) ausweiten. Die Änderungen in der Artenzusammensetzung und der Diversitätsanstieg können also voraussichtlich sowohl durch ein „filling“ (Besiedlung der Räume ausgehend von bereits vorhandenen, aber seltenen Arten) als auch ein „moving“ (Auf-/Absteigen von Arten im Höhengradienten) erklärt werden (vgl. Grabherr et al. 1995).

Die Alpha-Diversität der untersuchten Bergwälder bestätigt die von Večeřa et al. (2019) für Nadelwälder auf Kalksubstrat modellierten Werte von  $47 \pm 4$  Arten, welche in den 1980er Jahren mit einem Mittelwert von  $37 \pm 13$  leicht unter-, im jüngeren Zeitraum mit  $58 \pm 15$  sogar deutlich überschritten werden. Die Zunahme der Alpha-Diversität dürfte dabei – zumindest zu gewissen Anteilen – mit der deutlichen Temperaturerhöhung seit den 1980er Jahren in Zusammenhang stehen (vgl. auch Hypothese 2). So wird im Allgemeinen postuliert, dass es in Lebensräumen, die durch niedrige Temperaturen aber gleichzeitig auch ausreichende Niederschlagsmengen gekennzeichnet sind, im Zuge des Klimawandels zu einem Anstieg der lokalen Diversität kommt (Vellend et al. 2017). Während ein klimainduzierter Anstieg der Diversität in den Bereichen oberhalb der Waldgrenze ein zwischenzeitlich gut dokumentiertes Phänomen ist (Steinbauer et al. 2018), sind vergleichbare Nachweise für kältegeprägte Waldökosysteme wie z. B. Gebirgswälder bislang eher selten zu finden. So konnten beispielsweise Savage & Vellend (2015) in montanen Bergwäldern in Kanada im Rahmen von Wiederholungsaufnahmen einen markanten Anstieg der Artenzahlen je Aufnahmefläche um durchschnittlich 25 % feststellen, und führten dies auf die Erwärmung im Untersuchungszeitraum zurück. Der Anstieg der Alpha-Diversität ging dabei – wie in unserem Projekt auch – mit einer Verlagerung zahlreicher Artvorkommen in größere Höhen einher. Ebenfalls eine Zunahme der Alpha-Diversität über die Zeit fanden Salomon et al. (2007) in Carbonat-Bergmischwäldern im Nationalpark Berchtesgaden; auch hier wurde der Klimawandel als ein wesentlicher Treiber des Diversitätsanstiegs vermutet.

Kurz- bis mittelfristig erscheint es plausibel, dass zahlreiche Pflanzenarten in kältegeprägten Ökosystemen hinsichtlich ihres Wachstums und ihrer Reproduktion positiv auf eine Erwärmung (und die damit verbundene längere Vegetationsperiode) reagieren (Kudernatsch et al. 2008) und dadurch ihre Populationen (auch in größere Höhen) räumlich ausweiten. Insofern ist es nicht verwunderlich, dass auch in Gebirgswäldern zwischenzeitlich mehrere Studien innerhalb der Krautschicht ein „Höherwandern“ von Arten aufzeigen konnten (z. B. Lenoir et al. 2008, Schmidtlein et al. 2013, Küchler et al. 2015, Savage & Vellend 2015). Nachweise, dass es dadurch zu einer konkurrenzbedingten Verdrängung von Arten kommt, sind in der Literatur bisher allerdings kaum zu finden (Alexander et al. 2018). So konnte auch in unserer Untersuchung für so gut wie keine Art ein deutlicher Rückgang der Stetigkeit aufgezeigt werden.

Dass es bisher kaum negative Effekte gibt, könnte mit der Langlebigkeit vieler Waldbodenpflanzen in Zusammenhang stehen, wodurch Artenrückgänge – trotz einer umfassenden Etablierung neuer Arten – unter Umständen nur sehr langsam vonstattengehen (sog. „extinction lag“; Vellend et al. 2006, Alexander et al. 2018). Artenrückgänge könnten zusätzlich durch die kleinstandörtliche und mikroklimatische Vielfalt der Gebirgswälder begrenzt worden sein, die kälteadaptierten Arten – trotz eines wärmeren Klimas – nach wie vor ausreichend Überlebensmöglichkeiten bietet („climate pockets“ nach Uhler et al. 2021). Langfristig dürfte sich die Entwicklung aber ggf. umkehren, insbesondere wenn die Buche innerhalb der subalpinen Nadelwaldstufe sukzessive an Bedeutung gewinnt (wobei dieser Prozess mehrere Jahrzehnte beanspruchen dürfte, wenn man die aktuelle Situation der Buche im Wettersteinwald bewertet). So führen steigende Buchenanteile zu einer Reduktion der

Lichtverfügbarkeit am Waldboden, einer verstärkten Akkumulation vergleichsweise schwer zersetzbarer Laubstreu sowie einer verstärkten Konkurrenz um Wasser und Nährstoffe (Hrivnák et al. 2014), was die Herausbildung einer artenreichen Krautschicht begrenzt. Dies bestätigen beispielsweise auch die Ergebnisse von Blaschke et al. (2021), die in Bergwäldern des Bayerischen Waldes einen negativen Einfluss des Buchenanteils in der Baumschicht auf den Artenreichtum innerhalb der Krautschicht aufzeigen konnten. Braziunas et al. (2024) konnten anhand von Simulationsmodellen zeigen, dass die subalpinen Nadelwälder im Nationalpark Berchtesgaden bis zum Jahr 2100 durch die durchschnittlich höchsten Diversitätsrückgänge sowie den höchsten Arten-Turnover gekennzeichnet sein werden, wobei die klimatischen Veränderungen den wichtigsten Treiber darstellen.

Dass die Änderungen der klimatischen Bedingungen im Untersuchungszeitraum einen voraussichtlich wichtigen Wirkfaktor darstellen, geht auch aus den Zeigerwertanalysen hervor. Dort konnte eine vom Umfang her geringe, aber signifikante Abnahme der Kontinentalitätszahlen beobachtet werden. Tatsächlich 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). Dadurch könnte der durch die Vegetation indizierte Rückgang der Kontinentalität erklärt werden. Der Rückgang der Kontinentalitätszahlen könnte aber auch mit den beobachteten Änderungen der Waldstrukturen in Zusammenhang stehen. Durch die Zunahme des Kronenschlusses und die Etablierung einer Strauchschicht werden Ein- und Ausstrahlungseffekte voraussichtlich verringert, woraus ein insgesamt ausgeglicheneres Bestandesklima resultiert (Kudernatsch et al. 2019).

Deutliche Änderungen der Temperaturzeigerwerte waren – entgegen unserer Erwartung – hingegen nicht zu beobachten. Nichtsdestotrotz war in den subalpinen Fichtenwäldern eine geringe, aber signifikante Zunahme der Temperaturzahlen zu erkennen und die Gewinner wiesen mit durchschnittlich 3,9 höhere T-Werte auf als die übrigen Arten mit im Mittel 3,7.

Da Zunahmen in der räumlichen Verbreitung der Arten aber nicht nur in den höheren Lagen (also nahe der Kältengrenze vieler Arten), sondern auch in den tieferen Lagen des Untersuchungsgebiets zu beobachten waren, liegt die Vermutung nahe, dass neben der Temperaturerhöhung auch noch andere Faktoren die Vegetationsentwicklung im Vergleichszeitraum beeinflusst haben. So fanden beispielsweise auch Küchler et al. (2015) Verlagerungen des Vorkommens von Arten in tiefere Lagen, und führten dies auf andere Faktoren als den Klimawandel zurück. Ein Wirkfaktor könnte beispielsweise eine verbesserte Nährstoffversorgung der Pflanzen (insb. mit Stickstoff) sein, wodurch Arten mit höheren Nährstoffansprüchen profitieren. Dass es im Vergleichszeitraum zu einer gewissen Begünstigung von hinsichtlich der Nährstoffversorgung anspruchsvolleren, mesotrophen Arten gekommen ist, zeigen sowohl die Zeigerwertberechnungen (Anstieg der N-Zahl von durchschnittlich 4,3 auf 4,5) als auch die Vergleiche der „Gewinner-Arten“ mit den Arten ohne erkennbare Reaktion. Hier wiesen die Arten mit positiver Reaktion signifikant höhere Stickstoff-Zahlen auf als die übrigen Arten. Auch die Tatsache, dass die Gewinner durchschnittlich höherwüchsig und durch einen höheren Anteil an Konkurrenzstrategen gekennzeichnet sind, deutet auf eine Zunahme von wuchskräftigeren Arten mit höheren Nährstoffansprüchen hin.

Die mittleren Nährstoffzahlen in der untersuchten Vegetation indizieren oligotrophe Standortverhältnisse (Ewald & Ziche 2017), haben sich jedoch auf die Grenze zum mesotrophen Bereich (mN 4,8) zubewegt. Das geringe Makronährstoffangebot in den Kalkalpen spiegelt sich in geringen Nadelspiegelwerten der Elemente P, K und N von Fichten wider und wird auf hohe pH-Werte und Ionenantagonismen zurückgeführt (Mellert & Ewald

2014). Die Häufigkeitszunahme von Arten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt auf eher besser mit Makronährstoffen versorgten Standorten haben, ist ein Phänomen, das zwischenzeitlich in zahlreichen Studien nachgewiesen werden konnte (z.B. Verheyen et al. 2012, Ewald et al. 2013, Jantsch et al. 2013, Heinrichs & Schmidt 2017). Eine Ausbreitung von Arten mit höheren Nährstoffzahlen kann dabei mehrere Ursachen haben. Einen wesentlichen Faktor stellen sicherlich anthropogene Stickstoffeinträge dar, die gerade in Bergwäldern der Bayerischen Alpen hohe Werte erreichen können (Dietrich et al. 2018). So kann die Deposition in den Hochlagen durch die dort vorherrschenden hohen Niederschlagsmengen sowie häufige Nebelbildung und Raureif stark ansteigen, wobei gerade Hochlagen-Fichtenwälder durch hohe Depositionswerte gekennzeichnet sind (Kirchner et al. 2014).

Neben anthropogenen Stickstoffeinträgen kann die Zunahme von Arten mit höheren Nährstoffzahlen aber auch auf die Einstellung der einst intensiven, teilweise nährstoffentziehenden Bewirtschaftung zurückgeführt werden (vgl. Einleitung). Die nach Ausbleiben dieser Nutzungen einsetzende Regeneration der Nährstoffkreisläufe und die damit verbundene bessere Stickstoffverfügbarkeit stellen eine weitere wahrscheinliche Ursache für die floristischen Veränderungen innerhalb der in der Vergangenheit stark nutzungsgeprägten Bergwälder dar. Die Verbesserung des Nährstoffangebots für die Pflanzen könnte zusätzlich noch durch die zunehmende Etablierung einer Strauchschicht (s.o.) beschleunigt worden sein, da sich die Gehölzarten mit positiver Reaktion (wie z.B. Bergahorn und Vogelbeere) durch eine gut zersetzbare Streu auszeichnen (Verheyen et al. 2012). Dies ist ein gutes Beispiel dafür, dass ein Standortfaktor (wie hier die Stickstoffverfügbarkeit) im Verlauf der Zeit durch verschiedene Wirkfaktoren beeinflusst und verändert werden kann (Jantsch et al. 2013), wodurch es zu einem Wandel in der Artenzusammensetzung (hier: Zunahme meso- bis eutropher Arten; vgl. Hypothese 3) kommt. Da gerade die Bergwälder der Bayerischen Alpen nach wie vor ein großflächiges Refugium für Arten darstellen, die an Stickstoffarmut angepasst sind (Ewald et al. 2013), könnte diese Entwicklung längerfristig zu einem Rückgang solcher Arten und damit einer Beeinträchtigung der Diversität der Bergwälder führen. Die Zunahme der Alpha-Diversität könnte damit auf eine Phase des „Übergangs“ zurückgeführt werden: Pflanzen meso- bis eutropher Standorte sind schon lebensfähig, haben aber die oligotrophen Arten noch nicht verdrängt.

Neben der Zunahme mesotropher Arten ist auch eine Zunahme eher schattenverträglicher Arten auffällig. So zeichnen sich die „Gewinner“ durch im Schnitt niedrigere Lichtzahlen aus. Entsprechend ist auch der Anteil an eher lichtliebenden Arten mit Verbreitungsschwerpunkt an Waldrändern und -verlichtungen bzw. im Offenland unter den Gewinnern entsprechend gering. Dies deutet darauf hin, dass sich die Belichtungssituation innerhalb der untersuchten Bergwaldbestände offensichtlich verändert haben muss. Tatsächlich konnten eine Zunahme der Deckung der Baumschicht nachgewiesen werden, womit eine Verringerung des Lichtangebots am Waldboden und damit eine Zunahme eher schattenverträglicher Arten einhergegangen sein dürfte (vgl. Hypothese 4). Darauf deutet auch der im Rahmen unserer Studie ermittelte signifikant negative Zusammenhang zwischen der Deckung der Baumschicht und den mittleren Lichtzahlen hin. Dass es – insbesondere in Waldbeständen mit abnehmender Bewirtschaftungsintensität – über die Zeit zu einem dichteren Kronenschluss und damit einer Zunahme schattenverträglicher Arten (bzw. einer Abnahme lichtbedürftiger Arten) in der Krautschicht kommt, konnten auch andere Studien innerhalb Europas zeigen (z.B. Verheyen et al. 2012, Heinrichs & Schmidt 2017). Neben der Einstellung der Bewirtschaftung dürfte das verringerte Lichtangebot am Waldboden aber auch auf das insgesamt verbesserte Wachstum der Bäume (siehe oben) zurückzuführen sein.

Auch die beobachtete Zunahme der Verjüngungsschicht (womit auch der höhere Anteil an Nanophanerophyten und Phanerophyten unter den Gewinnern einhergeht) dürfte zur Änderung des Lichthaushalts im Bereich des Waldbodens beigetragen haben. Die beobachtete Abnahme der Deckung der Krautschicht dürfte ebenfalls mit den nachgewiesenen Änderungen innerhalb der Baum- und Strauchschicht in ursächlichem Zusammenhang stehen. So konnten mehrere Studien zeigen, dass ein zunehmender Bestandesschluss einen nachweisbar negativen Effekt auf die Deckung der Waldbodenpflanzen hat (z.B. Ewald 2008, Dormann et al. 2020).

Auf den ersten Blick überraschend erscheint die Beobachtung, dass die Gewinnerarten durch vergleichsweise schwere Samen gekennzeichnet sind, wodurch eine Besiedlung neuer Lebensräume (z.B. oberhalb des aktuellen Verbreitungsgebiets) ggf. erschwert und verzögert wird (sog. „dispersal-lag“; Alexander et al. 2018). Tatsächlich scheint in Gebirgslagen aufgrund der engen klimatischen Gradienten und der damit verbundenen kurzen Ausbreitungswege der „dispersal-lag“ insgesamt aber eine eher untergeordnete Rolle zu spielen (Alexander et al. 2018). So sehen beispielsweise auch Vitasse et al. (2012) die Samenverbreitung nicht als limitierenden Faktor für eine erfolgreiche Verjüngung von Bäumen oberhalb ihrer aktuellen Höhengrenzen an. Auch kann bei einigen Arten eine primär geringe Ausbreitungsfähigkeit durch z.B. tierische Vektoren deutlich erweitert werden (z.B. Vogelverbreitung bei *Sorbus aucuparia* oder *Fagus sylvatica*). Darüber hinaus dürfte die Wahrscheinlichkeit für eine erfolgreiche Keimung und Etablierung an neuen Wuchsorten durch schwerere Samen und die damit verbundene bessere Ressourcenverfügbarkeit insgesamt erhöht werden (Alexander et al. 2018, Lazarus et al. 2018).

Floristische Änderungen über die Zeit können auch durch die natürliche Altersdynamik von Wäldern verursacht werden. So stellen Sukzessionsprozesse gerade in Bergwäldern einen wesentlichen, die Diversität der Bodenvegetation beeinflussenden Faktor dar, wobei v.a. frühe und späte Sukzessionsstadien durch eine hohe Diversität gekennzeichnet sind (Hilmers et al. 2018). Dass ein Wandel der Waldentwicklungsphasen für die beobachteten Veränderungen verantwortlich ist, ist aber weitestgehend auszuschließen, da ein Großteil der untersuchten Waldbestände – trotz vier Jahrzehnten natürlicher Waldentwicklung – nach wie vor der späten Optimalphase bzw. beginnenden Terminalphase zugeordnet werden kann. Die Struktur der Bestände ist also – wie in anderen bayerischen Naturwaldreservaten auch (Schnell 2004) – immer noch erkennbar durch die ehemalige Bewirtschaftung geprägt. Dass Zerfallsprozesse in den untersuchten Wäldern bisher kaum eine Rolle spielen, geht unter anderem aus der beobachteten Zunahme der Überschildung, einer im Mittel kaum erhöhten Totholzmenge (s. o.) sowie der insgesamt immer noch geringen Deckung der Strauchschicht hervor. Darüber hinaus ist ein Einfluss der Waldentwicklungsphasen auf die qualitative und quantitative Zusammensetzung der Bodenvegetation in unbewirtschafteten Wäldern ohnehin häufig gering (z. B. Fischer et al. 2002, Dittrich et al. 2013).

Trotz der teilweise umfangreichen floristischen Veränderungen konnte bei keiner Aufnahmefläche ein Wechsel der Gesellschaftszugehörigkeit beobachtet werden. Allerdings war insbesondere bei den subalpinen Nadelwaldflächen eine relativ gerichtete Änderung der Artenzusammensetzung im Vergleichszeitraum zu erkennen. Die Aufnahmeflächen der untersuchten Hochlagenbestände weisen dabei heute eine Artenzusammensetzung auf, die früher für eher tiefere Lagen charakteristisch war, was durch das „Hochwandern“ vieler Arten erklärt werden kann (vgl. Hypothese 5). Zu ähnlichen Befunden kamen auch schon Salomon et al. (2007), Lenoir et al. (2010) oder Savage & Vellend (2015). Als ein möglicher Treiber der Veränderungen wurde dabei jeweils die klimawandelbedingte Erwärmung

vermutet. Umgekehrt beherbergen die Bergmischwaldbestände heute aber auch vermehrt Arten, die früher ihren Verbreitungsschwerpunkt in höheren Lagen hatten. Insofern lässt sich anhand der Wiederholungserhebungen eine Zunahme der floristischen Ähnlichkeit und somit eine gewisse Homogenisierung der Vegetation der Bergwälder erkennen.

Die floristischen Unterschiede zwischen den zwei Datenkollektiven können zu geringen Anteilen aber auch auf Bearbeitereffekten beruhen. So ist es gerade in Gebirgswäldern häufig schwierig, auf Boden bzw. Gestein wachsende Arten eindeutig zu trennen, wodurch es – trotz der zu beiden Zeitpunkten bestehenden Vorgabe, auf Gestein wachsende Arten nicht zu erfassen – zu bearbeiterbedingten Unterschieden in der Dokumentation einzelner Arten gekommen sein kann. Das „Neuhinzutreten“ der auf Steinböden oder Felsblöcken wachsenden Art *Moehringia muscosa* könnte ggf. auf einen solchen Effekt zurückzuführen sein. Insofern ist es gerade im Rahmen von Dauerflächenuntersuchungen wichtig, möglichst klare und reproduzierbare Methodiken zur Differenzierung vorzugeben (vgl. z. B. Ewald & Fischer 1993, Hettwer 1999), um methodenbedingte Unterschiede in der Artansprache zu minimieren. Gerade bei Arten mit geringer Häufigkeit kann auch ein Übersehen von Arten zu bearbeiterbedingten Abweichungen bei der Erstellung von Artenlisten führen (Boch et al. 2023). Zwangsläufig auftretende Differenzen bei der Deckungsschätzung beeinflussen die Ergebnisse von Zeitreihenstudien ebenfalls, können aber (zumindest in gewissen Grenzen) eher in Kauf genommen werden, da in Langfristuntersuchungen in erster Linie das Arteninventar und weniger die Quantität einzelner Arten von Bedeutung ist (Fischer 1996). Um Bearbeitereffekte im Rahmen der Studie möglichst zu minimieren, wurden daher (v. a. kritisch zu bestimmende) Arten bzw. Unterarten zu übergeordneten Sippen zusammengefasst (vgl. hierzu auch Boch et al. 2023). Ferner wurden im Rahmen der Analysen die Deckungswerte der Arten transformiert (Wurzel- bzw. Präsenz-/Absenz-Transformation), um individuelle Unterschiede in der Deckungsschätzung herabzugewichten.

## 6. Fazit

Seit der Mitte der 1980er Jahre kam es zu teils deutlichen Änderungen in der Struktur und Artenzusammensetzung der untersuchten Bergwälder in den Bayerischen Alpen. Auffällig waren dabei insbesondere ein Anstieg des Kronenschlusses, die zunehmende Etablierung einer Strauchschicht sowie die Häufigkeitszunahme zahlreicher Arten innerhalb der Krautschicht, woraus eine deutliche Zunahme der Alpha-Diversität resultierte. Bei den Arten mit positiver Reaktion („Gewinner“) handelte es sich überwiegend um konkurrenzkräftige, höherwüchsige Arten mit höheren Nährstoff- und geringeren Lichtansprüchen. Die Häufigkeitszunahme der Arten ging in vielen Fällen einher mit einer Ausweitung ihrer Vorkommen in höhere (aber auch tiefere) Lagen, wodurch die Aufnahmen der subalpinen Nadelwälder und des Bergmischwaldes heute eine insgesamt höhere floristische Ähnlichkeit aufweisen, als noch in den 1980er Jahren, was als gewisse Homogenisierung der Artenzusammensetzung der Bodenvegetation interpretiert werden kann. Ein Wechsel der Gesellschaftszugehörigkeit konnte allerdings für keine einzige Aufnahmefläche nachgewiesen werden.

Die aufgezeigten Veränderungen sind dabei sicher nicht monokausal erklärbar, sondern stellen vielmehr das Ergebnis vielfältig miteinander verknüpfter Einzelfaktoren dar (Sanczuk et al. 2024). Als wesentliche Triebkräfte kommen unseres Erachtens insbesondere der deutliche, klimawandelbedingte Temperaturanstieg im Untersuchungszeitraum, geänderte Landnutzungspraktiken (Einstellung der forstlichen Bewirtschaftung, Intensivierung der

jagdlichen Nutzung, Reduzierung der Beweidungsintensität) sowie nach wie vor hohe Stickstoffeinträge in Frage. Großflächigere Störungen durch z. B. Windwurf und Borkenkäfer, die ebenfalls zu deutlichen Veränderungen der Artenzusammensetzung innerhalb der Bodenvegetation führen können, spielten bislang in den untersuchten Beständen eine (noch) untergeordnete Rolle. Allerdings ist zu erwarten, dass dieser Wirkfaktor durch den fortschreitenden Klimawandel merklich an Bedeutung gewinnen wird, weshalb künftig aller Voraussicht nach mit noch umfassenderen floristischen Veränderungen der Bergwälder zu rechnen ist. Das Monitoring der Waldbodenvegetation auf den fest installierten Dauerflächen der Naturwaldreservate Schrofen und Wettersteinwald stellt insofern ein wertvolles Hilfsmittel dar, um diese Prozesse auch künftig beobachten und analysieren zu können.


### Danksagung

Wir danken dem Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft, Forsten und Tourismus bzw. der Fachagentur für Nachwachsende Rohstoffe e.V. für die finanzielle Förderung der Projekte „klifW007“ bzw. „Dynamik und Anpassung an den Klimawandel (DANK)“. Ferner möchten wir den zwei Gutachtern danken, die wertvolle Hinweise zur Verbesserung des Manuskripts gaben.

### Beiträge der Autorinnen/Autoren zum Artikel

T.K., M.B. und J.E. initiierten die Studien. T.K., J.E., T.P. und H.-G.M. waren an der Datenaufnahme beteiligt. Die Datenauswertung erfolgte durch T.K., M.Z. und T.P. T.K. erstellte die erste Manuskript-Version. Alle Autorinnen und Autoren kommentierten und überarbeiteten diese erste Manuskriptversion.

### ORCID IDs

Markus Blaschke  <https://orcid.org/0000-0001-9361-8966>

Jörg Ewald  <https://orcid.org/0000-0002-2758-9324>

### Beilagen und Anhänge

**Zusätzliche unterstützende Information ist in der Online-Version dieses Artikels zu finden.**

**Additional supporting information may be found in the online version of this article.**

**Anhang E1.** Vegetationstabelle der Aufnahmen aus den Naturwaldreservaten Schrofen (63) und Wettersteinwald (73) aus den Jahren 1986/89 bzw. 2022/23, untergliedert nach Pflanzengesellschaft und Aufnahmezeitpunkt.

**Supplement E1.** Relevés carried out in the strict forest reserves Schrofen (63) and Wettersteinwald (73) in the years 1986/89 and 2022/23. Relevés are grouped by plant community and time of recording.

### Literatur

- Albrecht, L. (1990): Grundlagen, Ziele und Methoden der waldökologischen Forschung in Naturwaldreservaten. – Naturwaldreservate in Bayern. Schriftenreihe des BaySTMELF 1: 1–221.
- Albrecht, L., Geiser, R., Michiels, H.-G., Neuerburg, W. & Rauh, J. (1988): Das Naturwaldreservat „Wettersteinwald“. Ein Beispiel für die landeskulturelle und wissenschaftliche Bedeutung von Naturwaldreservaten. – Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt 53: 87–105.

- Alexander, J.M., Chalmandrier, L., Lenoir, J. ... Pellissier, L. (2018): Lags in the response of mountain plant communities to climate change. – *Global change biology* 24: 563–579.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.13976>
- Aune, S., Hofgaard, A. & Söderström, L. (2011): Contrasting climate- and land-use-driven tree encroachment patterns of subarctic tundra in northern Norway and the Kola Peninsula. – *Canadian Journal of Forest Research* 41: 437–449. <https://doi.org/10.1139/X10-086>
- Blaschke, M., Siemonsmeier, A., Wolf, F., Wolfram, A., Schneider, S., Schmidt, K. & Kudernatsch, T. (2021): Vegetation bewirtschafteter und unbewirtschafteter Wälder in einem Höhengradienten des Bayerischen Waldes. – *Hoppea, Denkschriften der Regensburgischen Botanischen Gesellschaft* 82: 151–182.
- Boch, S., Küchler, H., Küchler, M., Bedolla, A., Ecker, K.T., Graf, U.H., Moser, T., Holderegger, R. & Bergamini, A. (2023): Reduktion der Bearbeitereffekte bei der Analyse von Vegetationserhebungen. – *Natur und Landschaft* 98: 188–194. <https://doi.org/10.19217/NuL2023-04-03>
- Braziunas, K.H., Geres, L., Richter, T., Glasmann, F., Senf, C., Thom, D., Seibold, S. & Seidl, R. (2024): Projected climate and canopy change lead to thermophilization and homogenization of forest floor vegetation in a hotspot of plant species richness. – *Global change biology* 30: 1–18.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.17121>
- Cáceres, M. de & Legendre, P. (2009): Associations between species and groups of sites. Indices and statistical inference. – *Ecology* 90: 3566–3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- Dietrich, H.-P., Raspe, S., Zimmermann, L., Wauer, A., Köhler, D., Schubert, A., Stiegler, J., Blum, U., Kudernatsch, T. & Klemmt, H.-J. (2018): Umwelt und Standortbedingungen im raschen Wandel. Forstliches Monitoring der LWF zieht nüchterne Zwischenbilanz. – *LWF aktuell* 117: 6–11.
- Dittrich, S., Hauck, M., Jacob, M., Rommerskirchen, A. & Leuschner, C. (2013): Response of ground vegetation and epiphyte diversity to natural age dynamics in a Central European mountain spruce forest. – *Journal of Vegetation Science* 24: 675–687.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01490.x>
- Dormann, C.F., Bagnara, M., Boch, S., Hinderling, J., Janeiro-Otero, A., Schäfer, D., Schall, P. & Hartig, F. (2020): Plant species richness increases with light availability, but not variability, in temperate forests understorey. – *BMC Ecology* 20: Article 43. <https://doi.org/10.1186/s12898-020-00311-9>
- Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V. & Werner, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl. – *Scripta Geobotanica* 18: 1–262.
- 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.
- Ewald, J. (1999): Soziologie und Standortbildung subalpiner Fichtenwälder in den Bayerischen Alpen. – *Tuexenia* 19: 107–125.
- Ewald, J. (2000): Long-term impact of forest pasture on the understorey of mountain forests in the Tegernsee Alps (Bavaria). – *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 9: 161–171.
- Ewald, J. (2008): Plant species richness in mountain forests of the Bavarian Alps. – *Plant Biosystems* 142: 594–603. <https://doi.org/10.1080/11263500802410942>
- Ewald, J. (2009): Veränderung der Waldlebensräume Bayerns im Klimawandel. – *Laufener Spezialbeiträge* 2/09: 26–33.
- Ewald, J. (2012): Vegetation databases provide a close-up on altitudinal tree species distribution in the Bavarian Alps. – *Biodiversity & Ecology* 4: 41–48. <https://doi.org/10.7809/b-e.00058>
- Ewald, J. (2024): Die Reaktion der Bergwälder in den bayerischen Alpen auf den Klimawandel. – *BfN-Schriften* 681: 68–82.
- Ewald, J. & Fischer, A. (1993): Montane und hochmontane Waldgesellschaften am nördlichen Abfall der Benediktenwand (Bayerische Kalkalpen). – *Hoppea, Denkschriften der Regensburgischen Botanischen Gesellschaft* 54: 191–300.
- Ewald, J., Hennekens, S., Conrad, S. ... Godefroid, S. (2013): Spatial and temporal patterns of Ellenberg nutrient values in forests of Germany and adjacent regions - a survey based on phytosociological databases. – *Tuexenia* 33: 93–109.
- Ewald, J. & Kölling, C. (2009): Wo der Wald an Grenzen stößt. Höhenverbreitung der Baumarten in den Nordalpen. – *LWF aktuell* 71: 34–36.

- Ewald, J., Rösler, S., Olleck, M. & Reger, B. (2021): Steigen die Baumgrenzen in den Bayerischen Alpen? Exkurs Forschung – In: Bayerisches Staatsministerium für Umwelt und Verbraucherschutz (Ed.): Klima-Report Bayern 2021. Klimawandel, Auswirkungen, Anpassungs- und Forschungsaktivitäten: 93 pp.
- Ewald, J. & Ziche, D. (2017): Giving meaning to Ellenberg nutrient values. National Forest Soil Inventory yields frequency-based scaling. – *Applied Vegetation Science* 20: 115–123.  
<https://doi.org/10.1111/avsc.12278>
- Fischer, A. (1996): Forschung auf Dauerbeobachtungsflächen im Wald - Ziele, Methoden, Analysen, Beispiele. – *Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung* 35: 87–106.
- Fischer, A., Lindner, M., Abs, C. & Lasch, P. (2002): Vegetation dynamics in central european forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. – *Folia Geobotanica* 37: 17–32.  
<https://doi.org/10.1007/BF02803188>
- Fischer, H.S., Michler, B. & Fischer, A. (2019): High resolution predictive modelling of potential natural vegetation under recent site conditions and future climate scenarios: Case study Bavaria. – *Tuexenia* 39: 9–40. <https://doi.org/10.14471/2018.39.001>
- Gauch, H.G. & Whittaker, R.H. (1981): Hierarchical classification of community data. – *Journal of Ecology* 69: 537–557.
- Gauer, J. & Aldinger E. (2005): Waldökologische Naturräume Deutschlands – Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke – mit Karte 1:1.000.000. – Mitteilungen des Vereins für Forstliche Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung: 324 pp.
- Gehrig-Fasel, J., Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2007): Tree line shifts in the Swiss Alps: Climate change or land abandonment? – *Journal of Vegetation Science* 18: 571–582.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02571.x>
- Graherr, G., Gottfried, M. & Pauli, H. (1995): Patterns and Current Changes in Alpine Plant Diversity. – In: Chapin, F.S. & Körner, C. (Eds.): *Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences*: 167–181. Springer, Berlin.
- Hartl-Meier, C., Zang, C., Dittmar, C., Esper, J., Göttlein, A. & Rothe, A. (2014): Vulnerability of Norway spruce to climate change in mountain forests of the European Alps. – *Climate Research* 60: 119–132. <https://doi.org/10.3354/cr01226>
- Hédli, R., Bernhardt-Römermann, M., Grytnes, J., Jurasinski, G. & Ewald, J. (2017): Resurvey of historical vegetation plots. A tool for understanding long-term dynamics of plant communities. – *Applied Vegetation Science* 20: 161–163. <https://doi.org/10.1111/avsc.12307>
- Heinrichs, S. & Schmidt, W. (2017): Biotic homogenization of herb layer composition between two contrasting beech forest communities on limestone over 50 years. – *Applied Vegetation Science* 20: 271–281. <https://doi.org/10.1111/avsc.12255>
- Hettwer, C. (1999): Schatthangwälder und Felsspaltengesellschaften auf Jura-Gestein im Alfelder Bergland (Süd-Niedersachsen). – *Tuexenia* 19: 153–171.
- Hill, M.O. & Gauch, H.G. (1980): Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. – *Vegetatio* 42: 47–85. <https://doi.org/10.1007/BF00048870>
- Hilmer, T., Friess, N., Bässler, C., Heurich, M., Brandl, R., Pretzsch, H., Seidl, R. & Müller, J. (2018): Biodiversity along temperate forest succession. – *Journal of Applied Ecology* 55: 2756–2766.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.13238>
- Hipp, T., Kolbitsch, R., Winter, S. & Witting, M. (2015): Klimawandel im Alpenraum - Auswirkungen und Herausforderungen. – URL: <https://www.alpenverein.de/files/broschuere-klimawandel-im-alpenraum.pdf> [Zugriff am 16.12.2024].
- Hrivnák, R., Gömöry, D., Slezák, M., Ujházy, K., Hédli, R., Jarčuška, B. & Ujházyová, M. (2014): Species richness pattern along altitudinal gradient in Central European beech forests. – *Folia Geobotanica* 49: 425–441. <https://doi.org/10.1007/s12224-013-9174-0>
- Jäger, E.J., Müller, F., Ritz, C.M., Welk, E. & Wesche, K. (2013): Rothmaler - Exkursionsflora von Deutschland - Gefäßpflanzen: Atlasband. 12. Aufl. – Spektrum, Heidelberg: 822 pp.
- 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 sylvatica*) forests in Bavaria, Germany. – *Folia Geobotanica* 48: 467–491.  
<https://doi.org/10.1007/s12224-012-9148-7>



- Jolly, W.M., Dobbertin, M., Zimmermann, N.E. & Reichstein, M. (2005): Divergent vegetation growth responses to the 2003 heat wave in the Swiss Alps. – *Geophysical Research Letters* 32: 1–4. <https://doi.org/10.1029/2005GL023252>
- Kapfer, J., Hedl, R., Jurasinski, G., Kopecky, M., Schei, F.H. & Grytnes J.-A. (2017): Resurveying historical vegetation data – opportunities and challenges. – *Applied Vegetation Science* 20: 164–171. <https://doi.org/10.1111/avsc.12269>
- Kirchner, M., Faus-Kessler, T., Jakobi, G., Leuchner, M., Ries, L., Scheel, H. & Suppan, P. (2013): Altitudinal temperature lapse rates in an Alpine valley. Trends and the influence of season and weather patterns. – *International Journal of Climatology* 33: 539–555. <https://doi.org/10.1002/joc.3444>
- Kirchner, M., Fegg, W., Römmelt, H. ... Jakobi, G. (2014): Nitrogen deposition along differently exposed slopes in the Bavarian Alps. – *Science of the total environment* 470–471: 895–906. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.10.036>
- Klotz, S., Kühn, I. & Durka, W. (2002): BIOLFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. – *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 38: 1–333.
- Küchler, M., Küchler, H., Bedolla, A. & Wohlgemuth, T. (2015): Response of Swiss forests to management and climate change in the last 60 years. – *Annals of Forest Science* 72: 311–320. <https://doi.org/10.1007/s13595-014-0409-x>
- 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 and Applied Ecology* 9: 263–274. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.02.005>
- Kudernatsch, T., Walentowski, H. & Bernhardt-Römermann, M. (2019): Wandel auf allen Ebenen - Vegetationsveränderungen im Eichen-Hainbuchenwald „Echinger Loh“ bei München während der letzten drei Jahrzehnte. – *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* 18: 79–90.
- Kudernatsch, T., Zierer, M. & Blaschke, M. (2024): Hochlagenwälder im Wandel. – *LWF aktuell* 148: 8–11.
- Lazarus, B.E., Castanha, C., Germino, M.J., Kueppers, L.M., Moyes, A.B. & Turnbull, M. (2018): Growth strategies and threshold responses to water deficit modulate effects of warming on tree seedlings from forest to alpine. – *Journal of Ecology* 106: 571–585. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12837>
- Lelli, C., Nascimbene, J., Alberti, D., Agostini, N., Zoccola, A., Piovesan, G., Chiarucci, A. & Decocq, G. (2021): Long-term changes in Italian mountain forests detected by resurvey of historical vegetation data. – *Journal of Vegetation Science* 32: e12939. <https://doi.org/10.1111/jvs.12939>
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Dupouey, J.L., Bert, D. & Svenning, J.-C. (2010): Forest plant community changes during 1989–2007 in response to climate warming in the Jura Mountains (France and Switzerland). – *Journal of Vegetation Science* 21: 949–964. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01201.x>
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., Ruffray, P. de & Brisse, H. (2008): A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20<sup>th</sup> century. – *Science* 320 (5884): 1768–1771. <https://doi.org/10.1126/science.1156831>
- McCune, B. & Mefford, M.J. (2011): PC-Ord. Multivariate analysis of ecological data. – MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Mellert, K.H. & Ewald, J. (2014): Nutrient limitation and site-related growth potential of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) in the Bavarian Alps. – *European Journal of Forest Research* 133: 433–451. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0775-1>
- Müller-Kroehling, S., Walentowski, H., Bußler, H. & Kölling, C. (2009): Natürliche Fichtenwälder im Klimawandel - Hochgradig gefährdete Ökosysteme. – *LWF Wissen* 63: 70–85.
- Prietz, J. & Ammer, C. (2008): Montane Bergmischwälder der Bayerischen Kalkalpen: Reduktion der Schalenwildsdichte steigert nicht nur den Verjüngungserfolg, sondern auch die Bodenfruchtbarkeit. – *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 179: 104–112.
- Prietz, J., Zimmermann, L., Schubert, A. & Christophel, D. (2016): Organic matter losses in German Alps forest soils since the 1970s most likely caused by warming. – *Nature Geoscience* 9: 543–548. <https://doi.org/10.1038/ngeo2732>
- R Core Team (2024): R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing, Wien.

- Reger, B., Mellert, K.H. & Ewald, J. (2014): Indikatorarten für nährstoffarme Standorte in den Bergwäldern der Bayerischen Alpen. – *Tuexenia* 34: 39–51.
- Rennwald, E. (2000): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands. – Schriftenreihe für Vegetationskunde 35: 1–800.
- Rösler, S., Olleck, M., Mellert, K.H. & Ewald, J. (2024): Slow and diverse. Upslope expansion of tree species since 1854 in the Bavarian Alps (Germany) detected by citizen science. – *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 56: 104. <https://doi.org/10.1080/15230430.2024.2419690>
- Roth, M., Müller-Meißner, A., Michiels, H.-G. & Hauck, M. (2022): Vegetation changes in the understory of nitrogen-sensitive temperate forests over the past 70 years. – *Forest Ecology and Management* 503: Article 119754. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119754>
- Sailer, W. (2007): Waldweide nimmt wieder zu. – *LWF aktuell* 58: 26–27.
- Salomon, C., Schulerburg, M., Franz, H., Kudernatsch, T. & Abs, C. (2007): Klimawandel im Bergmischwald. Forschungs-Initiative am Zentrum Wald-Forst-Holz. – *LWF aktuell* 60: 47–48.
- Sanczuk, P., Verheyen, K., Lenoir, J. ... Frenne, P. de (2024): Unexpected westward range shifts in European forest plants link to nitrogen deposition. – *Science* 386: 193–198. <https://doi.org/10.1126/science.ado0878>
- Savage, J. & Vellend, M. (2015): Elevational shifts, biotic homogenization and time lags in vegetation change during 40 years of climate warming. – *Ecography* 38: 546–555. <https://doi.org/10.1111/ecog.01131>
- Schnell, A. (2004): die Mär vom strukturalarmen Buchenwald. – *LWF aktuell* 47: 32–34.
- Schmidt, M., Kriebitzsch, W.-U. & Ewald, J. (2011): Waldartenlisten der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands. – *BfN Skript* 299: 1–111.
- Schmidtlein, S., Faude, U., Rössler, O., Feilhauer, H., Ewald, J. & Meyn, A. (2013): Differences between recent and historical records of upper species limits in the northern European Alps. – *Erdkunde* 67(4): 345–354. <https://doi.org/10.3112/erdkunde.2013.04.04>
- Schmucki, E., Marty, C., Fierz, C. & Lehning, M. (2015): Simulations of 21<sup>st</sup> century snow response to climate change in Switzerland from a set of RCMs. – *International Journal of Climatology* 35: 3262–3273. <https://doi.org/10.1002/joc.4205>
- Seiler, W. (2003/2004): Der globale Klimawandel: Ursachen, Auswirkungen und Maßnahmen. – *Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt* (68/69): 93–105.
- Steinauer, K., Zytynska, S., Weisser, W.W. & Eisenhauer, N. (2014): Changes in plant community structure and soil biota along soil nitrate gradients in two deciduous forests. – *Pedobiologia* 57(3): 139–145. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2014.01.007>
- Steinbauer, M.J., Grytnes, J.-A., Jurasinski, G. ... Wipf, S. (2018): Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. – *Nature* 556: 231–234. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0005-6>
- Tasser, E. & Tappeiner, U. (2002): Impact of land use changes on mountain vegetation. – *Applied Vegetation Science* 5: 173–184. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2002.tb00547.x>
- Thom, D. & Seidl, R. (2021): Accelerating mountain forest dynamics in the Alps. – *Ecosystems* 25: 603–617. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00674-0>
- Tretter, S. & Pratsch, S. (2019): Der Bergwald und sein Management. Nachhaltig bewirtschaftete Bergwälder dienen vielen Interessen. – *LWF aktuell* 120: 6–10.
- Uhler, J., Redlich, S., Zhang, J. ... Müller, J. (2021): Relationship of insect biomass and richness with land use along a climate gradient. – *Nature Communications* 12(1): 5946. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26181-3>
- van Dobben, H.F. & Vries, W. de (2017): The contribution of nitrogen deposition to the eutrophication signal in understorey plant communities of European forests. – *Ecology and Evolution* 7: 214–227. <https://doi.org/10.1002/ece3.2485>
- Večeřa, M., Divišek, J., Lenoir, J. ... Chytrý, M. (2019): Alpha diversity of vascular plants in European forests. – *Journal of Biogeography*. 46: 1919–1935. <https://doi.org/10.1111/jbi.13624>
- Vellend, M., Baeten, L., Becker-Scarpitta, A., Boucher-Lalonde, V., McCune, J.L., Messier, J., Myers-Smith, I.H. & Sax, D.F. (2017): Plant Biodiversity Change Across Scales During the Anthropocene. – *Annual Reviews of Plant Biology* 68: 563–586. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042916-040949>

- Vellend, M., Verheyen, K., Jacquemyn, H., Kolb, A., van Calster, H., Peterken, G. & Hermy, M. (2006): Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. – *Ecology* 87: 542–548. <https://doi.org/10.1890/05-1182>
- Verheyen, K., Baeten, L., Frenne, P. de ... Verstraeten, G. (2012): Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. – *Journal of Ecology* 100: 352–365. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01928.x>
- Vitasse, Y., Hoch, G., Randin, C. F., Lenz, A., Kollas, C. & Körner, C. (2012): Tree recruitment of European tree species at their current upper elevational limits in the Swiss Alps. – *Journal of Biogeography* 39: 1439–1449. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02697.x>
- Walentowski, H., Fischer, A., Kölling, C., Türk, W., Rumpel, A. & Ewald, J. (2020): Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. Ein auf geobotanischer Grundlage entwickelter Leitfaden für die Praxis in Forstwirtschaft und Naturschutz. 4. Aufl. – Geobotanica Verlag, Freising: 464 pp.
- Walentowski, H. & Simon, A. (2014): Wälder der Alpenen Biogeographischen Region - aus der Naturwaldreservatsforschung abgeleitete Erkenntnisse für ein staatenübergreifendes Natura 2000-Management. – *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* (14): 57–76.
- Welz Müller, S. & Ewald, J. (2016/17): Die Naturverjüngung der Zirbelkiefer im Naturwaldreservat Wettersteinwald (Oberbayern) in Abhängigkeit von ökologischen Faktoren. – *Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt* (81/82): 241–262.
- Zellweger, F., Frenne, P. de, Lenoir, J. ... Coomes, D. (2020): Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. – *Science* 368: 772–775. <https://doi.org/10.1126/science.aba6880>
- Zollner, A., Müller-Kroehling, S. & Kudernatsch, T. (2019): Wälder und ihre Biodiversität - Wie die Vielfalt unserer Wälder langfristig erhalten werden kann. – *LWF aktuell* 122: 6–12.



**Anhang E1** Vegetationstabelle der Aufnahmen aus den Naturwaldreservaten Schrofien (63) und Wettersteinwald (73) aus den Jahren 1986/89 bzw. 2022/23, untergliedert nach Pflanzengesellschaft und Aufnahmezeitpunkt. Die Differentialarten (DA) der jeweiligen Untergruppen entstammen der Multilevel pattern analysis

**Supplement E1.** Relevés carried out in the strict forest reserves Schrofén (63) and Wettersteinwald (73) in the years 1986/89 and 20

[illegible]