

Veränderung der Vegetation nährstoffarmer Kiefernwälder im nördlichen Spreewald-Randgebiet zwischen 1965 und 2010

Jennifer Reinecke, Gunther Klemm und Thilo Heinken

Zusammenfassung

Nutzungsänderungen und Eutrophierung haben die Vegetation Mitteleuropas in den letzten Jahrzehnten massiv verändert. Qualitative Untersuchungen dieser Veränderungen sind oft nur durch den Vergleich historischer und rezenter Vegetationsaufnahmen (semi)-permanenter Plots möglich. Wenige Untersuchungen sind dabei so umfangreich und gut dokumentiert wie die von G. KLEMM aus den Jahren 1964 bis 1966 im Unterspreewald-Randgebiet. Mit Hilfe von 77 ausgewählten Flächen dieser Studie untersuchten wir Vegetationsveränderungen in nährstoffarmen, sandigen Kiefernwäldern (Dicrano-Pinion) innerhalb der letzten 45 Jahre in drei verschiedenen Waldtypen entlang eines Nährstoff- bzw. Stickstoff-Gradienten (Cladonio-Pinetum, Leucobryo-Pinetum, *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft). Wir analysierten die Veränderungen in der Artenzusammensetzung und -diversität mit Hilfe von Vegetationstabellen, multivariater Ordination, Gewinner- und Verlierer-Arten sowie gemittelten Ellenberg-Zeigerwerten pro Plot. Wir konnten große Veränderungen in der Artenzusammensetzung feststellen, verbunden mit einem generellen Anstieg der Alpha-Diversität durch die Ausbreitung von nitrophilen Arten, sowie von Laubwald-Arten in den stickstoffreicheren Waldtypen. Der hohe Verlust von Spezialisten nährstoffarmer Standorte, vor allem Bodenflechten der Gattung *Cladonia*, führte auf der Landschaftsebene dennoch zu einer Homogenisierung der Artenzusammensetzung und damit zu einem Verlust von Beta-Diversität. Hauptursache für die beobachteten Vegetationsveränderungen ist die Eutrophierung, wobei der relative Anteil von atmosphärischem Stickstoffeintrag und natürlicher Humusakkumulation nach historischer Streunutzung schwer voneinander zu trennen ist. Zusätzlich spielen an reicheren Standorten auch sukzessionsbedingte Veränderungen in der Lichtverfügbarkeit eine Rolle. Unsere Studie belegt den erwarteten massiven Biodiversitäts-Verlust durch die Veränderung des lebensraumtypischen Artinventars nährstoffarmer Flechten-Kiefernwälder selbst auf extrem armen, trockenen Böden und bei moderaten Stickstoff-Immissionen und bekräftigt die Notwendigkeit von Naturschutzmaßnahmen für diese Pflanzengesellschaft.

Summary

Changes in land management and eutrophication have profoundly changed Central European vegetation during the last centuries. The most reliable method to study these vegetation changes is the comparative analysis of historic and recent vegetation surveys of (semi)-permanent plots. In this regard, few studies are as extensive and well documented as the one by G. KLEMM from the years 1964 to 1966 in the Lower Spreewald region. We selected 77 plots from this study to analyze vegetation change in N-deficient, sandy Scots Pine-forests (Dicrano-Pinion) within the last 45 years in three different forest types along a gradient of nutrient availability (Cladonio-Pinetum, Leucobryo-Pinetum, *Deschampsia-Pinus*-community). We used vegetation tables, multivariate ordination, winner and loser species and mean Ellenberg indicator values per plot to study changes in species composition and species diversity. We found strong changes in species composition, along with a general increase of alpha diversity and increased numbers of nitrophilous species, as well as an increase of typical species from broadleaved forests in the more eutrophic forest types. Nonetheless, a strong decrease of specialists from nitrogen-deficient sites, mainly ground lichens from the genus *Cladonia*, led to the homogenisation of species composition on the landscape scale and thus to a decrease in beta diversity. We found that eutrophication is responsible for the observed vegetation changes, even though we could not clearly separate the proportional effects of atmospheric N deposition and natural humus recovery after historic soil degradation through litter raking. In addition, succession-related changes in light availability seem to be important on more eutrophic sites. Our study verifies the expected loss of biodiversity through the alteration of the typical species inventory of lichen-pine-forests, even at the most nutrient-poor, dry sites and under moderate depositions, and reinforces the need for conservation actions for this plant community.

Einleitung

Flora und Vegetation Mitteleuropas sind in den letzten Jahrzehnten massiven, anhaltenden Veränderungen unterworfen gewesen. Vegetationsänderungen lassen sich am exaktesten anhand von Dauerflächen dokumentieren; doch sind diese rar und existieren selten für Jahrzehnte umfassende Zeiträume. Der Vergleich historischer und rezenter Vegetationsaufnahmen sogenannter semi-permanenter Aufnahmeflächen erlaubt aber ebenfalls eine quantitative Analyse von Veränderungen der Vegetation eines Gebietes im Laufe der Zeit. Wenige Untersuchungen aus der klassischen Zeit der pflanzensoziologischen Erforschung Mitteleuropas sind dabei so umfangreich und detailliert dokumentiert wie die von GUNTHER KLEMM aus den Jahren 1964 bis 1966 (im Folgenden als ‚1965‘ bezeichnet) im nordöstlichen Unterspreewald-Randgebiet (KLEMM 1967). Die wesentlichen Ergebnisse waren wenig später in den ‚Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg‘ veröffentlicht worden (KLEMM 1969, 1970). Mit Hilfe von erneuten Aufnahmen dieser Flächen nach 45 Jahren untersuchen wir hier nun die Änderungen in der Vegetation von Kiefernwäldern bzw. -forsten des Verbandes Dicrano-Pinion (im Folgenden durchweg als Kiefernwälder bezeichnet) auf nährstoff- und basenarmen Sanden.

Charakteristisch für die untersuchte Region ist ein Grundwasserdefizit, vor allem seit der Regulation der Spree und ihrer Nebenarme zum Hochwasserschutz zwischen 1906 und 1934 (s. KLEMM 1967). So war die Differenzierung der Vegetation nach KLEMM (1967) aufgrund der geringen Wasserhaltefähigkeit der sandigen Böden größtenteils auf den Grundwasserstand zurückzuführen. KLEMMs Studie sollte die Folgen einer Wasserstandsanhhebung für die Vegetation und die daraus entstehenden Folgen für Land- und Forstwirtschaft abschätzen. Da dieses Projekt allerdings nie realisiert wurde, muss von weitgehend unveränderten Wasserstandsbedingungen für die (Wald-)Vegetation ausgegangen werden. Das geologische Ausgangssubstrat, das die Vegetation von Sand-Kiefernwäldern insbesondere über den Silikatgehalt und die Korngrößenzusammensetzung des Bodens beeinflusst (HEINKEN 1999, 2008), ist im Gebiet dagegen kaum differenziert.

Der zweite wichtige Faktor zur Differenzierung der Waldvegetation nährstoff- und basenarmer Sandböden im Allgemeinen wie im Unterspreewald-Randgebiet ist der Humusgehalt des Oberbodens (s. a. KLEMM 1969). Dieser wurde in der Vergangenheit – wie überhaupt im norddeutschen Tiefland – sehr wahrscheinlich auch im Gebiet durch die Streunutzung geprägt (KLEMM 1967), die sich stark auf die Zerstörung der Vegetationsdecke ausgewirkt hat. Die Aufgabe dieser Nutzungsform hatte in den letzten Jahrzehnten häufig eine natürliche Sukzession, verbunden mit der Akkumulation von Nährstoffe enthaltendem Humus, zur Folge (HEINKEN 2008). Hinzu kommt die Eutrophierung der Oberböden durch den flächendeckenden Eintrag von Stickstoffverbindungen aus der Luft. Die für die Waldvegetation der temperaten Klimazone als kritisch angesehene Menge eingetragenen Stickstoffs von 10-15 kg N pro ha und Jahr (BOBBINK et al. 2010) wird mit 19,78 kg N mittlerer Gesamt-Deposition pro ha und Jahr in brandenburgischen Nadelwäldern im Jahr 2007 (BUILTJES et al. 2011) noch immer deutlich überschritten. Der flächendeckende Vegetationswandel in nährstoffarmen Kiefernwäldern Nordostdeutschlands durch Stickstoffimmissionen ist spätestens seit der politischen Wende bekannt und beschrieben (u. a. HOFMANN et al. 1990, HOFMANN 1995). HEINSDORF (1993) zeigte, dass der Großteil des eingetragenen Stickstoffs im Humus und der Bodenvegetation akkumuliert.

Das nördliche Unterspreewald-Randgebiet gehört zusammen mit dem angrenzenden Ostbrandenburgischen Heide- und Seengebiet zur Region mit den großflächig ärmsten Böden in Brandenburg (s. ZIMMERMANN 2011) und wohl auch in Deutschland. Dementsprechend war es ein Verbreitungsschwerpunkt von Flechten-Kiefernwäldern (HEINKEN 2008, s. a. KLEMM 1969), die heute als FFH-Lebensraumtyp geschützt sind (FISCHER et al. 2009). Auf der einen Seite sollten die Kiefernwälder des Unterspreewaldes aufgrund der natürlichen Nährstoffarmut ihrer Standorte und der daran angepassten Arten (v. a. epigäische Flechten und Moose) besonders empfindlich auf atmosphärische Stickstoffeinträge reagieren, auf der anderen Seite sollten aber gerade hier – auch weil die N-Einträge in der wald-

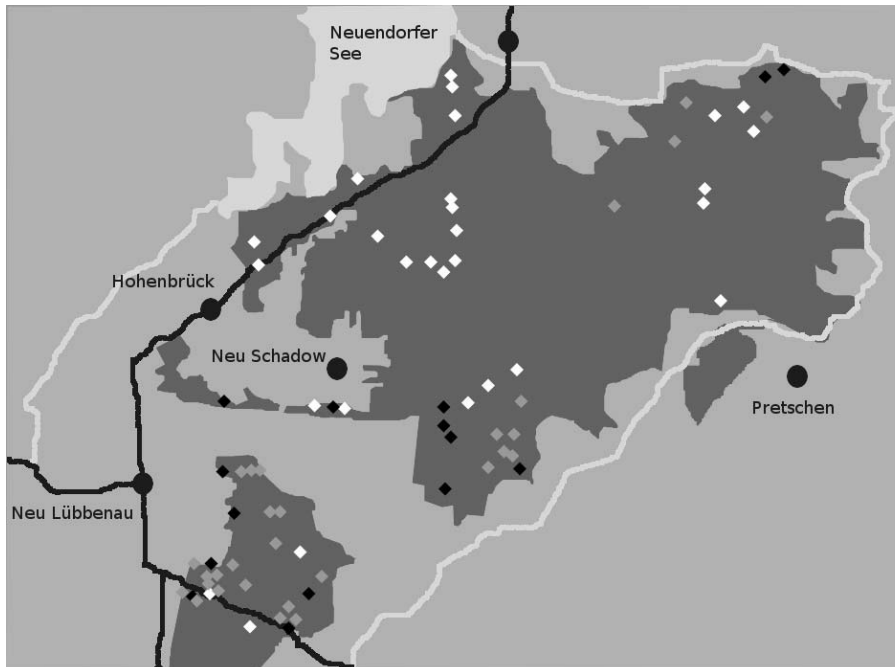


Abb. 1: Das Untersuchungsgebiet mit Waldbedeckung (dunkelgrau) und den 77 in den Jahren 1965 und 2010 aufgenommenen Plots; ‚oligotropher‘ Waldtyp (31, weiß), ‚mesotropher‘ Waldtyp (31, hellgrau), ‚eutropher‘ Waldtyp (15, schwarz).

reichen, niederschlagsarmen Region im Vergleich zu weiten Teilen des norddeutschen Tieflandes moderat sind (BULTJES et al. 2011) – noch naturschutzfachlich interessante, nährstoffarme Kiefernökosysteme vorhanden sein. Neben der guten Dokumentation der Aufnahmeflächen durch KLEMM (1967) lässt das Untersuchungsgebiet auch deshalb aufschlussreiche Ergebnisse erwarten, weil ein größerer Gradient von extrem nährstoffarmen und trockenen zu deutlich feuchteren und nährstoffreicheren Standorten vorhanden ist.

Aufgrund dieser Ausgangsbedingungen erwarteten wir die Abnahme von Flechten, Moosen und höheren Pflanzen nährstoffarmer Standorte zu Gunsten nitrophiler Pflanzenarten. Dabei sind die stärksten Verluste in den nährstoffärmsten, flechtenreichen Kiefernwäldern zu erwarten, während Standorte mit ursprünglich mäßiger Nährstoffversorgung weniger stark verändert sein sollten.

Das Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet (UG) liegt im nördlichen Randbereich des Unterspreewaldes, 15 km nördlich von Lübben ($52^{\circ} 03' 50''$ – $52^{\circ} 07' 05''$ N, $13^{\circ} 54' 00''$ –

$13^{\circ} 59' 32''$ E). Naturräumlich gehört es zum Spreewald (SCHOLZ 1962); standörtlich ist es jedoch eher dem Ostbrandenburgischen Heide- und Seengebiet vergleichbar (s. Abb. 5 in ZIMMERMANN 2011), das im Westen, Norden und Osten angrenzt. Die Landschaft des UG wird geprägt durch Waldbereiche, zwischen denen sich Weiden und Ackerland befinden. Die Waldflächen umfassen ca. 1.600 ha, aufgeteilt auf ein kleineres Waldgebiet im Süden zwischen Neu Lübbenau und Kuschkow und ein ausgedehntes im Norden. Dieses wird im Nordwesten vom Neuendorfer See, im Norden von der Hauptspreeniederung, im Osten bzw. Südosten von der Niederung der durch Pretschen fließenden Pretschener Spree und im Südwesten von der Ortschaft Neu Schadow begrenzt (s. Abb. 1). Südlich von Neu Schadow greift ein schmaler Waldstreifen auf einem markanten Dünenzug nach Westen aus. Das Klima ist subkontinental geprägt, mit warmen Sommern (mittlere Julitemperatur: 18°C), kalten Wintern (mittlere Januartemperatur: $-0,5^{\circ}\text{C}$) und relativ geringen Niederschlägen (557 mm) (GAUER & ALDINGER 2005).

Als Teil des Baruther Urstromtals ist die Landschaft geprägt von Flusstälern mit aufgelagerten Binnendünen (GAUER & ALDINGER 2005). Vorherrschendes Substrat ist Talsand, dem vor allem in den landwirtschaftlich genutzten Niederungen Moorbildungen aufliegen bzw. auflagen. Während im südlichen Waldgebiet grundwassernahe und daher auch relativ gut nährstoffversorgte Talsande dominieren, sind diese im Norden meist grundwasserfern, trocken und nährstoffarm. Daneben durchzieht das nördliche Waldgebiet östlich von Neu Schadow ein ausgedehntes Flugsand- und Binnendünengebiet. Mit Ausnahme einiger feuchterer Dünentäler sind auch diese Standorte durchweg sehr trocken und nährstoffarm. Die vorherrschenden Bodentypen der Waldflächen sind nährstoffarme Gley-Podsole und Gley-Braunerden (wobei die Vergleichen oft reliktsch sind) auf Flusssedimenten sowie mehr oder weniger entwickelte Podsole auf Sanddünen (GAUER & ALDINGER 2005).

Die potenzielle natürliche Vegetation der untersuchten Waldflächen besteht auf etwas reicheren und feuchteren Talsand-Standorten aus Hainbuchen-Eichen-Mischwäldern. Birken-Eichen-Mischwälder stellen vermutlich die potenzielle natürliche Vegetation auf den ärmeren und meist trockeneren Standorten dar, und zwar sowohl auf Talsand wie auf Flugsand bzw. Dünen (vgl. GAUER & ALDINGER 2005, HOFMANN & POMMER 2005). Für die Eichen-Mischwälder wird teilweise eine Beteiligung der Rotbuche, auf den ärmsten Standorten auch eine Mischung mit Kiefer angenommen. Die Kiefer hatte nacheiszeitlich durchweg hohe Anteile in der Waldvegetation der Region, und Rotbuchen sind in den Pollenspektren stärker vertreten als Hainbuchen (JAHNS 2011). Heute besteht der Großteil der Waldgebiete aus Kiefernforsten unterschiedlicher Nutzungsintensität, die von naturnahen Flechten-Kiefern-Wäldern bis zu Kiefern- oder Birken-Kiefern-Ersatzgesellschaften reichen. Die untersuchten Flächen sind hauptsächlich historisch alte

Nadelwälder, die seit mindestens 200 Jahren bestehen. Nur wenige Flächen (südlich und nördlich von Neu Shadow) sind jüngere, aus dem 19. oder 20. Jahrhundert stammende Aufforstungen oder waren historisch Mischwälder mit einem Nadelholz-Anteil von weniger als 75 % (v. a. Westrand des südlichen Waldgebietes) (GLASER & HAUKE 2004). Streunutzung war – wie allgemein in Brandenburg – vermutlich bis ins 20. Jahrhundert verbreitet (s. KLEMM 1967, PETRICK et al. 2011). Historische Belege hierfür sind uns jedoch nicht bekannt, und zur Zeit der Erstaufnahme in den 1960er Jahren wurde sie nicht mehr praktiziert.

Methoden

Grundlage für unsere Wiederholungsaufnahmen waren die um 1965 vom Zweitautor aufgenommenen Kiefernwälder bzw. -forsten des Verbandes Dicrano-Pinion (s. KLEMM 1969). Konkret gingen in die Untersuchung die Tabellen 3 (‘Molinio-Quercetum’, mit Ausnahme der ersten beiden, einer *Alnus*-Subassoziaton zugeordneten Spalten), 4 (‘Trockener Stieleichen-Birkenwald’), 7, 8 und 9 (‘*Molinia-Calluna*-, *Molinia-Deschampsia*-, *Deschampsia-Kiefern*-Forst’), 10 (‘*Vaccinio-Pinetum*’), 11 (‘Flechten-Kiefernwälder’, mit Ausnahme der letzten, sehr offene Pionierbestände enthaltenden Spalte) und 12 (‘Dünen-Kiefern-[Eichen-Birken-] Wald’) ein. Aufnahmeflächen (im Folgenden als ‘Plots’ bezeichnet), die bei der Erstaufnahme noch keine 15 Jahre alt waren, wurden ebenso aus der Untersuchung ausgeschlossen wie alle Bestände, die zwischenzeitlich abgeholzt und neu bepflanzt worden waren. Letztlich gingen 77 von ursprünglich 195 Plots in die Auswertung ein. Die Lokalisierung der Plots war durch detaillierte Lage-Skizzen auf vergrößerten Messtischblättern des Maßstabs 1 : 5.000 möglich. Ihre Größe entsprach derjenigen von 20 x 20 m im Jahr 1965.

Neben Gefäßpflanzen wurden auch bodenbewohnende Moose und Flechten kartiert, dabei aber Sonderstandorte wie Baumstümpfe, Totholz und Findlinge gemieden. Die Schätzung der Deckungsgrade erfolgte nach der Methode von BRAUN-BLANQUET (1964). Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen richtet sich nach JANSEN & DENGLER (2008), die der Moose nach KOPERSKI et al. (2000) und die der Flechten nach SCHOLZ (2000). Um Fehlbestimmungen zu vermeiden bzw. – im Falle unterschiedlicher Auffassungen zu den Artkonzepten – eine Vergleichbarkeit beider Datensätze herzustellen, wurden folgende Sippen jeweils zusammengefasst: *Hieracium lachenalii*, *H. laevigatum* und *H. sabaudum* (*Hieracium* sp.), *Brachythecium oedipodium* und *B. rutabulum* (*Brachythecium* sp.), *Hypnum cupressiforme* und *H. jutlandicum* (*Hypnum cupressiforme*), *Cladonia macilenta* subsp. *floerkeana* und *C. macilenta* subsp. *macilenta* (*Cladonia macilenta*).

Für alle Arten wurden Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001) und ihr aktueller Gefährdungsgrad in Brandenburg ermittelt (Gefäßpflanzen nach RISTOW et al. 2006, Moose nach KLAUITTER et al. 2002, Flechten nach OTTE & RÄTZEL 2004).

Die Bestandesentwicklung der Gefäßpflanzen im Spreewaldgebiet wurde PETRICK et al. (2011) entnommen.

Die ursprüngliche, detaillierte Vegetationsgliederung in KLEMM (1969), die insbesondere auch unterschiedliche Feuchtestufen wiedergab, fand in der vorliegenden Arbeit keine Berücksichtigung. Stattdessen verwendeten wir das Programm JUICE 7.0 (TICHY 2002), um die Vegetationsaufnahmen von 1965 in drei Vegetationstypen bzw. Pflanzengesellschaften einzuteilen, die in etwa die Nährstoffverfügbarkeit der Standorte widerspiegeln. Sie werden deshalb im Folgenden als oligo-, meso- und eutrophe Waldtypen bezeichnet, die als relative Bezeichnungen für insgesamt eher nährstoffarme Standorte gelten müssen. Differentialarten für jeden Waldtyp mussten eine Stetigkeit von mindestens 25 % und eine mindestens doppelt so hohe Stetigkeit im entsprechenden Waldtyp gegenüber einem oder beiden anderen Waldtypen haben.

Für den Vergleich der Waldvegetation zwischen 1965 und 2010 bildeten zunächst die drei ermittelten Vegetationstypen die Grundlage. Für Arten mit signifikanter Ab- oder Zunahme im entsprechenden Waldtyp galt wiederum das Kriterium der doppelten Stetigkeit, bei gleichzeitig mindestens 10 % Stetigkeit im entsprechenden Waldtyp zu einem Zeitpunkt. Außerdem definierten wir für den gesamten Datensatz (2 x 77 Plots), MCKINNEY & LOCKWOOD (1999) folgend, Verlierer- (V) und Gewinner- (G) Arten mit einer signifikanten Ab- bzw. Zunahme von mindestens 20 % im Deckungsgrad oder in der Stetigkeit. Arten, die im Jahr 2010 völlig neu auf den Flächen auftraten, wurden separat als Einwanderer (E) behandelt. Diese sind nicht unbedingt Neophyten, sondern auch ‘einheimische Eindringlinge’ (WULF & NAAF 2010) aus dem regionalen Arten-Pool. Die Signifikanz der Änderungen testeten wir mit Hilfe des Fisher-Tests für Stetigkeits-Daten und des Wilcoxon-Tests für Deckungsgrad-Daten, wobei die getesteten Arten in mindestens zwei Plots oder insgesamt mindestens mit Deckungsgrad 2 pro Studienjahr vorkommen mussten.

Der (nicht von Durchforstungsmaßnahmen beeinflusste) Wald-Unterwuchs (Strauch- und Feldschicht, einschließlich Baumjungwuchs) der Plots wurde weiteren Analysen unterzogen: Zunächst wurden die Plots durch eine nicht-metrische multidimensionale Skalierung (NMDS) mit Hilfe des “vegan”-Pakets (OKSANEN et al. 2010) des Software-Programms R (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2009) im dreidimensionalen Ordinationsraum angeordnet. Die paarweise Unähnlichkeit der Plots zwischen den beiden Untersuchungsjahren wurde anhand des Bray-Curtis-Index (BRAY & CURTIS 1957) analysiert. Die Alpha-Diversität bestimmten wir als Gesamt-Artenzahl pro Plot. Demgegenüber ist die Beta-Diversität als die floristische Besonderheit jedes Plots in Bezug auf alle anderen Plots im jeweiligen Untersuchungsjahr definiert. Sie wurde anhand des Morisita-Horn-Index (HORN 1966) berechnet.



Abb. 2: Kiefernbestände im UG in den Jahren 1964-1966. Oben: oligotropher Waldtyp (Cladonio-Pinetum) mit Dominanz von Strauchflechten. Mitte: mesotropher Waldtyp (Leucobryo-Pinetum) mit Dominanz von Beersträuchern, im Vordergrund *Molinia caerulea*. Unten: eutropher Waldtyp (*Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft), birkenreicher Bestand mit Dominanz von *Pteridium aquilinum* (Fotos: G. KLEMM).

Für jeden Plot berechneten wir außerdem ungewichtete arithmetische Mittel von Ellenberg-Zeigerwerten für Licht (mL), Verfügbarkeit von Boden-Stickstoff (mN), Bodenreaktion (mR) und Bodenfeuchte (mF). Auch die Verlierer, Gewinner und Einwanderer wurden durch die Ellenberg-Zeigerwerte L, N, R und F charakterisiert; die Signifikanz der Unterschiede zwischen diesen Gruppen wurde anhand eines Kruskal-Wallis-Tests analysiert.

Die Signifikanz der Änderung der Zusammensetzung zwischen den Untersuchungsjahren testeten wir mit einer multivariaten Varianzanalyse (Funktion *adonis*) mit der Bray-Curtis-Distanzmatrix. Die Variablen mL, mN, mR, mF, V, G und E für jeden Plot wurden auf Unterschiede zwischen Untersuchungsjahren mit dem t-Test für gepaarte Stichproben oder mit dem Wilcoxon-Test geprüft, je nach den Ergebnissen eines Shapiro-Wilk-Tests auf Normalverteilung, und die Unterschiede in den einzelnen Variablen zwischen Studienjahren (Δ mL, Δ mN, ...) pro Plot berechnet. Die Varianz der Artenzusammensetzung zwischen den Untersuchungen wurde mit einem multivariaten Homogenitätstest (Funktion *betadisper*) auf Unterschiede hin untersucht. Um signifikante Unterschiede in der Alpha- und Beta-Diversität zwischen den Untersuchungsjahren zu finden, verwendeten wir den Wilcoxon-Test.

Ergebnisse

Waldtypen auf der Basis der Vegetationsaufnahmen im Jahr 1965

Der oligotrophe Waldtyp, dem 31 Vegetationsaufnahmen zuzuordnen sind, war 1965 vor allem durch seine Bodenflechten der Gattung *Cladonia* (v. a. *C. arbuscula*, *C. ciliata*, *C. gracilis*, *C. phyllophora*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*) und *Cetraria aculeata* sowie durch die Moose *Dicranum spurium* und *Ptilidium ciliare* charakterisiert (s. Tab. 1, Abb. 2 oben). Die Bestände dieses Waldtyps nehmen einen großen Teil der armen, trockenen Sandstandorte im nördlichen Teil des UG zwischen Neu Schadow, Neuendorfer See und Pretschen ein; einzelne Flächen liegen aber auch im südlichen Waldgebiet (s. Abb. 1). Substrate der Bodenbildung sind sowohl Tal- als auch Dünensande (vgl. KLEMM 1969); nur stellenweise – etwa in Dünentälchen – sind die Standorte nicht extrem trocken. Als Bodentypen herrschen Podsol-Regosole vor, teilweise sind undeutlich ausgebildete Podsole anzutreffen (vgl. KLEMM 1969). An relativ offenen, exponierten und stärker gestörten Dünenstandorten traten Arten der Sandtrockenrasen wie *Corynephorus canescens*, *Cladonia foliacea* und *C. cervicornis* subsp. *verticillata* auf. Pflanzensoziologisch handelte es sich 1965 fast durchweg um Flechten-Kiefernwälder vom Typ des Cladonio-Pinetum JURASZEK 1928, wobei die letztgenannten Standorte den Silbergras-Kieferngehölzen des Cladonio-Pinetum corynephoretosum zuzuordnen sind.

(vgl. HEINKEN 2008). Bei KLEMM (1969) entsprechen die Bestände im Wesentlichen den verschiedenen Ausprägungen der Flechten-Kiefernwälder sowie den Dünen-Kiefern-(Eichen-Birken-)Wäldern. Daneben sind aber auch einzelne Aufnahmen etwa des Trocken Stieleichen-Birken-Waldes und des *Molinia-Calluna*-Kiefern-Forstes bei KLEMM (1969) dem oligotrophen Waldtyp zuzuordnen.

Der ebenfalls mit 31 Vegetationsaufnahmen vertretene mesotrophe Waldtyp (s. Abb. 2 Mitte) ohne die oben genannten Arten konnte 1965 mit *Calluna vulgaris* sowie den Moosen *Dicranum polysetum* und *Leucobryum glaucum* ganz überwiegend zum Weißmoos-Kiefernwald (Leucobryo-Pinetum) gezählt werden. Er besitzt keine eigenen, nur für ihn charakteristischen Arten (vgl. HEINKEN 2008). Einige Arten mit Schwerpunkt im oligotrophen Waldtyp, wie *Calluna vulgaris*, *Cladonia deformis*, *C. furcata*, *C. pyxidata*, *C. squamosa* und *Dicranum polysetum*, kamen bzw. kommen hier ebenso vor wie *Carex pilulifera*, *Dryopteris carthusiana*, *Frangula alnus*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Molinia caerulea*, *Pteridium aquilinum*, *Sorbus aucuparia* und *Vaccinium myrtillus*, die als etwas anspruchsvollere Arten von den reicheren Standorten übergreifen (Tab. 1). Physiognomisch können die Bestände recht unterschiedlich sein, je nachdem ob Beersträucher (v. a. *Vaccinium myrtillus*, teilweise auch *V. vitis-idaea*), *Deschampsia flexuosa*, *Molinia caerulea* oder *Pteridium aquilinum* vegetationsbestimmend sind. Der mesotrophe Waldtyp ist v. a. im Waldgebiet zwischen Neu Lübbenau und Kuschkow verbreitet und dort offenbar vorherrschend (Abb. 1), doch gibt es ihn auch nordwestlich von Pretschen und südöstlich von Neu Schadow. Die meisten Standorte sind – wohl leicht von Grundwasser beeinflusste – podsolierte Talsande (vgl. KLEMM 1969). Die Bestände entsprechen im Wesentlichen den ärmeren Ausprägungen des Molinio-Quercetum, dem *Molinia-Calluna*-, dem *Molinia-Deschampsia*-Kiefern-Forst sowie dem *Vaccinio*-Pinetum bei KLEMM (1969). Daneben sind aber auch einzelne Aufnahmen seines *Deschampsia*-Kiefernforstes dem mesotrophen Waldtyp zuzuordnen.

Der eutrophe Waldtyp (s. Abb. 2 unten) hat im UG offenbar einen geringeren Flächenanteil, da ihm nur 15 Vegetationsaufnahmen zuzuordnen sind. Er wurde v. a. durch *Agrostis capillaris*, *Calamagrostis epigjos*, *Epilobium angustifolium*, *Galeopsis* sp., *Holcus mollis*, *Lysimachia vulgaris* und *Rubus fruticosus* agg. sowie die Moose *Plagiomnium affine*, *Polytrichum formosum* und *Scleropodium purum* charakterisiert. Arten oligotropher Standorte, insbesondere die zahlreichen Bodenflechten, fehlten dem eutrophen Waldtyp schon 1965. Nach heutiger Synsystematik (HEINKEN 2008) kann dieser Waldtyp dem Drahtschmielen-Kiefernwald (*Deschampsia-flexuosa-Pinus-sylvestris*-Gesellschaft) zugeordnet werden (mit Übergängen zu Laubwäldern des Betulo-Quercetum, s. HÄRDTLE et al. 1997). Die Verbreitung des eutrophen Waldtyps im UG ähnelt derjenigen des mesotrophen Typs; die Plots sind jedoch stärker an den die Niederungen begrenzenden, tiefer liegenden Rändern der Waldgebiete konzentriert (s. Abb. 1). Dies korrespondiert mit den

stärker grundwasserbeeinflussten (Talsand-, seltener Dünen-)Standorten (vgl. KLEMM 1969), auf denen Gley-Podsole als Bodentypen vorherrschen. KLEMM (1969) ordnete die Bestände des eutrophen Waldtyps fast ausschließlich dem Molinio-Quercetum (Tab. 3) zu, mit Schwerpunkt bei den reicheren und feuchteren Ausprägungen.

Vegetationsveränderungen zwischen 1965 und 2010

Vegetationsstruktur

Die Vegetationsstruktur der untersuchten Kiefernbestände hat sich zwischen 1965 und 2010 deutlich verändert. Aufgrund unterschiedlicher individueller Einschätzung und einiger fehlender Daten in den Vegetationsaufnahmen von 1965 sind die in Tab. 1 angegebenen Werte jedoch mit stärkeren Unsicherheiten behaftet. Insbesondere Änderungen in der Kronendeckung sind aufgrund unterschiedlicher Schätzmethode in den beiden Untersuchungsjahren (während 1965 der Umriss einer Baumkrone mit 100 % angesetzt worden war, wurde 2010 die reale Vegetationsdeckungs des Kronendachs geschätzt) nicht exakt zu quantifizieren. Deutlich wird aber, dass der – relativ gesehen – stärkste Kronenschluss im eutrophen Waldtyp stattfand, und dass vor allem die zweite Baumschicht stark an Gewicht gewonnen hat. An diesen Standorten hat sich während der letzten 45 Jahre vor allem *Prunus serotina* in der Baumschicht ausgebreitet, und teilweise hat auch *Fagus sylvatica* stark zugenommen (s. u.).

Die Moosdeckungs nahm offenbar überall zu; besonders massiv ist dieser Trend aber im oligotrophen Waldtyp (s. Tab. 1), wo pleurokarpe Laubmoose wie *Hypnum cupressiforme* und *Pleurozium schreberi* im Jahr 2010 anstelle der Bodenflechten im Jahr 1965 das Vegetationsbild bestimmten.

Artenzusammensetzung

Tab. 1 verdeutlicht, dass in allen drei Waldtypen seit Mitte der 1960er Jahre massive Verschiebungen der Artenzusammensetzung stattgefunden haben:

In der Strauchschicht, selten auch bis in die Baumschicht hinein, kam es zu einer starken Zunahme fast aller Laubgehölze; nur die *Betula*-Arten zeigten keine massive Veränderung ihrer Stetigkeit. Während *Frangula alnus*, *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia* und besonders *Prunus serotina* stark zugenommen haben, sind *Acer pseudoplatanus*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Prunus mahaleb* und *Quercus rubra* in die Plots eingewandert bzw. eingebracht worden. Neben *Quercus rubra* kommen *Prunus mahaleb*, *Pseudotsuga menziesii*, *Robinia pseudoacacia* und *Sorbus intermedia* als weitere Neophyten vor.

Im oligotrophen Waldtyp hat sich von den nur hier vorkommenden Arten lediglich *Ptilidium ciliare* relativ gut halten können. Alle Bodenflechten sind dagegen stark zurückgegangen oder fehlten im Jahr 2010 sogar völlig (z. B. *Cetraria*

aculeata, die im Gebiet außerhalb der Plots allerdings noch vorhanden ist, und *Cladonia deformis*, s. Tab. 1). Gleiches gilt für *Carex ericetorum* und *Dicranum spurium*. Demgegenüber sind anspruchsvollere Arten wie *Dryopteris carthusiana*, *Prunus serotina* und *Sorbus aucuparia* zumindest stellenweise in die Krautschicht eingewandert oder haben – wie *Calamagrostis epigejos* und *Melampyrum pratense* – deutlich zugenommen. Bei den Moosen ist vor allem die Einwanderung von *Brachythecium*-Arten, *Polytrichum formosum* und *Scleropodium purum* sowie dem Neophyten *Campylopus introflexus* zu verzeichnen. Während 1965 noch fast alle (28) Plots des oligotrophen Waldtyps eindeutig dem Cladonio-Pinetum zuzuordnen waren, traf dies 2010 nur noch für 5 der 31 Probeflächen zu. In größerer Deckung waren auch hier nur noch *Cladonia arbuscula*, *C. furcata*, *C. gracilis* und *C. pyxidata* anzutreffen. Die meisten Bestände hatten sich 2010 in Weißmoos-Kiefernwälder des Leucobryo-Pinetum verwandelt, 4 Plots waren sogar als *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft im Sinne von HEINKEN (2008) anzusprechen.

Auffällige Trends im mesotrophen Waldtyp sind der Rückgang von *Calluna vulgaris*, vom Weißmoos *Leucobryum glaucum* und – wo sie 1965 vorhanden waren – das fast völlige Verschwinden von Bodenflechten wie *Cladonia furcata*, *C. macilenta*, *C. pyxidata* und *C. squamosa* (s. Tab. 1). Demgegenüber haben insbesondere *Calamagrostis epigejos*, *Dryopteris carthusiana*, *Prunus serotina* und *Rubus fruticosus* agg. sowie *Scleropodium purum* zugenommen. Neu eingewandert waren 2010 v. a. *Milium effusum*, *Moehringia trinervia*, *Mycelis muralis*, *Rubus idaeus* und die Moose *Aulacomnium androgynum*, *Brachythecium*-Arten sowie *Plagiomnium affine*. Waren 1965 noch 6 der 31 Plots reich an Bodenflechten und damit als Cladonio-Pinetum vaccinietosum im Sinne von HEINKEN (2008) anzusprechen, traf dies 2010 für keine Fläche mehr zu. Allenfalls 8 Plots gehörten 2008 noch zum Leucobryo-Pinetum, der vorherrschenden Waldgesellschaft des mesotrophen Waldtyps im Jahr 1965. Die übrigen (23) hatten sich zu Beständen der *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft gewandelt.

Die Veränderungen der Bodenvegetation im eutrophen Waldtyp ähneln denjenigen des mesotrophen Typs; allerdings waren hier Arten wie *Calamagrostis epigejos* und *Scleropodium purum* auch 1965 schon stark vertreten (s. o.). Eine massive Abnahme bzw. ein Verschwinden ist v. a. bei *Agrostis capillaris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Epilobium angustifolium* und *Potentilla erecta* zu verzeichnen, während *Holcus mollis*, *Fallopia dumetorum* und *Urtica dioica* (nur hier) deutlich zugenommen haben bzw. stellenweise eingewandert sind. Die pflanzensoziologische Zugehörigkeit im Sinne von HEINKEN (2008) hat sich – anders als bei den beiden anderen Waldtypen – zwischen 1965 und 2010 jedoch kaum verändert; fast alle Bestände waren und sind der *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft zuzuordnen.

Die über das gesamte Standort-Spektrum ermittelten und auch die Deckungsgrade berücksichtigenden Arten mit signifikanten Ab- und Zunahmen (Verlierer, Gewinner und Einwanderer) sind in Tab. 2 zusammengefasst. Daraus geht hervor,

dass die meisten Arten sowohl im Deckungsgrad als auch in der Stetigkeit eine gleichgerichtete Änderung zeigen. Bei einigen hat sich jedoch nur der Deckungsgrad signifikant geändert: So haben etwa *Pteridium aquilinum*, *Vaccinium myrtillus* und *V. vitis-idaea* sowie die Moose *Dicranum scoparium* und *Pleurozium schreberi* zugenommen, während *Carex pilulifera* und *Deschampsia flexuosa* insgesamt im Deckungsgrad abgenommen haben. Bei einigen Gewinnern und Verlierern sind die Veränderungen nicht über den gesamten untersuchten Standortgradienten hinweg konsistent (s. Tab. 2). Am auffälligsten ist dies bei der Drahtschmiele (*Deschampsia flexuosa*), die im oligotrophen Waldtyp zugenommen hat (1965 war sie hier – wenn überhaupt – meist nur mit geringen Deckungsgraden vorhanden), während im meso- und eutrophen Waldtyp ein gegenläufiger Trend zu verzeichnen ist (s. Abb. 3).

Manche Sippen haben im gesamten standörtlichen Spektrum zugenommen (z. B. *Prunus serotina*, *Quercus rubra* und Moose der Gattung *Brachythecium*), während andere Gewinner auch 2010 nur in einem oder zwei Waldtypen vorkamen

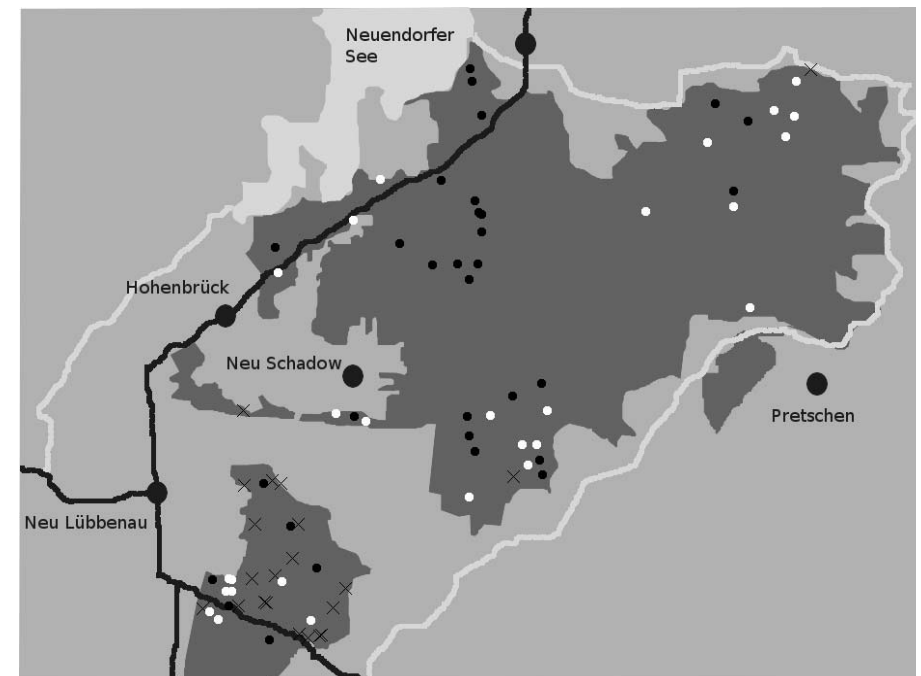


Abb. 3: Vorkommen und Entwicklung des Deckungsgrades der Drahtschmiele (*Deschampsia flexuosa*) auf den 77 untersuchten Plots: Vorkommen in beiden Jahren (Punkt, weiß), Zunahme im Deckungsgrad (Punkt, schwarz) seit 1965, Abnahme im Deckungsgrad (Kreuz, schwarz) seit 1965.

(s. o.). Daneben gibt es aber auch zahlreiche Arten, die bis 2010 ihr Standortsspektrum erweitert haben und damit heute nicht mehr die gleichen Waldtypen wie 1965 differenzieren (z. B. *Calamagrostis epigejos*, *Dryopteris carthusiana*, *Rubus fruticosus* agg., *Sorbus aucuparia* und das Moos *Scleropodium purum*). Entsprechend hat unter den Verlierern etwa *Leucobryum glaucum* sein Standortsspektrum stark eingeengt.

Viele vegetationsbestimmende, teilweise in der Bodenvegetation dominant auftretende Arten wie das Pfeifengras (*Molinia caerulea*), der Adlerfarn (*Pteridium aquilinum*) und die Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*) haben sich jedoch kaum in ihrer Stetigkeit verändert. Abb. 4 verdeutlicht für den Adlerfarn, der vor allem für reichere, relativ feuchte Standorte charakteristisch ist, dass sich auch sein Verbreitungsmuster im UG über 45 Jahre offenbar kaum verändert hat. Während er auf 23 Plots in beiden Jahren vorkam, verschwand er nur aus 2 Flächen und wanderte in 7 Flächen ein. Ähnlich ist das Verbreitungsmuster von *Molinia caerulea*, allerdings mit abnehmender Tendenz (konstant: 31 Flächen, Einwanderung: 5, Verschwinden: 2). Eine noch höhere Konstanz im Vorkommen zeigt *Vaccinium myrtillus* (Abb. 5) als bestandsbildende Art des meso- und eutrophen Waldtyps (konstant: 49 Flächen,

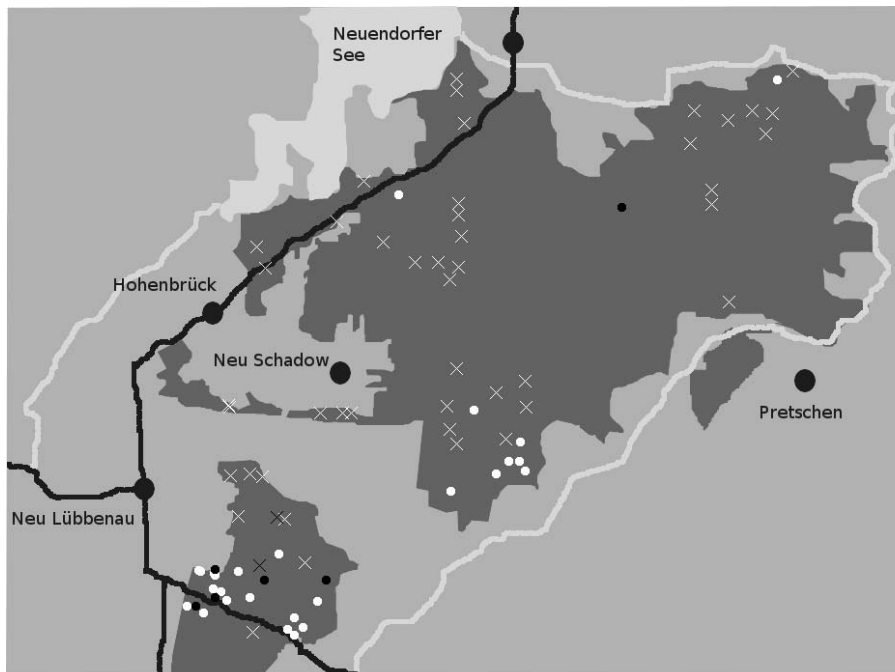


Abb. 4: Vorkommen des Adlerfarns (*Pteridium aquilinum*) auf den 77 untersuchten Plots: kein Vorkommen (Kreuz, weiß), Vorkommen in beiden Jahren (Punkt, weiß), Einwanderung (Punkt, schwarz) seit 1965, Verschwinden (Kreuz, schwarz) seit 1965.

Einwanderung: 5, Verschwinden: 2).

Die Ordination der Plots beider Jahre (Abb. 6) zeigt, dass sich der Unterwuchs der Kiefernwälder von 1965 bis 2010 über das gesamte Standortsspektrum hinweg stark, weitgehend gleichgerichtet (Richtung der Pfeile) und in vergleichbarer Intensität (Länge der Pfeile) verändert hat. Auch wenn in beiden Jahren die untersuchten Bestände jeweils den in der Literatur beschriebenen Pflanzengesellschaften zuzuordnen sind, gibt es 1965 und 2010 dennoch praktisch keine gleiche Vegetation (keine Überlappung der Räume beider Jahre in der Ordination), d. h. innerhalb der Kiefernwaldgesellschaften haben grundsätzliche Artenverschiebungen stattgefunden.

Diversität und Gefährdung

Die mittlere Gesamt-Artenzahl pro Plot (Alpha-Diversität) nahm zwischen 1965 und 2010 insgesamt, d. h. über alle Waldtypen, signifikant zu (Abb. 8). Dieser Trend geht im Wesentlichen auf die meso- und eutrophen Waldtypen zurück (Tab. 1, Abb. 7). Dabei stiegen die Artenzahlen der Gefäßpflanzen und Moose überall, während die Flechtendiversität durchweg stark abnahm (Tab. 1). Auch in

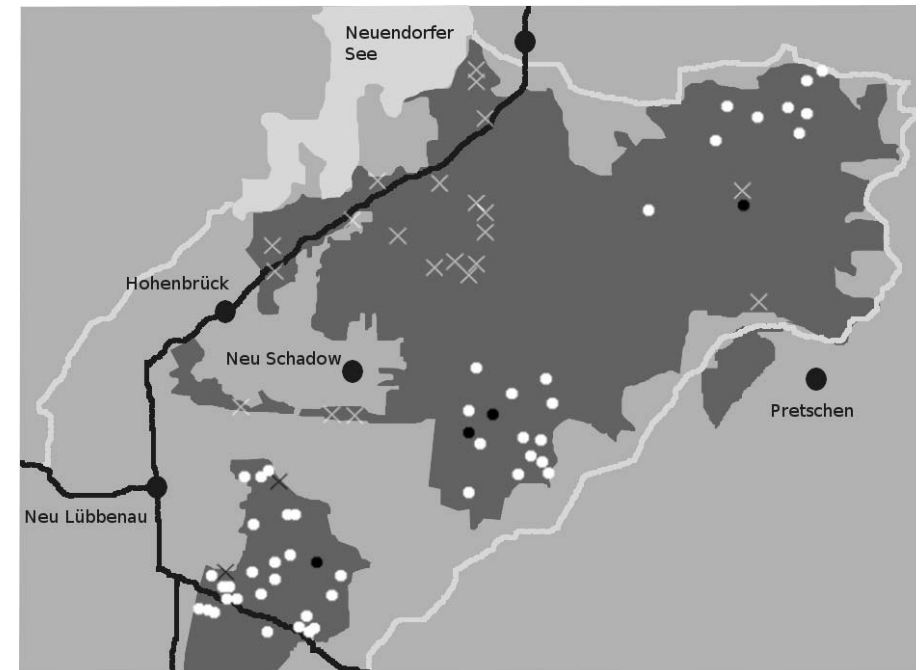


Abb. 5: Vorkommen der Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*) auf den 77 untersuchten Plots: kein Vorkommen (Kreuz, weiß), Vorkommen in beiden Jahren (Punkt, weiß), Einwanderung (Punkt, schwarz) seit 1965, Verschwinden (Kreuz, schwarz) seit 1965.

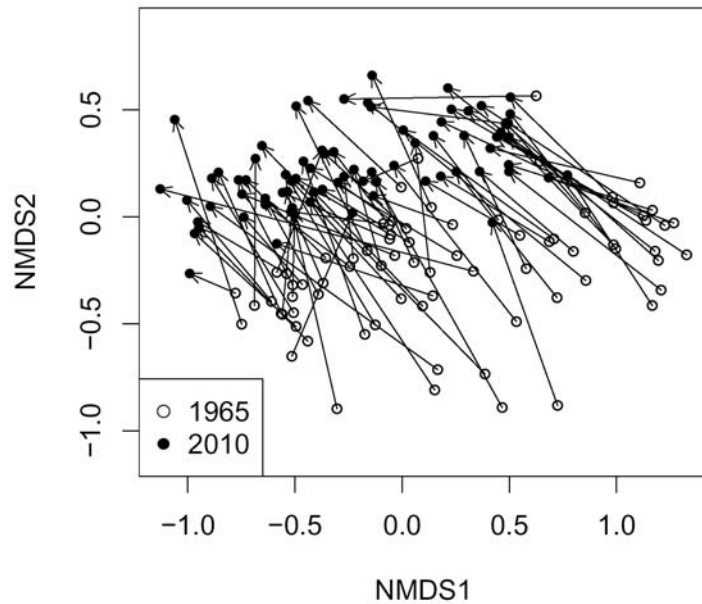


Abb. 6: NMDS-Ordination der 77 untersuchten Plots. Jeder Punkt stellt einen Plot bzw. eine Vegetationsaufnahme dar; je ähnlicher diese sind, desto dichter liegen sie zusammen. Pfeile verbinden die Plot-Paare der Jahre 1965 und 2010 und zeigen damit die Richtung der Vegetationsänderungen an.

allen Plots zusammen genommen stieg die Artenzahl von 101 im Jahr 1965 auf 135 im Jahr 2010 an. Auch dabei nahmen die Artenzahlen unter den Gefäßpflanzen sowie unter den Moosen zu, während die Anzahl der Flechtensippen von 23 auf 15 sank. Trotz des allgemeinen Anstiegs der Alpha-Diversität ist jedoch auf Landschaftsebene eine Homogenisierung der Artenvielfalt zu beobachten. Die Beta-Diversität fiel im Mittel von 0,6 im Jahr 1965 auf 0,49 im Jahr 2010 (Abb. 8), d. h. die Ähnlichkeit in der Artenzusammensetzung zwischen den einzelnen Plots hat insgesamt zugenommen. Auch dem Homogenitäts-Test zufolge hat die Varianz der Artenzusammensetzung zwischen den Untersuchungsjahren abgenommen, was anhand der stärkeren Zentrierung der Plots im Jahr 2010 in der Ordination, durch die stärker nach links ausgerichteten Pfeile auf der rechten Seite, veranschaulicht wird (Abb. 6).

Heute in Brandenburg gefährdete Pflanzenarten spielen mengenmäßig nur bei den Kryptogamen und hier insbesondere bei den Bodenflechten eine nennenswerte Rolle (s. Abb. 7, Tab. 1). Erwartungsgemäß haben sie zwischen 1965 und 2010 stark abgenommen. Dabei war und ist der oligotrophe Waldtyp das wichtigste

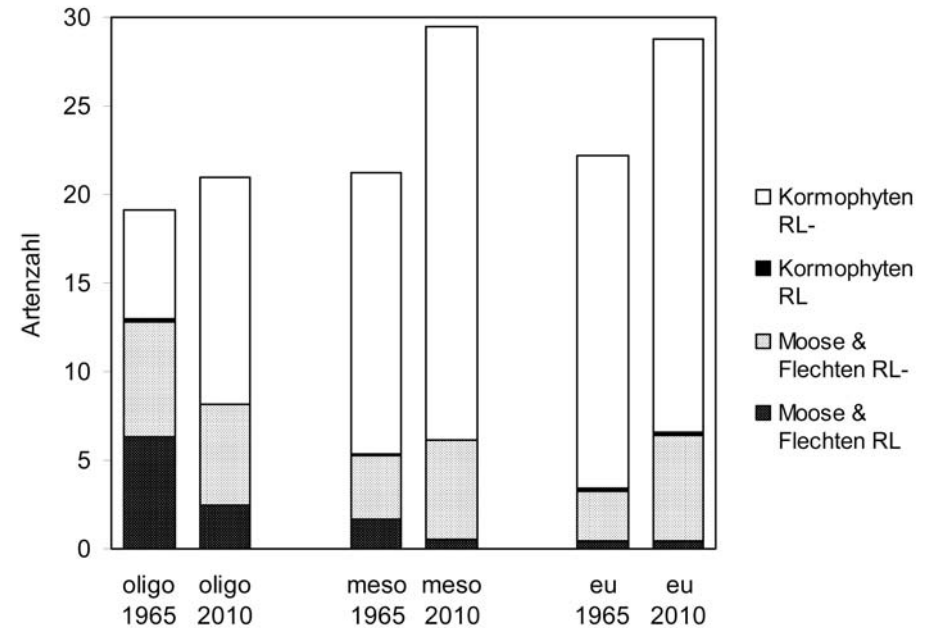


Abb. 7: Änderung der Gesamt-Artenzahl pro Plot der drei Waldtypen (oligo: oligotroph, meso: mesotroph, eu: eutroph) zwischen 1965 und 2010, getrennt nach Kormophyten und Kryptogamen sowie in Brandenburg gefährdeten (RL) und nicht gefährdeten (RL-) Pflanzenarten (einschließlich Vorwarnlisten).

Habitat gefährdeter Pflanzenarten, während im eutrophen Waldtyp heute gefährdete Pflanzenarten bereits 1965 nur von untergeordneter Bedeutung waren.

Ökologische Charakterisierung durch Zeigerwerte nach ELLENBERG

Die mittleren Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001), die hier nur für den (nicht von Durchforstungen beeinflussten) Waldunterwuchs berechnet wurden, sind pro Plot hinsichtlich der Lichtzahl (mL) gesunken und gleichzeitig bei der Stickstoffzahl (mN) angestiegen. Dabei ist der Anstieg der Stickstoffzahl größer als die Abnahme der Lichtzahl (Abb. 9): Während mit im Durchschnitt ca. 2,35 im Jahr 1965 weithin stickstoffärmste Verhältnisse herrschten, hat sich dies 2010 mit einem Wert von ca. 2,93 relativiert. Die Lichtzahlen zeigen mit im Mittel ca. 6,23 bzw. 5,92 relativ lichte Verhältnisse, wie dies am Waldboden von Kiefernwäldern typisch ist. Die Reaktionszahl (mR) nahm mit der Stickstoffzahl zwischen den Untersuchungsjahren zu (Mittelwert 1965: 2,71; 2010: 3,13; $p < 0.001$) und deutet erwartungsgemäß auf durchweg sehr saure Böden hin. Die Unterschiede in der Feuchtezahl (mF) sind dagegen vernachlässigbar gering (Mittelwert 1965: 5,25; 2010: 5,32;

$p=0.12$). Durch die Grundwassernähe sind viele Standorte offenbar trotz der groben Sandböden relativ gut wasserversorgt.

Bei der Charakterisierung der Verlierer- und Gewinner-Arten durch Ellenberg-Zeigerwerte wird deutlich, dass Arten mit niedrigen N- und hohen L-Zeigerwerten gegenüber Arten mit niedrigeren L- und höheren N-Zeigerwerten verloren haben (Tab. 3). Dabei ist der Unterschied auch zwischen Verlierern und Gewinnern bzw. Einwanderern bezüglich der Stickstoffzahl größer als der Unterschied bezüglich der Lichtzahl.

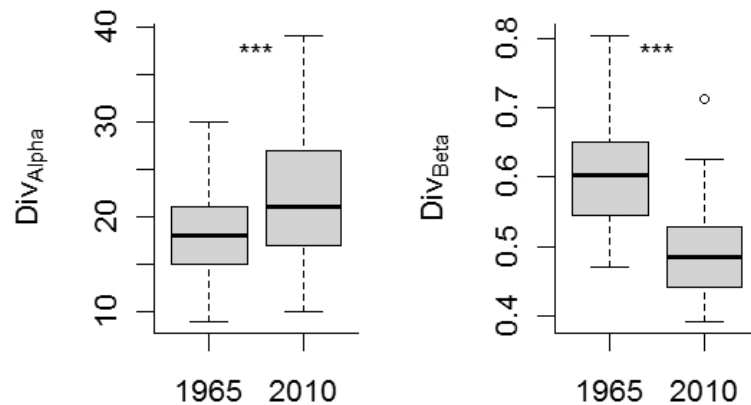


Abb. 8: Änderungen in der Alpha-(DivAlpha) und Beta-(DivBeta) Diversität der Waldbodenvegetation zwischen den Untersuchungsjahren. $p<0.05$: *; $p<0.01$: **; $p<0.001$: ***.

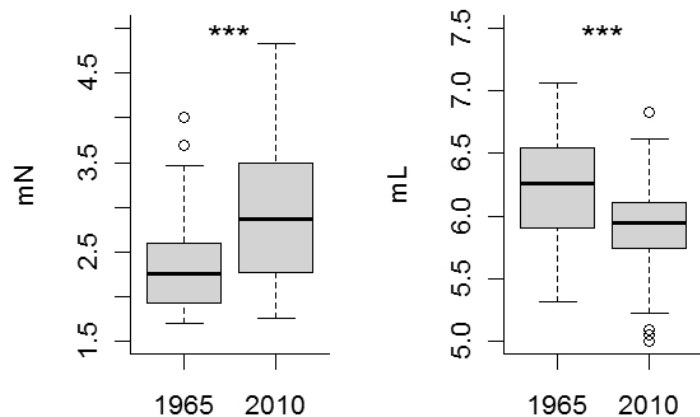


Abb. 9: Unterschiede in mittleren Ellenberg-Zeigerwerten pro Plot für Stickstoff (N) und Lichtverfügbarkeit (L) der Waldbodenvegetation zwischen den Untersuchungsjahren. $p<0.05$: *; $p<0.01$: **; $p<0.001$: ***.

Diskussion

Generelle Trends

Entgegen unserem ersten Eindruck, dass im Jahr 2010 gerade im nördlichen Teil des UG noch großflächig sehr nährstoffarme Kiefernwälder vorhanden waren, zeigt die Untersuchung, dass in den vergangenen 45 Jahren auch im nördlichen Unterspreewald-Randgebiet massive eutrophierungsbedingte Veränderungen der Waldvegetation stattgefunden haben. Dagegen scheint es zu keiner weiteren vegetationswirksamen Veränderung der Bodenfeuchte mehr gekommen zu sein, und kronenschlussbedingte Vegetationsveränderungen waren abhängig vom Standort.

Der Eutrophierungseffekt im UG entspricht den Befunden zahlreicher Vergleichsuntersuchungen in Mitteleuropa, die besonders auf sauren, nährstoffarmen Böden eine flächendeckende Zunahme von Stickstoffzeigern in der Bodenvegetation und damit einen Anstieg der Ellenberg-Zeigerwerte für N spätestens seit Mitte der 1980er Jahre dokumentiert haben (zur Übersicht s. SCHMIDT 1999, LEUSCHNER & ELLENBERG 2010). Er deckt sich mit den von JENSSEN & HOFMANN (2005) für Kiefernwälder des nordostdeutschen Tieflands beschriebenen Grundzügen. Auch bisherige Plot-basierte Vergleichsuntersuchungen aus bodensauren Kiefernwäldern verschiedener Regionen Mitteleuropas (ROST-SIEBERT 1988, RODENKIRCHEN 1992, AMARELL 2000, ZERBE et al. 2000, DZWONKO & GAWRONSKI 2002) fanden grundsätzlich ähnliche Tendenzen. Diese decken allerdings meist keine extrem armen Standorte ab, basieren nur auf einer geringen Zeitspanne zwischen den Aufnahmen oder beziehen sich nicht auf eine repräsentative Anzahl von Aufnahmeflächen. Das Beispiel der detaillierten und umfangreichen Vegetationsaufnahmen von KLEMM (1965) aus dem Unteren Spreewald zeigt, wie wichtig gut dokumentierte historische Daten sind, vor allem, wenn es sich um längere Zeiträume zwischen den Untersuchungsjahren handelt, wie sie zur Erforschung von Waldökosystemen nötig sind. Insbesondere Analysen über einen größeren standörtlichen Gradienten, die z. B. die Veränderung der standörtlichen Amplitude von Arten anzeigen, sind nur über Dauerflächen möglich.

Die veränderte Artenzusammensetzung machte es wenig sinnvoll, die neuen Vegetationsaufnahmen der ursprünglichen Klassifikation hinzuzufügen, zumal syntaxonomische Einordnungen damals oft stark vom Leitbild der vermuteten potenziellen natürlichen Vegetation beeinflusst waren und KLEMM (1967, 1969) sein Hauptaugenmerk auf die Bodenfeuchte gelegt hat. Stattdessen spielen vor allem Veränderungen in der Nährstoffverfügbarkeit und nachrangig auch veränderte Lichtverhältnisse eine Rolle.

Auffällig ist insbesondere der Rückgang der Flechten-Kiefernwälder des Cladonio-Pinetum. Dieser ist weithin bekannt (z. B. JENSSEN & HOFMANN 2005) sowie Einstufung als ‚vom Aussterben bedroht‘ in der Roten Liste der Pflanze-

sellschaften Deutschlands, RENNWALD 2000), konkretere Analysen über das Ausmaß liegen jedoch meist nur aus Nordwestdeutschland vor. So waren historisch belegte Bestände in den Niederlanden (DIRKSE & VAN DOBBEN 1989) und in Niedersachsen westlich der Weser (HEINKEN 1995) bereits Anfang der 1990er Jahre weitgehend verschwunden, und im Naturwald „Kaarßer Sandberge“ in der Unteren Mittelelbe-Niederung sind Flechten-Kiefernwälder seit Mitte der 1960er Jahre auf weniger als ein Viertel der ursprünglichen Fläche zusammengeschrumpft (FISCHER et al. 2009). Auch in der Jahrzehnte stark durch Immissionen und Harnstoff-Düngung belasteten Dübener Heide (AMARELL 2000) und in der durch reichere Sande gekennzeichneten Menzer Heide in Nordbrandenburg (s. ZERBE et al. 2000) waren historisch belegte Flechten-Kiefernwälder schon Ende der 1990er Jahren nicht mehr vorhanden. Unter Annahme einer mehr oder weniger zufälligen Probenflächenauswahl in unserer Studie können wir ihren Rückgang im UG seit 1965 auf mindestens 85 % quantifizieren. Während die Flechten-Kiefernwälder 1965 vielfach flächendeckend auf den armen und trockenen Sanden vorkamen (KLEMM 1967, 1969), scheint ihr Vorkommen im Jahr 2010 weitgehend auf Sonderstandorte mit geringer Streuproduktion (Auflichtungen, Kuppen und Wegränder) beschränkt zu sein.

Die Änderungen auf weniger extremen, von Natur aus nährstoffreicheren und naturschutzfachlich nachrangigen Standorten sind demgegenüber weniger beachtet worden (s. aber AMARELL 2000 und ZERBE et al. 2000), jedoch mindestens ebenso massiv. Die Zunahme von – meist grasreichen – Kiefernwäldern vom Typ der *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft ist weithin bekannt (HEINKEN 2008, s. a. HOFMANN et al. 1990, JENSSEN & HOFMANN 2005), aber ebenfalls selten quantifizierbar. Im UG können wir anhand der Plot-Bilanzen eine Zunahme zwischen 1965 und 2010 um ca. 150 % annehmen. Moosreiche Kiefernwälder vom Typ des *Leucobryon*-Pinetum sind offenbar noch in ähnlicher Fläche vorhanden, doch haben sie ihre Wuchsorte auf Kosten der Flechten-Kiefernwälder stark zu den ärmsten Standorten hin verlagert.

Folgende Seiten:

Tab. 1: Vegetationstabelle der Kiefernwälder des nordöstlichen Unterspreewald-Randgebietes. Dargestellt sind die Veränderungen auf 77 Probeflächen (Plots) zwischen 1965 und 2010, unterteilt nach den drei Haupt-Waldtypen (Stetigkeiten der Arten in %). Rahmen: Trennarten der Waldtypen 1965; Fettdruck: signifikante Zu- oder Abnahme (= mindestens doppelte Stetigkeit) im betreffenden Waldtyp. M: Moos; F: Flechte. Gefährdungsgrade nach KLAUITTER et al. (2002), OTTE & RÄTZEL (2004) und RISTOW et al. (2006): D: Datenlage ungenügend; V: Vorwarnliste; 3: gefährdet; 2: stark gefährdet. Gesamtentwicklung nach Tab. 2: E: Einwanderer; G: Gewinner; V: Verlierer. Bestandsentwicklung im Spreewald nach PETRICK et al. (2011): ↑ in Ausbreitung, ↔ gleichbleibend, ↓ rückläufig, ? unklar, – nicht eingeschätzt. *: nur wenige Werte für die Mittelwertbildung vorhanden.

Waldtyp	oligotroph		mesotroph		eutroph		Gefährdungsgrad	Gesamtentwicklung	Bestandsentwicklung Spreewald
Jahr der Aufnahme	1965	2010	1965	2010	1965	2010			
Zahl der Aufnahmen (Plots)	31	31	31	31	15	15			
Höhe Baumschicht [m]	14,9	17,4	17,6	20,8	17,0	19,7			
Deckung 1. Baumschicht [%]	29	34	28	30	20	35			
Deckung 2. Baumschicht [%]	0	2	1	12	2	17			
Deckung Strauchschicht [%]	1	2	6	6	13	4			
Deckung Krautschicht [%]	13	21	75	66	84	58			
Deckung Mooschicht [%]	36	75	28*	29	6*	21			
Artenzahl Gefäßpflanzen	6,3	12,8	16,0	23,4	18,9	22,3			
Artenzahl Moose	3,9	4,6	3,8	6,0	3,3	6,2			
Artenzahl Flechten	7,7	1,3	1,5	0,1	0,0	0,1			

Baumschicht

Pinus sylvestris	100	100	100	97	93	100			↔
Betula pendula	23	13	68	52	73	73			↔
Betula pubescens			23	19	40	20			?
Quercus robur	3	3	19	19	40	47			↔
Prunus serotina				19		20			↑
Fagus sylvatica						13			↔
Sorbus aucuparia		3	6	6	13	13			↔
Picea abies				16	20	7			–
Frangula alnus		3		16		7			↔

Strauchschicht

Frangula alnus		23	52	97	73	100			↔
Pinus sylvestris	16	87	48	55	40	40	G		↔
Betula pubescens		29	16	29	33	13			?
Quercus robur	6	100	19	94	20	87	G		↔
Sorbus aucuparia		45	26	94	40	93	G		↔
Prunus serotina		35	6	52		73	G		↑
Quercus rubra		29		74		40	E		↑
Acer platanoides		10		19		7	E		↔
Fagus sylvatica		6		52		47	E		↔
Carpinus betulus				10		13			↔
Populus tremula				13					↔
Prunus mahaleb		6		6		13	E		–
Sorbus intermedia				3		13			–
Betula pendula	10	10	35	19	33	13			↔
Picea abies		3	6	16	20	7			–

Kraut- und Mooschicht:

D oligotroph (Cladonio-Pinetum-Typ)

± konstant

M Ptilidium ciliare	65	45	3	6		V	V
---------------------	----	----	---	---	--	---	---

Abnahme/Verschwinden

F Cladonia gracilis	71	19	6		7		V
M Dicranum spurium	55	23				3	V
F Cladonia rangiferina	61	3				2	V
F Cladonia uncialis	61	3				D	V
F Cladonia arbuscula subsp. squarrosa	45	13		3		G	V
F Cladonia ciliata	45	6	3			3	V
F Cladonia arbuscula subsp. mitis	52	13	3	3		V	V
F Cladonia phyllophora	32	10					V
F Cetraria aculeata	39					V	V
F Cladonia portentosa	23	6				3	

Fortsetzung Tab. 1:

Waldtyp		oligotroph		mesotroph		eutroph			
Jahr der Aufnahme		1965	2010	1965	2010	1965	2010		
	Corynephorus canescens	16				7	7		↔
	Carex ericetorum	10						V	↔
M	Polytrichum piliferum	10	3						
F	Cladonia pleurota	10	3						
F	Cladonia foliacea	10						V	
F	Cladonia cervicornis subsp. verticillata	10						V	
D oligo- und mesotroph (Cladonio- und Leucobryo-Pinetum-Typ)									
Abnahme/Verschwinden									
	Calluna vulgaris	68	35	55	13	20		V	↓
F	Cladonia macilenta	19	3	29	3			V	
F	Cladonia pyxidata	74	19	29				V	
F	Cladonia furcata	81	16	19	3			V	
F	Cladonia squamosa	77	10	23				3	V
F	Cladonia deformis	52		16				3	V
Zunahme/Einwanderung									
M	Hypnum cupressiforme	74	100	65	74	7	87		G
M	Dicranum scoparium	81	97	35	39	7	47		G
M	Dicranum polysetum	42	77	45	26		20	V	
M	Campylopus introflexus		19		10				E
M	Ceratodon purpureus		10		6				E
D meso- und eutroph (Leucobryo-Pinetum- und Deschampsia-Pinus-Typ)									
± konstant									
	Vaccinium myrtillus	26	39	100	97	80	80		G ↔
	Frangula alnus	10	26	87	97	80	100		↔
	Molinia caerulea	19	16	77	71	80	60		↓
	Carex pilulifera	16	19	74	68	80	47	V	↔
	Pteridium aquilinum	3	6	61	68	33	47	G	↔
	Maianthemum bifolium		3	32	45	40	80	G	↔
	Luzula pilosa			32	16	60	60		↔
Zunahme/Einwanderung									
	Sorbus aucuparia		45	68	94	73	93	G	↔
	Melampyrum pratense	3	13	65	45	27	33		↔
	Dryopteris carthusiana		19	26	61	33	60	G	↔
	Rubus idaeus		3		45		60	E	↔
M	Aulacomium androgynum		3		29		47	E	
	Mycelis muralis				23	7	27		↔
	Milium effusum				23		27	E	↔
M	Lophocolea bidentata		3		10		13		
D eutroph (Deschampsia-Pinus-Typ)									
± konstant									
	Lysimachia vulgaris			3	6	47	47		↔
	Convallaria majalis		3	3	6	13	20	G	↔
Abnahme/Verschwinden									
	Anthoxanthum odoratum			13	6	33	13		↔
	Luzula multiflora			10	3	27		V	↔
	Agrostis capillaris	10	3	6	3	47	20		↔
	Epilobium angustifolium	3			3	33	7		↔
	Nardus stricta			6	3	13		V	↓
	Poa pratensis	3				20	7		↔
	Potentilla erecta					27			↓
	Viola riviniana					20			↔
	Carex paniculata					20			↓

Fortsetzung Tab. 1:

	Waldtyp	oligotroph		mesotroph		eutroph				
	Jahr der Aufnahme	1965	2010	1965	2010	1965	2010			
Zunahme/Einwanderung										
M	Calamagrostis epigejos	6	16	23	65	87	80	G	↑	
	Scleropodium purum		19	13	71	67	100	G		
	Rubus fruticosus agg.		13	3	42	33	60	G	↔	
M	Poytrichum formosum		26	6	32	33	27	G		
	Galeopsis sp.		10	3	13	20	33		—	
	Hieracium sp.		13	3	13	27	33		—	
M	Calamagrostis canescens		3		13	13	20		↑	
	Moehringia trinervia		10		48	20	73	G	↔	
	Plagiomnium affine		3		35	27	60	G		
	Holcus mollis		3	6	10	33	67	G	↔	
	Fallopia dumetorum		6		6		27	W	↔	
	Urtica dioica				3		20		↑	
	Chelidonium majus						13		↑	
	Arrhenatherum elatius						13		↔	
Sonstige Arten										
± konstant										
M	Deschampsia flexuosa	77	100	100	100	93	100	V	↔	
	Quercus robur	48	100	94	94	73	87		↔	
	Pleurozium schreberi	58	97	77	81	73	60	G		
M	Pinus sylvestris	45	94	87	71	67	67	G	↔	
	Pohlia nutans	65	71	68	48	67	40	V		
	Vaccinium vitis-idaea	16	19	32	35	53	20	G	↔	
	Rumex acetosella	26	16	16	13	33	20		↔	
	Festuca ovina	32	29		10	13	20		↔	
	Hypochaeris radicata	3	19	3	6	20	20		↔	
	Holcus lanatus		6	3	6	13	13		↔	
	Hedera helix		3		6	20			↔	
	Festuca rubra				13	7	7		↔	
	Hieracium pilosella		3	3	3	7	13		↔	
	Senecio sylvaticus	3	3		3	7	13		↔	
	Campanula rotundifolia	3		10	3				↓	
	Sorbus intermedia		3		6		13		—	
	Taraxacum officinale agg.			3		7	13		—	
	Galium aparine					7	13		↑	
	M	Polytrichum juniperinum			3	10		7		
	F	Cladonia cornuta			13				2	
	M	Dicranella heteromalla				10				
Abnahme/Verschwinden										
M	Leucobryum glaucum	48	45	61	10	47	20	V	V	
	Betula sp.	13		39	3	53	7			
Zunahme/Einwanderung										
M	Brachythecium sp.		42		94		80		E	
	Prunus serotina		35	6	52		73	G		
	Carex arenaria		10		10		20		↔	

Arten mit geringer Stetigkeit:

Baumschicht: *Populus tremula*: 3 in Spalte 4; *Pseudotsuga menziesii*: 7 in 6; *Quercus rubra*: 6 in 4.

Strauchschicht: *Acer pseudoplatanus*: 6 in Spalte 4, 7 in 6; *Acer* sp.: 7 in 6; *Alnus glutinosa*: 7 in 5; *Betula* sp. 3 in 4; *Corylus avellana*: 7 in 6; *Euonymus europaeus*: 3 in 4, 7 in 6; *Prunus padus*: 3 in 4; *Pseudotsuga menziesii*: 3 in 4, 7 in 6; *Robinia pseudoacacia*: 6 in 2; *Taxus baccata*: 7 in 6; *Ulmus glabra*: 7 in 6.

Fortsetzung Tab. 1:

Krautschicht: *Anemone nemorosa*: 7 in Spalte 5, 7 in 6; *Carex acutiformis*: 3 in 4, 7 in 6; *Carex leporina*: 7 in 6; *Carex nigra*: 7 in 6; *Cirsium arvense*: 3 in 4; *Cirsium palustre*: 7 in 5; *Dactylis glomerata*: 7 in 6; *Danthonia decumbens*: 7 in 5; *Deschampsia cespitosa*: 3 in 4, 7 in 5; *Dryopteris filix-mas*: 3 in 2, 3 in 4; *Elytrigia repens*: 7 in 6; *Equisetum arvense*: 7 in 5; *Festuca psammophila*: 7 in 6; *Galium palustre*: 7 in 5; *Genista pilosa*: 3 in 1, 6 in 3; *Humulus lupulus*: 3 in 2, 3 in 4, 7 in 6; *Impatiens parviflora*: 6 in 4; *Juncus effusus*: 3 in 4, 7 in 6; *Lactuca serriola*: 3 in 2; *Poa nemoralis*: 7 in 5; *Poa palustris*: 7 in 6; *Polygonatum odoratum*: 3 in 4; *Ribes uva-crispa*: 3 in 4; *Robinia pseudoacacia*: 6 in 2; *Rosa* sp.: 7 in 6; *Rumex acetosa*: 3 in 2, 7 in 5, 7 in 6; *Solanum dulcamara*: 3 in 4, 7 in 6; *Solidago virgaurea*: 3 in 4, 7 in 6; *Spergula morisonii*: 3 in 1, 3 in 2; *Ulmus glabra*: 3 in 2, 7 in 6; *Vicia sepium*: 7 in 6; *Vicia* sp.: 7 in 6.

Moose: *Brachythecium albicans*: 3 in Spalte 2; *Cephaloziella divaricata*: 6 in 1; *Lophocolea heterophylla*: 7 in 6; *Mnium hornum*: 7 in 6; *Rhytidiadelphus squarrosus*: 3 in 4; *Rhytidiadelphus triquetrus*: 3 in 4; *Thuidium tamariscinum*: 3 in 4.

Flechten: *Cladonia coniocraea*: 6 in Spalte 3; *Cladonia crispata*: 6 in 1; *Cladonia fimbriata*: 3 in 1, 7 in 6; *Cladonia glauca*: 3 in 1; *Cladonia* sp.: 6 in 2, 7 in 6; *Cladonia zopfii*: 3 in 2.

Abundanzveränderungen einzelner Arten

Trotz der gut dokumentierten Daten von KLEMM (1965) sind Fehlerquellen bei unterschiedlichen Bearbeitern und einem derart langen Untersuchungszeitraum nicht auszuschließen. So müssen nicht alle in Tab. 1 und 2 dokumentierten Veränderungen in der Stetigkeit und erst recht im Deckungsgrad reale Vegetationsveränderungen widerspiegeln. Die zweite Baumschicht, die Strauchschicht und die Krautschicht sind 1965 und 2010 offenbar unterschiedlich abgegrenzt worden. So sind die Abnahme der Strauchschicht-Deckung im eutrophen Waldtyp und von *Betula*-Arten in der Krautschicht vermutlich Artefakte. Einige Einwanderer (*Carex arenaria*, *Ceratodon purpureus*, *Fagus sylvatica* und *Rubus idaeus*) waren auch 1965 schon vorhanden, fehlten aber in den ausgewählten Plots. Bei wenigen Arten, etwa *Aulacomnium androgynum*, gehen wir davon aus, dass sie 1965 übersehen worden waren. Auch die Ausbreitung der eher oligotrophe Verhältnisse anzeigenden Moose *Dicranum polysetum*, *D. scoparium* und *Hypnum cupressiforme* im eutrophen Waldtyp (wo sie auch 2010 meist nur in wenigen Exemplaren vorkamen) sollte nicht überbewertet werden.

Zurückgegangen sind im Wesentlichen anspruchslose, azidotolerante Magerkeitszeiger, während insbesondere Stickstoffzeiger und Laubgehölze stark zugenommen haben. Beide Tendenzen sind offenbar für nordostdeutsche Sand-Kiefernwälder typisch (AMARELL 2000, ZERBE et al. 2000).

Die stärksten Verluste sind dabei unter den bodenbewohnenden Strauchflechtenarten (*Cladonia* spp., *Cetraria aculeata*) zu verzeichnen. Experimentelle Studien haben gezeigt, dass die Deckung epigäischer Flechten bei Düngung sehr stark abnimmt (NOHRSTEDT 1998). Wichtiger als die direkte schädliche Wirkung von Stickstoff auf Flechten scheint ihre geringe Konkurrenzfähigkeit zu sein. Mit ihrer geringen Wachstumsrate sind Bodenflechten gut an extreme Standorte bezüglich Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit angepasst und können so Standorte besiedeln,

Tab. 2: Arten mit signifikanter Abnahme in Deckung und/oder Stetigkeit (Verlierer) zwischen 1965 und 2010, Arten mit signifikanter Zunahme in Deckungsgrad und/oder Stetigkeit (Zahl der Probeflächen mit Vorkommen) zwischen 1965 und 2010 bei gleichzeitigem Vorkommen im Jahr 1965 (Gewinner) bzw. Nicht-Vorkommen im Jahr 1965 (Einwanderer). M: Moos; F: Flechte. Unterschiede der grau hinterlegten Arten sind auf der Landschaftsebene bzw. über das Standortsspektrum nicht konsistent.

Verlierer	Deckung	Stetigkeit	Gewinner	Deckung	Stetigkeit
F <i>Cladonia arbuscula</i>	x	x	<i>Dryopteris carthusiana</i>	x	x
F <i>Cladonia ciliata</i>	x	x	M <i>Hypnum cupressiforme</i>	x	x
F <i>Cladonia deformis</i>	x	x	<i>Moehringia trinervia</i>	x	x
F <i>Cladonia furcata</i>	x	x	M <i>Plagiomnium affine</i>	x	x
F <i>Cladonia gracilis</i>	x	x	<i>Quercus robur</i>	x	x
F <i>Cladonia macilenta</i>	x	x	M <i>Scleropodium purum</i>	x	x
F <i>Cladonia mitis</i>	x	x	<i>Sorbus aucuparia</i>	x	x
F <i>Cladonia pyxidata</i>	x	x	<i>Rubus fruticosus</i> agg.	x	x
F <i>Cladonia rangiferina</i>	x	x	<i>Convallaria majalis</i>	x	
F <i>Cladonia squamosa</i>	x	x	<i>Dicranum scoparium</i>	x	
F <i>Cladonia unciales</i>	x	x	<i>Holcus mollis</i>	x	
F <i>Cetraria aculeata</i>	x	x	<i>Majanthemum bifolium</i>	x	
M <i>Dicranum spurium</i>	x	x	<i>Pinus sylvestris</i>	x	
M <i>Leucobryum glaucum</i>	x	x	M <i>Pleurozium schreberi</i>	x	
<i>Calluna vulgaris</i>	x		<i>Prunus serotina</i>	x	
<i>Carex pilulifera</i>	x		<i>Pteridium aquilinum</i>	x	
F <i>Cladonia phylophora</i>	x		<i>Vaccinium myrtillus</i>	x	
<i>Deschampsia flexuosa</i>	x		<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	x	
<i>Luzula multiflora</i>	x		<i>Calamagrostis epigejos</i>		x
M <i>Pohlia nutans</i>	x		M <i>Polytrichum formosum</i>		x
M <i>Ptilidium ciliare</i>	x				
			Einwanderer	Deckung	Stetigkeit
			<i>Acer platanoides</i>	x	x
			M <i>Aulacomnium androgynum</i>	x	x
			M <i>Brachythecium</i> sp.	x	x
			M <i>Campylopus introflexus</i>	x	x
			<i>Fagus sylvatica</i>	x	x
			<i>Fallopia dumetorum</i>	x	x
			<i>Milium effusum</i>	x	x
			<i>Prunus mahaleb</i>	x	x
			<i>Quercus rubra</i>	x	x
			<i>Rubus idaeus</i>	x	x
			M <i>Ceratodon purpureus</i>	x	

an denen die Konkurrenz durch höhere Pflanzen weitgehend fehlt (LECHOWICZ & ADAMS 1973). Dagegen wird ihre Konkurrenzkraft in eutrophierten Habitaten gegenüber schneller, höher und dichter wachsenden Moosen und Gefäßpflanzen stark beeinträchtigt.

Auch wenn die Moosdeckung insgesamt zugenommen hat, gibt es dennoch Moose unter den Verlierern. Diese sind meist akrokarpe Laubmoose bzw. in Brandenburg zumindest bereits auf der Vorwarnliste der Roten Liste (KLAWITTER et al. 2002) stehende Sippen. Das Lebermoos *Ptilidium ciliare* und besonders *Dicranum spurium* haben ähnliche ökologische Ansprüche wie die Strauchflechten. Akrokarpe Laubmoose wie die *Dicranum*-Arten (am stärksten *D. spurium*) werden in Kiefernwäldern durch Streunutzung gefördert bzw. durch Stickstoffeinträge

Tab. 3: Charakterisierung der als Einwanderer, Gewinner und Verlierer eingeteilten Arten durch mittlere Ellenberg-Zeigerwerte. $p < 0.05$: *; $p < 0.01$: **; $p < 0.001$: ***.

Mittlerer Zeigerwert	Einwanderer	Gewinner	Verlierer	p
mN	4.1	3.3	1.9	***
mR	4.6	3.4	2.4	*
mL	5.6	5.5	6.7	$p > 0.05$
mF	4.7	5.0	4.9	*

zurückgedrängt (BEER & EWALD 2005, P. FISCHER et al., unveröff. Daten). Für *Leucobryum glaucum* ist der Rückgang auch von AMARELL (2000) und ZERBE et al. (2000) belegt.

Unter den Gefäßpflanzen weist *Calluna vulgaris* als typische Art offener Heiden den stärksten Rückgang auf, und einige ökologisch ähnlich einzustufende Arten wie *Genista pilosa*, *Nardus stricta* und *Potentilla erecta* sind ebenfalls seltener geworden oder ganz verschwunden.

Für die meisten Gewinner und Einwanderer im UG ist dies auch in anderen Studien aus mitteleuropäischen Wäldern dokumentiert. So konnten ZERBE et al. (2000) in nordbrandenburgischen Kiefernwäldern seit Mitte der 1960er Jahre eine signifikante Zunahme von *Fagus sylvatica*, *Frangula alnus*, *Prunus serotina*, *Quercus*-Arten und *Sorbus aucuparia* feststellen, und *Fagus sylvatica* ist auch in Laubwäldern in ganz Mitteleuropa auf dem Vormarsch (VERHEYEN et al. 2012). *Acer platanoides* gehört zu den Baumarten, die anthropogen am meisten gefördert wurden und auch in naturnahe Waldgesellschaften eindringen (KOWARIK 2010). Bis ins 19. Jahrhundert hinein war der Spitz-Ahorn in Berlin-Brandenburg selten (u. a. ASCHERSON 1864). Er profitiert von der allgemeinen Eutrophierung der Landschaft und breitet sich vor allem von Anpflanzungen entlang der Straßen aus (KOWARIK 2010). Auffällig bei den Gehölzen ist die Einwanderung bzw. Zunahme mehrerer nach KOWARIK (2010) in Deutschland als besonders problematisch geltender Neophyten seit 1965, insbesondere *Prunus serotina* und *Quercus rubra*. Die Ausbreitung von *Prunus serotina* erfolgte vermutlich spontan von bereits 1965 vorhandenen Diasporenquellen, denn die Zeit der aktiven Einbringung in Wälder lag nach STARFINGER et al. (2003) und KOWARIK (2010) vor diesem Zeitpunkt. Zahlreiche *Quercus rubra*-Bestände sind in den letzten Jahrzehnten im UG angelegt worden; aus diesen heraus erfolgte offenbar eine teils massive Naturverjüngung in angrenzende Kiefernwälder durch Hähersaat (vgl. KOWARIK 2010).

Die Zunahme vieler Arten (*Calamagrostis epigejos*, *Dryopteris carthusiana*, *Galeopsis tetrahit*, *Mycelis muralis*, *Moehringia trinervia*, *Rubus fruticosus* agg., *R. idaeus* und *Urtica dioica*) ist nicht nur für bodensaure Kiefernwälder (MEDWECKA-KORNÁS & GAWRÓNSKI 1990, LAUER 1991, AMARELL 2000, ZERBE et al.

2000), sondern auch für bodensaure oder mesophile Laubwälder (z. B. DIEKMANN et al. 1999, GREGOR & SEIDLING 1999, VERHEYEN et al. 2012) in Mitteleuropa und Süd-Skandinavien typisch. Die – im UG sehr moderate – anhaltende Vergrasung von nordostdeutschen Kiefernwäldern durch *Calamagrostis epigejos* war bereits Thema zahlreicher ökologischer Studien (u. a. BERGMANN 1990, BOLTE & ANDERS 1995) und wird hauptsächlich als eine Folge von N-Einträgen in oligotrophe Wälder angesehen (HOFMANN et al. 1990, HEINSDORF 1993, BOLTE & ANDERS 1995). Generell sind Gräser in der Lage, erhöhte N-Vorräte schnell in Biomasse umzusetzen (NORDIN et al. 2005). *Dryopteris carthusiana* scheint in Laubwäldern die Art mit der stärksten Zunahme zu sein (VERHEYEN et al. 2012). Für *Milium effusum* als typische Laubwaldart ist die Zunahme in Kiefernwäldern bisher nicht belegt, aber auch in Laubwäldern zeigt es eine positive Tendenz (VERHEYEN et al. 2012).

Nicht alle bei uns beobachteten Tendenzen stimmen jedoch mit Literaturangaben überein: So haben etwa *Agrostis capillaris*, *Convallaria majalis*, *Majanthemum bifolium* und *Pteridium aquilinum* andernorts in Kiefernwäldern eutrophierungsbedingt abgenommen (MEDWECKA-KORNÁS & GAWRÓNSKI 1990, AMARELL 2000, ZERBE et al. 2000). Selbst Arten, die üblicherweise mit Eutrophierung abnehmen, scheinen damit aufgrund der ursprünglich extremen Nährstoffarmut im UG noch zu profitieren. Bei anderen Arten (z. B. *Carex pilulifera* und *Pohlia nutans*) sind unterschiedliche Entwicklungstendenzen berichtet worden (vgl. ZERBE et al. 2000, AMARELL 2000, MÄKIPÄÄ & HEIKKINEN 2003). Unsere Ergebnisse demonstrieren in einem einzigen Datensatz, dass es vom Standort abhängig sein kann, wie sich eutrophierungsbedingte Vegetationsveränderungen auswirken können (s. dazu bereits SCHMIDT 1991): So reagiert *Deschampsia flexuosa* im UG sehr differenziert auf die veränderten Nährstoffbedingungen. Sie hat sich in den letzten 45 Jahren vor allem auf den ärmsten Flächen sehr stark ausgebreitet (vgl. DIRKSE & VAN DOBBEN 1989, HEINSDORF 1993, KELLNER & REDBO-TORSTENSSON 1995). Wegen ihrer starken Abnahme auf den meso- bis eutrophen Flächen, wo sie von konkurrenzstärkeren Arten verdrängt wurde, ist sie dennoch insgesamt im UG als Verlierer anzusehen. Auch *Vaccinium myrtillus* hat seine nährstoffbedingte Verbreitungsgrenze in die ärmsten Standorte hinein ausgedehnt, während es auf meso- und eutrophen Plots, wie auch bei ZERBE et al. (2000), keine Veränderung zeigte.

Die Zunahme des Deckungsgrades der Moosschicht auf den ärmsten Standorten und von Moosarten insgesamt sind ebenfalls ganz wesentlich Eutrophierungseffekte, obwohl die Moosschicht in Düngungsversuchen in der Regel abnahm (MÄKIPÄÄ 1994, NORDIN et al. 2005): Die anhaltende Ausbreitung konkurrenzstarker pleurokarper Laubmoose (insbesondere *Brachythecium* spp., *Pleurozium schreberi* und *Scleropodium purum*) auf Kosten von Akrokarpn und Strauchflechten scheint generell typisch zu sein für arme Sand-Kiefernwälder, d. h. auf Standorten, wo sich Gefäßpflanzen wie *Deschampsia flexuosa* (noch) nicht durchgesetzt haben (FISCHER et al. 2009, eigene Beobachtungen). Sowohl Eutrophierung durch Stick-

stoff wie auch ausbleibende Streunutzung sind hierfür mögliche Ursachen (BEER & EWALD 2005). *Brachythecium oedipodium* und *B. rutabulum* wachsen insbesondere auf Laubstreu (MÄKIPÄÄ & HEIKKINEN 2003) und ihre starke Ausbreitung ist auch andernorts belegt (z. B. ZERBE et al. 2000, MÄKIPÄÄ & HEIKKINEN 2003). *Plagiomnium affine* wird ebenfalls durch Streunutzung zurückgedrängt (BEER & EWALD 2005) und profitiert durch starke Eutrophierung in Kiefernwäldern (AMARELL 2000). Gut erklärbar ist auch die stärkere Zunahme von *Scleropodium purum* als von *Pleurozium schreberi*, denn es ist die am schnellsten wachsende pleurokarpe Art in Kiefernwäldern (HEINKEN & ZIPPEL 2004) und kann sich so auf etwas reicheren Standorten auf Kosten von *P. schreberi* ausbreiten (ZERBE et al. 2000, JENSSEN & HOFMANN 2005). Das Kaktusmoos (*Campylopus introflexus*) gilt in Deutschland als problematischer Neophyt (KOWARIK 2010). Es trat erst 1967 und damit nach der Erstaufnahme unserer Plots in Deutschland auf (BENKERT 1971) und hat sich seitdem auf armen Sandstandorten in ganz Norddeutschland stark ausgebreitet (KOWARIK 2010). Im UG bildet es wie allgemein in Nordostdeutschland (KÜRSCHNER & RUNGE 1997) keine Dominanzbestände und ist daher sicher auch nicht – wie auf Dünen von Nordseeinseln – für den Rückgang von Strauchflechten verantwortlich.

Interessant ist ein abschließender Vergleich der Verlierer, Gewinner und Einwanderer mit der Bestandsentwicklung der Gefäßpflanzen in der Spreewald-Region seit der Flora von KRAUSCH (1955), wie sie in der Spreewald-Flora (PETRICK et al. 2011) dargestellt ist (s. Tab. 1). Er zeigt, dass die vielfach auf der subjektiven Erfahrung der Ortskenner beruhende Einschätzung bei PETRICK et al. (2011) sich gerade bei etwas selteneren Arten auch in unserer Studie wiederfindet. Die bei uns belegte massive Ausbreitung vieler häufiger Arten in zuvor nicht besiedelte Habitate bzw. Flächen findet sich in solchen halbquantitativen Einschätzungen dagegen offenbar meist nicht wieder.

Ursachen der Vegetationsveränderungen

Häufig werden die Vegetationsveränderungen in nordostdeutschen Kiefernbeständen weitgehend auf atmosphärische Stickstoff-Einträge bzw. auf eine Kombination solcher Immissionen und (Harnstoff-)Düngungen der Wälder zurückgeführt (z. B. HOFMANN et al. 1990, AMARELL 2000, JENSSEN & HOFMANN 1995). Allerdings spielen Nährstoffeinträge und der Landnutzungswandel – insbesondere die Aufgabe der Streunutzung – zusammen (s. a. ROST-SIEBERT 1988, RODENKIRCHEN, 1992, ZERBE et al. 2000, DZWONKO & GAWRONSKI 2002), und ihr Anteil an den Veränderungen lässt sich kaum bestimmen (s. a. PRIETZEL et al. 2006). Es ist davon auszugehen, dass vor der Erstaufnahme der Plots im UG Streunutzung üblich war, d. h. durch das Abplaggen der Humusaufgabe wurden in großem Maße pflanzenverfügbare Nährstoffe dauerhaft entfernt. So gehen die meisten Flechten-Kiefernwälder in Mitteleuropa vermutlich auf Streunutzung zurück (HEINKEN 2008).

Neben der Streunutzung sind manche Bestände möglicherweise auch beweidet worden und damit einer weiteren degradierenden Nutzung ausgesetzt gewesen. Seitdem konnten bis heute in der Streu wieder Nährstoffe im Auflagehumus akkumulieren, und es setzte eine Sukzession zu weniger nährstofflimitierten Waldtypen ein (vgl. HEINKEN 1999, 2008, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Diese Sukzession führt auf den oligotrophen Standorten (zunächst) zu artenarmen Kiefernwäldern des Leucobryo-Pinetum. Auf reicheren kommt es – wie die hinzukommenden Laubwaldarten besonders in der Strauchschicht anzeigen – zu einer raschen Entwicklung in Richtung auf die potenziell-natürlichen Eichen- bzw. Buchen-Mischwälder (s. a. HEINKEN 1999, ZERBE et al. 2000). Im eutrophen Waldtyp wird, mehr als in den beiden anderen Waldtypen, der Substitutionscharakter der Kiefernwälder deutlich. Allerdings kann dieser natürliche Prozess durch die N-Einträge in die Bestände beschleunigt werden (rasche Humusakkumulation; verbesserte Nährstoff-Bedingungen für Keimung und Etablierung von *Quercus robur* und *Betula pendula*, RODENKIRCHEN 1992).

Im engeren Einflussbereich basenreicher Immissionen (alkalische Flugaschen von Braunkohle-Kraftwerken der Dübener Heide und der Niederlausitz, Zementwerk Rüdersdorf) haben sich – anders als im UG – in den letzten Jahrzehnten spezielle Kiefernwald-Typen mit zahlreichen Basen- und Kalkzeigern wie *Brachypodium sylvaticum*, *Fragaria vesca* und auf nährstoffarmen Standorten auch Pyrolaceen ausgebildet (z. B. AMARELL 2000, HEINKEN 2008). Dies ist im UG nicht der Fall (Wirksamkeit vom Emittenten ca. 10-15 km, AMARELL 2000). Vielmehr führen wir den Anstieg der mittleren Reaktionszahlen auf die enge Korrelation zwischen der mittleren N- und mittleren R-Zahl der Plots zurück, die für Waldstandorte typisch ist (DIEKMANN et al. 1999, SEIDLING & FISCHER 2008, VERHEYEN et al. 2012). Die Ursache liegt darin, dass Pflanzenarten mit einer höheren N-Zahl fast durchweg auch eine höhere R-Zahl aufweisen und viele heute verschwundene N-Mangelzeiger als Starksäure-Zeiger eingestuft werden. Die pH-Werte im Oberboden von Sand-Kiefernwäldern, die jenen im UG vergleichbar sind, liegen heute fast durchweg im stark sauren Bereich (pH[KCl] um und unter 3,5) und damit im unteren möglichen pH-Bereich von Waldböden (z. B. AMARELL 2000, HEINKEN 1998, 2008). Es gibt allerdings auch keine Hinweise darauf, dass es seit 1965 zu einer nennenswerten Bodenversauerung gekommen ist, wie sie als Folge atmosphärischer Stoffeinträge des Öfteren in Wäldern basenreicherer Standorte beobachtet wurde (FALKENGREN-GRERUP 1995, SCHMIDT 1999).

Zusätzlich zum Eutrophierungseffekt hat die Lichtverfügbarkeit dem entsprechenden Zeigerwert zufolge über alle Waldtypen hinweg abgenommen (s. a. AMARELL 2000), wie dies auch für Laubwälder in Mitteleuropa nach Auflösen der historischen Nutzungsformen typisch ist (VERHEYEN et al. 2012). Die Kronendeckung der Baumschicht hat dabei allerdings nur im eutrophen Waldtyp im Zuge des Vegetationswandels zur potenziell natürlichen Mischwaldvegetation deutlich

zugenommen. Die abnehmenden Lichtwerte im oligo- und teilweise auch im mesotrophen Waldtyp sind deshalb vor allem mit dem (eutrophierungsbedingten) Verlust der als sehr lichtbedürftig eingestuften Flechten zu erklären. Dabei ist zwar nicht eindeutig zu klären, inwiefern Veränderungen der Lichtverhältnisse tatsächlich für den Rückgang der Bodenflechten verantwortlich sind, jedoch sind mit *Cladonia furcata* (L: 6), *C. gracilis* (L: 7) und *C. arbuscula* (L: 8) durchaus unterschiedlich lichtbedürftige Arten noch am häufigsten vertreten. An mesotrophen Standorten tragen die Dominanzbestände von *Pteridium aquilinum* vermutlich dennoch zu einer Beschattung der Krautvegetation und ihrer entsprechenden Veränderung bei. Auch ist unter den Laubgehölzen insbesondere *Prunus serotina* dafür bekannt, die Lichtverhältnisse in offenen Kiefernwäldern zu beeinträchtigen und deren typische Arten zu verdrängen (KOWARIK 2010).

Diversität und Homogenisierung

Über den gesamten Standortsgradienten hinweg, besonders aber im meso- und eutrophen Waldtyp konnten wir mit der Eutrophierung einhergehend einen Anstieg der Gesamt-Artenzahlen auf der Plot-Ebene verzeichnen. Allgemein kann die Phytodiversität von Wäldern infolge von Eutrophierung bzw. Stickstoff-Einträgen zurückgehen (AMARELL 2000) oder leicht zunehmen (KELLNER & REDBO-TORSTENSSON 1995, JENSSEN & HOFMANN 2005). Gerade in Kiefernwäldern auf nährstoffarmen Standorten ist aber meist ein drastischer Rückgang der Artenzahlen zu verzeichnen (ROST-SIEBERT 1988, RODENKIRCHEN 1992, AMARELL 2000, ZERBE et al. 2000, JENSSEN & HOFMANN 2005), der sich ja auch in der Bodenvegetation im UG (aber eben nicht bei den Gesamt-Artenzahlen) abzeichnet.

Ein wichtiges Ergebnis unserer Studie ist die Homogenisierung der Kiefernwaldvegetation im UG, die sicher eine generelle Entwicklung im norddeutschen Tiefland im Verlauf der letzten Jahrzehnte widerspiegelt. Für Laubwälder ist Homogenisierung jüngst mehrfach belegt worden (z. B. KEITH et al. 2009, NAAF & WULF 2010). Für nordostdeutsche Kiefernbestände berichten AMARELL (2000) und JENSSEN & HOFMANN (2005) von einer Homogenisierung der Waldvegetation auf regionaler Ebene, beziehen sich dabei aber auf die (schwer objektivierbare) Reduzierung der Vielfalt von Forsttypen. Die Homogenisierung besagt, dass sich die Artenzusammensetzung der Vegetation über standörtliche Gradienten hinweg angleicht. Die beobachteten Vegetationsveränderungen erklären sich demnach vor allem durch den Verlust von spezialisierten Arten nährstoffarmer Standorte und durch die Ausbreitung von konkurrenzstarken, anspruchsvollen Generalisten über das gesamte Untersuchungsgebiet. Trotz der substanziellen Veränderung der Artenzusammensetzung der Bestände sind im UG wesentliche Vegetations- und Dominanzmuster über 45 Jahre erhalten geblieben, und man kann nicht davon sprechen, dass sich generell neue „Forstgesellschaften“ herausgebildet haben, wie AMARELL (2000) und JENSSEN & HOFMANN (2005) beschreiben.

Unsere Untersuchung hat gezeigt, wie stark mit der Homogenisierung heute gefährdete, konkurrenzschwache Pflanzenarten – insbesondere Kryptogamen – auf den extrem oligotrophen Standorten zurückgegangen sind und voraussichtlich weiter zurückgehen werden (s. a. JENSSEN & HOFMANN 2005). Dennoch sind sie im UG, wie auch im angrenzenden Ostbrandenburgischen Heide- und Seengebiet (KÜRSCHNER & RUNGE 1997) und anders als in vielen anderen Regionen wie den Niederlanden, Nordwestdeutschland und der Dübener Heide, aufgrund des Zusammenspiels von armen Substraten und moderaten N-Immissionen von um 19 kg pro ha und Jahr (BUILTJES et al. 2011, s. a. http://gis.uba.de/website/depo_gk3/index.htm, Zugang am 09.11.2011), noch nennenswert vorhanden. Naturschutz- bzw. Florenschutzmaßnahmen müssen daher auf die noch erhaltenen oligotrophen Kiefernstandorte fokussiert werden, um die Effekte der N-Immissionen im Zusammenspiel mit der Aufgabe historischer Landnutzungsformen abzumildern. Ein wesentliches Instrument hierfür ist die punktuelle Wiederaufnahme von Streunutzung bzw. die Entfernung von Humusaufgaben (BEER & EWALD 2005, SCHMIDT et al. 2008). Unsere Untersuchung hat auch die massive Ausbreitung von Neophyten in nährstoffarmen Kiefernwäldern gezeigt. Diese scheint aber zumindest bisher keine negativen Auswirkungen auf Biodiversität bzw. gefährdete Pflanzenarten zu haben (vgl. STARFINGER et al. 2003), zumal durch sie – mit Ausnahme von *Campylopus introflexus* – die extrem oligotrophen Standorte wenig beeinflusst sind.

Danksagung

Wir danken Prof. Dr. MONIKA WULF und Dr. TOBIAS NAAF (Leibniz Zentrum für Agrarlandschaftsforschung [ZALF] e. V. Müncheberg), die wertvolle Unterstützung bei den statistischen Analysen gaben. Ebenfalls danken wir JÖRG MÜLLER (Universität Potsdam) für die Hilfe bei der Bestimmung der Moose. Dr. WALTER SEIDLING (Johann Heinrich von Thünen-Institut [vTI] für Waldökologie und Waldinventuren Eberswalde) gab uns Hinweise zur aktuellen Stickstoff-Deposition und Dr. HUBERT ILLIG (Luckau) zur historischen Nutzung von Kiefernwäldern in der Region. Die Oberförstereien Straupitz und Krausnick stellten uns Daten über die untersuchten Waldbestände zur Verfügung.

Literatur

- AMARELL, U. 2000: Kiefernforste der Dübener Heide. Ursachen und Verlauf der Entstehung und Veränderung von Forstgesellschaften. – Diss. Bot. 325.
- ASCHERSON, P. 1864: Flora der Provinz Brandenburg, der Altmark und des Herzogthums Magdeburg. – Berlin.
- BEER, A. & J. EWALD 2005: Vegetationskundliche Untersuchungen rezent streugennutzter Kiefernwälder auf Binnendünen des niederbayerischen Tertiärhügellandes. – Tuexenia 25: 93-109.
- BENKERT, D. 1971: *Campylopus introflexus* auch in Mitteleuropa. – Feddes Repert. 81: 651-654.
- BERGMANN, J.-H. 1990: Der Einfluß des Sandrohrs (*Calamagrostis epigejos*) auf das Kiefernwachstum unter Bedingungen starker Stickstoffimmissionen. – Beitr. Forstwirtschaft. 24: 12-15.

- BRUNET, J., FALKENGREN-GRERUP, U., RÜHLING, Å. & G. TYLER 1999: Regional differences in floristic change in South Swedish oak forests as related to soil chemistry and land use. – J. Veg. Sci. 8: 329-336.
- BOBBINK, R., HICKS, K., GALLOWAY, J., SPRANGER, T., ALKEMADE, R., ASHMORE, M., BUSTAMANTE, M., CINDERBY, S., DAVIDSON, E., DENTENER, F., EMMETT, B., ERISMAN, J.-W., FENN, M., GILLIAM, F., NORDIN, A., PARDO, L. & W. DE VRIES 2010: Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. – Ecol. Appl. 20: 30-59.
- BOLTE, A. & S. ANDERS 1995: Zur Rolle der Bodenvegetation bei der Destabilisierung stickstoffbelasteter Kiefernforstökosysteme. – Beitr. Forstwirtschaft. Landschaftsökol. 29: 151-155.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1964: Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. – 3. Aufl. Wien.
- BRAY, J. R. & J. T. CURTIS 1957. An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. – Ecol. Monogr. 27: 325-349.
- BUILTJES, P., HENDRIKS, E., KOENEN, M., SCHAAP, M., BANZHAF, S., KERSCHBAUMER, A., GAUGER, T., NAGEL, H.-D., SCHEUSCHNER, T. & A. SCHLUTOW 2011: Erfassung, Prognose und Bewertung von Stoffeinträgen und ihren Wirkungen in Deutschland – Zusammenfassender Abschlussbericht. Anhang 11. – Hrsg. v. Umweltbundesamt. Texte Nr. 42/2011.
- DIEKMANN, M., BRUNET, J., RÜHLING, Å. & U. FALKENGREN-GRERUP 1999: Effects of nitrogen deposition: Results of a temporal-spatial analysis of deciduous forests in South Sweden. – Plant Biol. 1: 471-481.
- DIRKSE, G. M. & H. F. VAN DOBBEN 1989: Het effect van bemesting op de samenstelling van de kruidlaag van dennenbossen. – Natura 86(9): 208-212.
- DZWONKO, Z. & S. GAWRONSKI 2002: Effect of litter removal on species richness and acidification of a mixed oak-pine woodland. – Biol. Conserv. 106: 389-398.
- ELLENBERG, H. & CH. LEUSCHNER 2010: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. – 6. Aufl. Stuttgart.
- ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & D. PAULISSEN 2001: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – 3. Aufl. Scripta Geobot. 18.
- FALKENGREN-GRERUP, U. 1995: Long-term changes in flora and vegetation in deciduous forests of southern Sweden. – Ecol. Bull. 44: 215-226.
- FISCHER, P., HEINKEN, T., MEYER, P., SCHMIDT, M. & G. WAESCH 2009: Zur Abgrenzung und Situation des FFH-Lebensraumtyps "Mitteleuropäische Flechten-Kiefernwälder" (91TO) in Deutschland. – Natur u. Landschaft 84: 281-287.
- GAUER, J. & G. ALDINGER 2005: Waldökologische Naturräume Deutschlands. Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke mit Karte 1:1.000.000. – Mitt. Ver. Forstl. Standortskd. Forstpflanzenzücht. 43.
- GLASER, F. F. & U. HAUKE 2004: Historisch alte Waldstandorte und Hudewälder in Deutschland. – Angew. Landschaftsökologie 61.
- GREGOR, T. & W. SEIDLING 1999: 50 Jahre Vegetationsentwicklung eines Eichen-Altbestandes im osthessischen Bergland. – Tuexenia 19: 193-205.
- HÄRDTLE, W., HEINKEN, T., PALLAS, J. & W. WELSS 1997: Quercion roboris, bodensaure Eichenmischwälder. – In: DIERSCHKE, H. (Hrsg.): Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands, Heft 2: Querco-Fagetea (H5), Sommergrüne Laubwälder. – Göttingen.
- HEINKEN, T. & E. ZIPPEL 2004: Natural re-colonisation of experimental gaps by terricolous bryophytes in Central European pine forests. – Nova Hedwigia 79: 329-351.

- HEINKEN, T. 1995: Naturnahe Laub- und Nadelwälder grundwasserferner Standorte im niedersächsischen Tiefland. Gliederung, Standortbedingungen, Dynamik. – Diss. Bot. 239.
- HEINKEN, T. 1999: Die Kiefernwälder der Glauer Berge – ein Beispiel für die Rolle der Kiefer in der Waldsukzession auf Sandböden in Mittelbrandenburg. – Gleditschia 27: 79-96.
- HEINKEN, T. 2008: Dicrano-Pinion, Sand- und Silikat-Kiefernwälder. – In: DIERSCHKE, H. (Hrsg.): Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands 10: Vaccinio-Piceetea (H7), Beerstrauch-Nadelwälder. – Göttingen.
- HEINSDORF, D. 1993: The role of nitrogen in declining Scots pine forests (*Pinus sylvestris*) in the lowland of East Germany. – Water Air Soil Poll. 69: 21-35.
- HOFMANN, G. 1995: Zur Wirkung von Stickstoffeinträgen auf die Vegetation nordostdeutscher Kiefernwaldungen. – In: UBA (Hrsg.): Wirkungskomplex Stickstoff und Wald. – UBA-Texte 28/95: 131-140.
- HOFMANN, G., HEINSDORF, D. & K. KRAUSS 1990: Wirkung anthropogener Stickstoffeinträge auf Produktivität und Stabilität von Kiefern-Forstökosystemen. – Beitr. Forstwirtschaft. 24 (2): 59-73.
- HOFMANN, G. & U. POMMER 2005: Die Potentielle Natürliche Vegetation von Brandenburg und Berlin mit Karte M 1 : 200 000. – Eberswalder Forstl. Schriftenr. 14.
- JAHS, S. 2011: Die holozäne Waldgeschichte von Brandenburg und Berlin: eine aktuelle Übersicht. – Tuexenia Beih. 4: 47-55.
- JANSEN, F., & J. DENGLER 2008. GermanSL – Eine universelle taxonomische Referenzliste für Vegetationsdatenbanken in Deutschland. – Tuexenia 28: 239-253.
- JENSSEN, M. & G. HOFMANN 2005: Einfluss atmogener Stickstoffeinträge auf die Vielfalt der Vegetation in Wäldern Nordostdeutschlands. – Beitr. Forstwirtschaft. Landschaftsökol. 39: 132-141.
- KEITH, S., NEWTON, A., MORECROFT, M., BEALEY, C. & J. BULLOCK 2009: Taxonomic homogenization of woodland plant communities over 70 years. – Proc. R. Soc. B. 276: 3539-3544.
- KLAWITTER, J., RÄTZEL, S. & A. SCHAEPE 2002: Gesamtartenliste und Rote Liste der Moose des Landes Brandenburg. – Natursch. Landschaftspf. Brandenburg 11/4, Beilage: 1-103.
- KLEMM, G. 1967: Vegetationskundliche Untersuchungen im nordöstlichen Unterpreevald-Randgebiet zur Einschätzung möglicher Auswirkungen einer oberflächennahen Grundwasseranreicherung auf die Landeskultur. – Diss. Halle (Saale).
- KLEMM, G. 1969: Die Pflanzengesellschaften des nordöstlichen Unterpreevald-Randgebietes. 1. Teil. – Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 106: 24-62.
- KLEMM, G. 1970: Die Pflanzengesellschaften des nordöstlichen Unterpreevald-Randgebietes. 2. Teil. – Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 107: 3-28.
- KRAUSCH, H.-D. 1955: Flora des Oberspreewaldes. – Wiss. Z. Päd. Hochsch. Potsdam, Math.-nat. R. 2: 81-118.
- KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W. & S. R. GRADSTEIN 2000: Referenzliste der Moose Deutschlands. – Schriftenr. Vegetationskd. 34.
- KOWARIK, I. 2010: Biologische Invasionen. Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. – 2., erw. Aufl. Stuttgart.
- KELLNER, O. & P. REDBO-TORSTENSSON 1995: Effects of elevated nitrogen deposition on the field-layer vegetation in coniferous forests. – Ecol. Bull. 44: 227-237.

- KÜRSCHNER, H. & S. RUNGE 1997: Vegetationskundliche Untersuchungen ausgewählter Binnendünen- und Talsandstandorte im Dahme-Seengebiet (Brandenburg) und ihrer Entwicklungspotentiale. – Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg 130: 79-110.
- LECHOWICZ, M. & M. ADAMS 1973: Ecology of *Cladonia* lichens. II. Comparative physiological ecology of *C. mitis*, *C. rangiferina*, and *C. uncialis*. – Can. J. Bot. 42: 411-422.
- MEDWECKA-KORNAS, A. & S. GAWRONSKI 1990: The dieback of fir *Abies alba* Mill. and changes in the Pino-Quercetum stands in the Ojców National Park (Southern Poland). – Vegetatio 87: 175-186.
- MAKIPÄÄ, R. & J. HEIKKINEN 2003: Large-scale changes in abundance of terricolous bryophytes and macrolichens in Finland. – J. Veg. Sci. 14: 497-508.
- MAKIPÄÄ, R. 1994: Effects of nitrogen fertilization on the humus layer and ground vegetation under closed canopy in boreal coniferous stands. – Silva Fennica 28: 81-94.
- MCKINNEY, M. & J. LOCKWOOD 1999: Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. – TREE 14: 450-453.
- NOHRSTEDT, H. 1998: Residual effects of N fertilization on soil-water chemistry and ground vegetation in a Swedish Scots pine forest. – Environm. Poll. 102: 77-83.
- NORDIN, A., STRENGBOM, J., WITZELL, J., NÄSHOLM, T. & L. ERICSON 2005: Nitrogen deposition and the biodiversity of boreal forests: Implications for the nitrogen critical load. – Ambio 34: 20-24.
- OXSANEN, J., BLANCHET, F., KINDT, R., LEGENDRE, P., O'HARA, R. B., SIMPSON, G. L., SOLYMOS, P., HENRY, M., STEVENS, H. & H. WAGNER 2010: vegan: Community Ecology Package. – URL: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- OTTE, V. & S. RÄTZEL 2004: Kommentiertes Verzeichnis der Flechten und flechtenbewohnenden Pilze Brandenburgs, Deutschland – zweite Fassung. – Feddes Repert. 115: 134-154.
- PETRICK, W., ILLIG, H., JENTSCH, H., KASPARZ, S., KLEMM, G. & V. KUMMER 2011: Flora des Spreewaldes. – Rangsdorf.
- PRIETZEL, J., STETTER, U., KLEMM, H.-J. & K. E. REHFUESS 2006: Recent carbon and nitrogen accumulation and acidification in soils of two Scots pine ecosystems in Southern Germany. – Plant and Soil 289: 153-170.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM 2008: R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0 (www.R-project.org).
- RENNWALD, E. (Bearb.) 2000: Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands – mit Datenservice auf CD-ROM. – Schriftenr. Vegetationskd. 35: 1-800.
- RISTOW, M., HERRMANN, A., ILLIG, H., KLEMM, G., KUMMER, V., KLÄGE, H.-C., MACHATZI, B., RÄTZEL, S., SCHWARZ, R. & F. ZIMMERMANN 2006: Liste und Rote Liste der etablierten Gefäßpflanzen Brandenburgs. – Natursch. Landschaftspfl. Brandenburg 15/4, Beilage.
- RODENKIRCHEN, H. 1992: Effects of acid precipitation, fertilization and liming on the ground vegetation in coniferous forests of southern Germany. – Water Air Soil Poll. 61: 279-294.
- ROST-SIEBERT, K. 1988: Ergebnisse vegetationskundlicher und bodenchemischer Vergleichsuntersuchungen zur Feststellung immissionsbedingter Veränderungen während der letzten Jahrzehnte. – Ber. Forsch. Waldökosysteme Univ. Göttingen 8: 1-158.
- SCHMIDT, M., FISCHER, P., GÜNZL, B., HEINKEN, T., KELM, H.-J., MEYER, P., PRÜTER, J. & G. WAESCH 2008: Flechten-Kiefernwälder – Artenvielfalt durch alte Nutzungsformen? – AFZ/DerWald 8: 424-425.

- SCHMIDT, W. 1991: Die Veränderung der Krautschicht in Wäldern und ihre Eignung als pflanzlicher Bioindikator. – Schriftenr. Vegetationskd. 21: 77-96.
- SCHMIDT, W. 1999: Bioindikation und Monitoring von Pflanzengesellschaften – Konzepte, Ergebnisse, Anwendungen, dargestellt an Beispielen aus Wäldern. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 11: 133-155.
- SCHOLZ, E. 1962: Die naturräumliche Gliederung Brandenburgs. – Pädagog. Bezirkskabinett, Potsdam.
- SCHOLZ, P. 2000: Katalog der Flechten und flechtenbewohnenden Pilze Deutschlands. – Schriftenreihe f. Vegetationskunde 31.
- SEIDLING, W. & R. FISCHER 2008: Deviances from expected Ellenberg indicator values for nitrogen are related to N throughfall deposition in forests. – Ecol. Indicators 8: 639-646.
- STARFINGER, U., KOWARIK, I., RODE, M. & H. SCHEPKER 2003: From desirable ornamental plant to pest to accepted addition to the flora? – the perception of an alien tree species through the centuries. – Biol. Invas. 5: 323-335.
- TICHY, L. 2002: JUICE, software for vegetation classification. – J. Veg. Sci. 13: 451-453.
- VERHEYEN, K., BAETEN, L., DE FRENNE, P., BERNHARDT-RÖRMANN, M., BRUNET, J., CORNELIS, J., DECOCQ, G., DIERSCHKE, H., ERIKSSON, O., HÉDL, R., HEINKEN, T., HERMY, M., HOMMEL, P., KIRBY, K., NAAF, T., PETERKEN, G., PETŘÍK, P., PFADENHAUER, J., VAN CALSTER, H., WALTHER, G.-R., WULF, M. & G. VERSTRAETEN 2012: Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. – J. Ecol. (im Druck).
- WULF, M. & T. NAAF 2010: Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. – Biol. Conserv. 143: 848-855.
- ZERBE, S., BRANDE, A. & F. GLADITZ 2000: Kiefer, Eiche und Buche in der Menzer Heide (N-Brandenburg). – Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg 33: 45-86.
- ZIMMERMANN, F. 2011: Landschaften, naturräumliche Grundlagen und Vegetation Brandenburgs – Eine Einführung. – Tuexenia Beih. 4: 7-24.

Anschriften der Verfasser:

- | | |
|--|--|
| Jennifer Reinecke | Dr. Gunther Klemm |
| PD Dr. Thilo Heinken | Dorfstr. 18 |
| Biodiversitätsforschung/Spezielle Botanik | D-15566 Schöneiche |
| Institut für Biochemie und Biologie | gunther.klemm@alumni.hu-berlin.de |
| Universität Potsdam | |
| Maulbeerallee 1 | |
| D-14469 Potsdam | |
| jennifer.reinecke@web.de | |
| heinken@uni-potsdam.de | |

Eingang des Manuskripts am 17.11.2011, endgültig angenommen am 19.12.2011.