

# Vegetation und Standort bodensaurer Buchenwälder am Arealrand - am Beispiel Mittelbrandenburgs\*

Thilo HEINKEN

3 Abbildungen und 3 Tabellen

## Abstract

HEINKEN, T.: Vegetation and habitat of beech forests on acid soils at the edge of their distribution range – the example of central Brandenburg (NE Germany). – *Hercynia N.F.* 40 (2007): 193-211.

Different from NW Germany, the northern part of NE Germany and the “Hohe Fläming” region, central Brandenburg is considered as being largely devoid of natural beech forests because of its subcontinental, dry climate. In the present study the vegetation ecology of beech forests of the region is comprehensively documented for the first time, and they are compared with NW German stands in Lower Saxony. In the study area beech forests are concentrated in the Berlin-Potsdam region along the Havel river lakes which is characterised by relatively high precipitation and a specific land use history. All belong to the *Luzulo-Fagetum* growing on acid soils. Four subtypes are distinguished according to nutrient availability and soil moisture. The central Brandenburg *Luzulo-Fagetum* does not markedly deviate from other beech forests in the northern German lowlands with respect to vegetation structure and edaphic subtypes. However, numerous indicator species for humid or moist conditions are less frequent than under atlantic climate conditions in the lowlands of Lower Saxony, a pattern occurring also in other forest communities. On the other hand, nitrogen and disturbance indicators are more frequent in central Brandenburg. As expected, podzolisation of the soils and humus accumulation is lower in beech forests under subcontinental climate, but surprisingly the soils are more sandy and thus drier. However, beech forests are lacking on south-exposed slopes, and they are notably occurring in northern exposition. A combined analysis of distribution patterns and climatic data, postglacial vegetation history and forest use history, and actual rejuvenation dynamics reveals that the present-day beech forests in central Brandenburg have to be considered as near-natural relics, which are currently spreading. The range of potentially natural beech forests is larger than assumed until now, but further on it is not clearly to define.

*Key words:* edge of distribution range, habitat characteristics, lowland beech forests, *Luzulo-Fagetum*, phytosociology

## 1 Einleitung

In den 1930er Jahren etablierte sich bei Vegetationskundlern die Auffassung, dass die Buchenwaldgebiete des mitteleuropäischen Hügel- und Berglandes von denen des Ostseeraums durch ein sich keilförmig von Osten einschiebendes, mehr oder weniger buchenfreies Kiefern-Eichenwaldgebiet getrennt sind (FIRBAS in ELLENBERG 1996). Dabei wurde das ursprüngliche Bild etwa von HUECK (1937), dass das gesamte norddeutsche Tiefland außerhalb der jüngeren Ablagerungen der Weichsel-Kaltzeit (Pommersches und Frankfurter Stadium) frei von Buchenwäldern sei, in den folgenden Jahrzehnten modifiziert. Demnach zählt auch das atlantisch geprägte nordwestdeutsche Altmoränengebiet zum Areal natürlicher Buchenwälder (HEINKEN 1995), und im küstenfernen nordostdeutschen Tiefland liegen größere isolierte Buchenwaldvorposten im Hohen Fläming und in der Dübener Heide (SCAMONI 1958), die sich aufgrund ihrer Höhenlage durch etwas erhöhte Niederschläge von ihrer Umgebung absetzen.

\* Herrn Professor Dr. Hartmut Dierschke (Göttingen) zum 70. Geburtstag gewidmet.

Dies galt für das nordostdeutsche Tiefland über mehrere Jahrzehnte in nur geringfügig modifizierter Form (SCAMONI 1958, KNAPP 1987, KRAUSCH 1998) und liegt auch der aktuellen Karte der potenziellen natürlichen Vegetation Europas von BOHN et al. (2000) zu Grunde. In der Region Berlin-Brandenburg (Abb. 1) umfasst das Areal natürlicher Buchenwälder demnach Nordbrandenburg bis etwa zur Berliner Stadtgrenze mit Ausnahme der Oderregion, also den Bereich, der durch jüngere, silikatreichere Ablagerungen der Weichsel-Kaltzeit und/oder ein relativ niederschlagsreiches, noch subatlantisch beeinflusstes Klima geprägt ist. Die weitgehend buchenwaldfreien Kiefern-Eichenwaldgebiete Mittelbrandenburgs und der südöstlich anschließenden Lausitz resultieren demnach aus trockenem, subkontinentalem Klima in Kombination mit den vorherrschenden silikatarmen Sandböden der älteren Weichsel-Kaltzeit und der Saale-Kaltzeit.

Ebenfalls seit den 1930er Jahren gibt es jedoch zahlreiche pollenanalytische Hinweise, dass die Rotbuche auch in Mittelbrandenburg und der Lausitz stellenweise einen erheblichen Anteil im früheren Waldbestand hatte (BRANDE 1994). In einer bemerkenswerten Studie, die die Beschreibung bestehender Buchenvorkommen mit der Analyse von Ortsnamen, Forstakten und palynologischen Befunden verband, zeigten bereits KLIX & KRAUSCH (1958), dass in der Niederlausitz eine Reihe von buchenreichen Waldbeständen als Relikte ehemals großflächigerer Vorkommen existieren. Sie stocken demnach auf relativ reichen Böden in absonnigen, kühl-feuchten Hanglagen oder auf grundwassernahen Standorten. In Mittelbrandenburg beschrieben MÜLLER-STOLL & KRAUSCH (1968) bodensaure Buchenwälder als kleinflächige extrazonale Vegetation auf nordexponierten Hängen im Raum Potsdam, und später wurde wiederholt auf Buchenbestände an verschiedenen Lokalitäten hingewiesen (z. B. BÖCKER & SUKOPP 1987, KNAPP 1990, KRAUSCH 1998). Schließlich weiteten HOFMANN & POMMER (2004) das Areal potenziell-natürlicher Buchenmischwälder erheblich nach Süden aus. Auch im küstenfernen polnischen Tiefland – also weit östlich von Mittelbrandenburg – sind vitale Buchenbestände offenbar weiter verbreitet als bisher angenommen (CZAJKOWSKI et al. 2006). Eine flächendeckende Vegetations- und Standortsanalyse, wie von KLIX & KRAUSCH (1958) in der Niederlausitz steht für Mittelbrandenburg jedoch bis heute noch aus.

Um diese Lücke zu schließen, werden in der vorliegenden Arbeit erstmals die Vorkommen naturnaher Buchenwälder in Mittelbrandenburg umfassend dokumentiert, vegetationskundlich charakterisiert und ihre Naturnähe beurteilt. Buchenwälder dieser Region bieten darüber hinaus die Möglichkeit, Artenzusammensetzung, Struktur und Standortsbedingungen im Randbereich ihres klimatisch bedingten Wuchsbereiches zu analysieren. Dazu dient ein Vergleich mit Tieflands-Buchenwäldern unter edaphisch ähnlichen, aber (sub-)atlantischen Klimabedingungen. Ausgewählt wurden die bodensauren Buchenwälder des niedersächsischen Tieflandes aus HEINKEN (1995), weil die Vegetationsaufnahmen zeitnah entstanden, floristisch exakt vergleichbar sind und detaillierte Erhebungen zu den Standorten vorliegen.

## 2 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet (UG) umfasst Mittelbrandenburg zwischen dem von KNAPP (1987) und KRAUSCH (1998) angenommenen Areal natürlicher Buchenwälder in Nordbrandenburg, dem Hohen Fläming im Südwesten und dem Bearbeitungsgebiet von KLIX & KRAUSCH (1958) im Südosten (s. Abb. 1). Als Naturräumliche Einheiten beinhaltet es das Luchland, die mittelbrandenburgischen Platten und Niederungen, den nördlichen Teil des Ostbrandenburgischen Heide- und Seengebiets und den südöstlichen Teil der Ostbrandenburgischen Platte (s. SCHOLZ 1962).

Es deckt weitgehend das Forstliche Wuchsgebiet „Mittelbrandenburgisches Talsand- und Moränenland“ ab (nur der südöstliche Teil ist bereits von KLIX & KRAUSCH 1958 bearbeitet) und umfasst außerdem die zum Wuchsgebiet „Nordostbrandenburgisches Jungmoränenland“ gehörende Seelower Platte bei Frankfurt/Oder (s. GAUER & ALDINGER 2005). Damit entspricht das UG weitgehend dem „Mittelbrandenburgischen Kiefern-Traubeneichenwaldgebiet“ nach SCAMONI (1958).

Geologisch gehört das gesamte UG zur Jungpleistozänlandschaft mit Ablagerungen der Weichsel-Kaltzeit, die sich im Vergleich zum westlich und südlich angrenzenden Altpleistozän durch oft nur oberfläch-

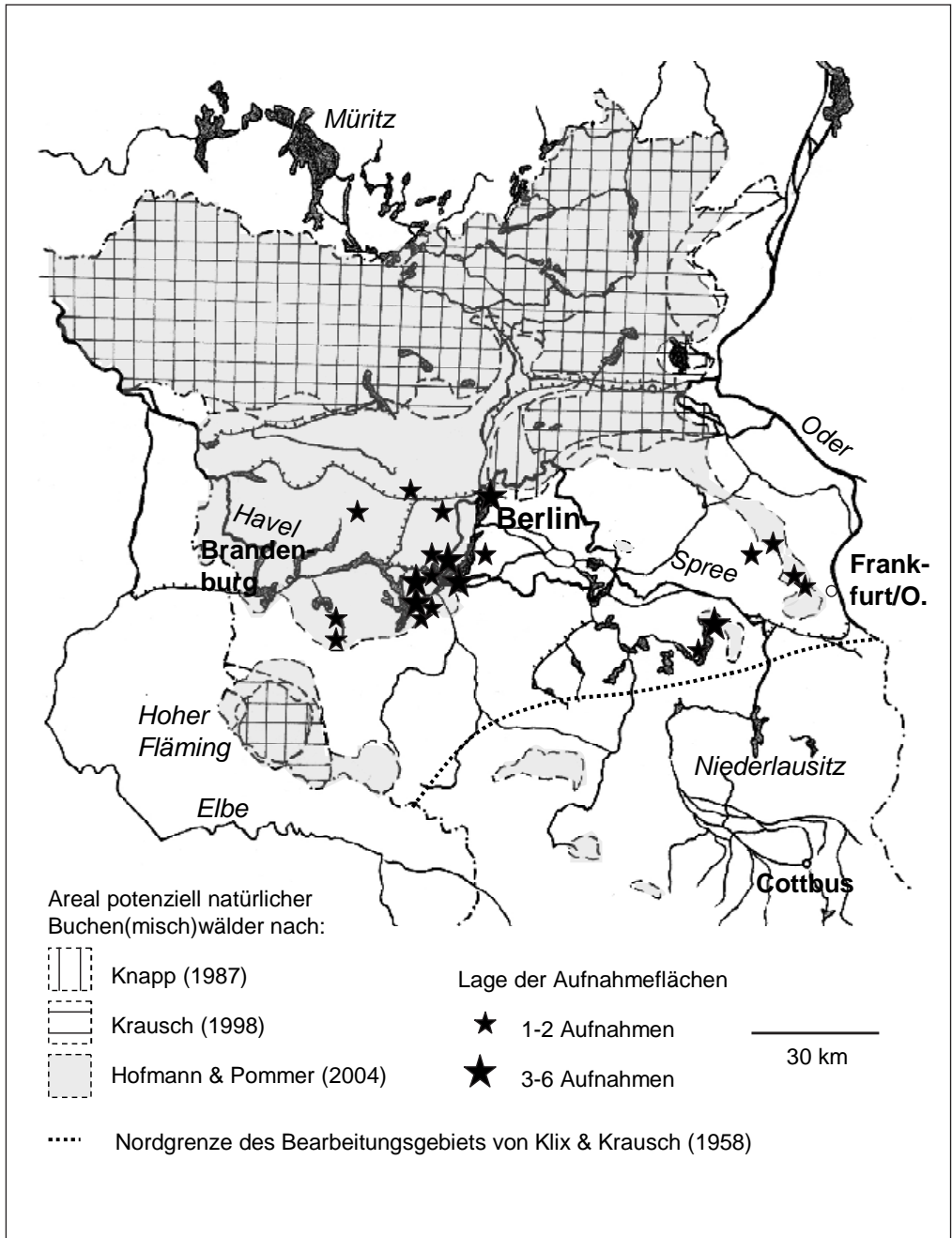


Abb. 1 Das Areal potenziell natürlicher Buchen- und Buchenmischwälder in Brandenburg und die Lage der Aufnahme-  
 mefläachen des Luzulo-Fagetum in Mittelbrandenburg. Zeichenvorlage: D. Siebert.

Fig. 1 Distribution area of potential natural beech and mixed beech forests in Brandenburg, and the position of  
 relevés of the Luzulo-Fagetum in central Brandenburg.

lich entkalkte, silikatreichere Substrate sowie ein stärker bewegtes Relief mit zahlreichen Seen auszeichnet. Bis auf die Seelower Platte liegt es im Bereich der Ablagerungen des Brandenburger Stadiums, des ältesten Abschnitts der Weichsel-Kaltzeit (BRAMER et al. 1991). Dieser Raum trägt zwar in der Reliefbildung alle Charakteristika des Jungpleistozäns, mit dem Vorherrschenden silikatarmer Sande gleicht er aber weitgehend dem Altpleistozän (KUNDLER 1956). Die Ablagerungen des nordöstlich angrenzenden, jüngeren Frankfurter Stadiums, zu dem die Seelower Platte gehört, sind dagegen durch lehmigere Böden gekennzeichnet.

Geomorphologisch am markantesten sind die von Nordwest nach Südost verlaufenden Eisrandlagen, zu denen zahlreiche, bis 124 m hohe Endmoränen im Brandenburg-Potsdamer Havelgebiet, die 153 m hohen Rauener Berge bei Fürstenwalde sowie die Stauchungskomplexe nordwestlich von Frankfurt/Oder gehören. Den Endmoränen sind nach Süden häufig Sanderflächen vorgelagert. Das Baruther Urstromtal am Südwestrand und das Berliner Urstromtal bzw. das Havelländische Luch durchziehen das UG als ausgedehnte Talsandniederungen ebenfalls von Nordwest nach Südost. In ihrem Bereich sind Binnendünen konzentriert. Schließlich gibt es Grundmoränenplatten, die häufig von Geschiebesanden überdeckt sind.

In Mittelbrandenburg überwiegt der kontinentale Klimaeinfluss („südmärkisches Klima“ nach GAUER & ALDINGER 2005). Die Sommer sind warm mit mittleren Juli-Temperaturen zwischen 18 und 18,5 °C, die Winter relativ kalt mit mittleren Januar-Temperaturen zwischen -0,5 bis -1,5 °C (GAUER & ALDINGER 2005, Werte vor der rezenten Klimaerwärmung seit den 1990er Jahren). Abgesehen von der nordbrandenburgischen Oderregion und dem Mitteldeutschen Schwarzerdegebiet ist das UG durch die Kombination von hohen Sommertemperaturen mit geringen Niederschlägen die trockenste Region des norddeutschen Tieflandes (s. a. HEINKEN & ZIPPEL 1999). Die mittleren Jahresniederschläge liegen meist zwischen 510 und 550 mm. Deutlich herausgehoben mit 560 bis 600 mm Niederschlag ist nur der gewässerreiche, teilweise auch etwas höher gelegene Raum Berlin-Potsdam (GAUER & ALDINGER 2005). Daneben gelten kleinräumige Landschaftsteile im Umfeld größerer Seen und auf höheren Moränenzügen als mesoklimatisch begünstigt (GAUER & ALDINGER 2005).

### 3 Methoden

#### 3.1 Pflanzensoziologische Aufnahme und Erarbeitung der Vegetationsgliederung

Die vegetationskundlichen Geländearbeiten erfolgten in den Jahren 1997–2000. Vorausgehend waren bereits topographische Karten (1 : 25.000) systematisch nach Laubwaldvorkommen außerhalb nasser Niederungen durchsucht worden. Um zu gewährleisten, dass das Aufnahmematerial die Buchenwaldvorkommen im UG repräsentativ wiedergibt, wurde die Zahl der Aufnahmeflächen an der Größe der Bestände orientiert, und die Vegetationsaufnahmen wurden möglichst gleichmäßig innerhalb der Waldgebiete verteilt. Aufgenommen wurden nur Altbestände (älter als 80–100 Jahre), in denen innerhalb der letzten Jahre keine forstlichen Auffichtungen stattgefunden hatten. Da die Bodenvegetation bodensaurer Tieflands-Buchenwälder teilweise extrem arten- und individuenarm ist, wurden mit 325–900 m<sup>2</sup> sehr große Flächen gewählt (vgl. HEINKEN 1995). Die Schätzung der Artmächtigkeiten erfolgte nach einer modifizierten Braun-Blanquet-Skala (FREY & LÖSCH 2004, S. 45). Die Nomenklatur der Sippen richtet sich bei den Gefäßpflanzen nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998), bei den Moosen nach FREY et al. (2006) und bei den Flechten nach WIRTH (1995).

Die Verarbeitung der 56 Vegetationsaufnahmen erfolgte mit dem Programm TABWIN (<http://www.uni-oldenburg.de/landeco/21346.html>). Für die Festlegung von Differentialarten und damit auch die Fassung der Syntaxa galten die bei DIERSCHKE (1994) genannten Kriterien; die Gültigkeit der Charakterarten wurde gemäß den Vorschlägen von DIERSCHKE (1994) auf Wald- und Strauchformationen beschränkt und entspricht weitgehend dem derzeitigen Wissensstand bei bodensaurer Laubwäldern (s. HÄRDITTE et al. 1997).

### 3.2 Ökologische Charakterisierung der Standorte

Für jede Aufnahme­fläche wurden im Gelände Exposition, Inklination und die Höhe der einzelnen Vegetationsschichten gemessen sowie die Deckungsgrade der Schichten geschätzt. Außerdem wurden die Bodenart des A-Horizonts (Fingerprobe), der Podsolierungsgrad im Oberboden sowie die Humusform ermittelt. Die Ansprache folgte den Empfehlungen der Forstlichen Standortaufnahme (ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG 1996). Der geologische Untergrund jeder Aufnahme­fläche wurde anhand von Geologischen Übersichtskarten bestimmt (Berlin und Umgebung 1 : 100.000, 1995; Land Brandenburg 1 : 300.000, 1997).

### 3.3 Auswertung historischer Einflüsse auf die Vegetation

Anhand historischer Kartenwerke wurde der Landschaftszustand des ausgehenden 18. Jahrhunderts für jede einzelne Aufnahme­fläche erfasst. Grundlage bildete das Schmettausche Kartenwerk von 1767–1787. Das Werk im Maßstab von etwa 1 : 50.000 ist hinsichtlich seiner detaillierten Inhalte und Flächenausdehnung für die Rekonstruktion historischer Landnutzungen im größten Teil Ostdeutschlands gut verwendbar (WULF & GROSS 2004). In kritischen Fällen konnte in Teilen des UG zudem auf den noch exakteren „Plan von der Gegend um Potsdam“ von VON TSCHIRSCHKY (1786) zurückgegriffen werden. Unterschieden wurde zwischen historisch alten Waldstandorten (seit 200 Jahren kontinuierlich als Waldfläche genutzt) und jüngeren Waldstandorten (im 19. oder 20. Jahrhundert aufgeforstet oder natürlich bewaldet). Die Bestockung der Waldstandorte im späten 18. Jahrhundert (Laub-, Misch- oder Nadelwald) wurde ebenfalls analysiert.

### 3.4 Statistische Auswertung

Die im Gelände erhobenen Parameter zur Bestandesstruktur und die Artenzahl der Buchenbestände wurden auf signifikante Unterschiede sowohl zwischen den einzelnen Untereinheiten im UG als auch zwischen dem niedersächsischen Tiefland und Mittelbrandenburg getestet. Alle Stichproben wurden zunächst mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test auf Normalverteilung sowie mit dem Levene-Test auf Homogenität der Varianz geprüft. Waren diese Bedingungen erfüllt, kamen als parametrische Tests der t-Test für zwei unabhängige Stichproben oder eine ein­faktorielle Varianzanalyse (ANOVA) mit nachfolgenden Tukey-HSD-Tests zur Anwendung. Bei fehlender Normalverteilung (v.a. bei hohen Stichprobenzahlen) wurde statt des t-Tests der Mann-Whitney-U-Test durchgeführt. Alle Analysen erfolgten mit dem Programm SPSS (Version 12.0; SPSS Inc., Chicago, USA).

Für den Vergleich der Häufigkeiten einzelner Pflanzenarten sowie bodenkundlicher Merkmale der Aufnahme­flächen zwischen Buchenwäldern im niedersächsischen Tiefland und im UG wurde der Chi-Quadrat-Vierfeldertest angewendet. Er wurde online durchgeführt (<http://www.daten-consult.de/forms/cht2x2.html>; Zugang 27.06.2007). Die Ergebnisse sind nur dann signifikant, wenn alle erwarteten Häufigkeiten mindestens  $n = 5$  betragen. Da bei den bodenkundlichen Parametern die einzelnen Ausprägungen eines Merkmals nicht unabhängig sind, wurden die p-Werte mit der Zahl der Tests (= Zahl geprüfter Merkmale) multipliziert (Bonferroni-Korrektur).

## 4 Ergebnisse

### 4.1 Vegetation, Verbreitung und Standorte mittelbrandenburgischer Buchenwälder

Sämtliche Buchenwälder Mittelbrandenburgs (Tab. 1, im Anhang) lassen sich der Tieflandsform des Hainsimsen-Buchenwaldes (Luzulo-Fagetum Meusel 1937) zuordnen, der oft auch als Drahtschmielen-Buchenwald (Deschampsio-Fagetum Schröder 1938) bezeichnet wird (Syntaxonomie nach RENNWALD 2000). Buchenwälder basenreicherer Standorte wie das Galio odorati-Fagetum fehlen offenbar völlig. Die Bestände sind durch Säurezeiger des Luzulo-Fagion bzw. der Quercetalia roboris wie *Agrostis capillaris*,

*Carex pilulifera* und *Deschampsia flexuosa*, *Dicranella heteromalla* und *Pohlia nutans* gekennzeichnet. Sowohl Fagetalia-Arten basenreicherer Standorte wie *Milium effusum* wie auch Licht bedürftige Arten der bodensaurer Eichenmischwälder des *Quercion roboris* wie *Hieracium*-Arten und *Plagiothecium curvifolium* s.l. treten nur vereinzelt auf. Neben *Fagus sylvatica* sind *Poa nemoralis*, *Acer* spp. und *Quercus* spp. die häufigsten Quercio-Fagetalia-Arten.

Die mittelbrandenburgischen Bestände des Luzulo-Fagetum sind meist artenarme Hallenwälder mit nur gering entwickelter Kraut- und Moosschicht (Tab. 1, im Anhang), aber mächtiger Laubaufgabe. Die gut wüchsigen Rotbuchen der ersten Baumschicht prägen mit ihrem stark schattenden Blätterdach die Struktur und Artenzusammensetzung der darunter befindlichen Schichten. Teilweise sind Eichen und einzelne Kiefern der ersten Baumschicht beigemischt. Sofern die Bestände nicht völlig gleichaltrig sind und einen extrem dichten Kronenschluss aufweisen, bleibt stellenweise Raum für eine zweite Baumschicht, die fast ausschließlich von *Fagus sylvatica* gebildet wird. Meist ist auch eine Strauchschicht angedeutet, die ebenfalls fast nur aus Buchenverjüngung besteht.

Der Verbreitungsschwerpunkt von Buchenwäldern liegt in Mittelbrandenburg entlang der Havelseen im Bereich Berlin-Potsdam (Abb. 1). Die größten Altbestände befinden sich in Berlin im Tegeler Forst bei Konradshöhe (ca. 200 ha) und im Bereich des Glienicker Parks (über 50 ha), in Potsdam in der Pirschheide am Templiner See (ca. 35 ha), im Katharinenholz bei Bornim (ca. 75 ha) und im Königswald am Jungfern- bzw. Lehnitzsee (ca. 30 ha). Weitere Bestände wurden entlang des Templiner See zwischen Caputh und Potsdam, im Nedlitzer Holz und am Rehberg bei Neu Fahrland sowie im Berliner Grunewald aufgenommen. Außerdem gibt es – stärker anthropogen beeinflusste oder sehr eichenreiche und daher hier nicht dokumentierte – Altbuchenbestände im Potsdamer Park Babelsberg und im Düppeler Forst um das ehemalige Jagdschloss Dreilinden (Berlin).

Im westlichen Teil des UG wurde das Luzulo-Fagetum um Lehnin, in der Ribbecker Heide westlich von Nauen, im Forst Krämer (Ländchen Glien) sowie in der Ortslage von Schönwalde bei Falkensee dokumentiert. Im südöstlichen Teil des UG gibt es relativ großflächige Bestände am Nordabhang der Rauener Berge südwestlich von Fürstenwalde und ein weiteres Vorkommen am Westufer des nahe gelegenen Scharmützelsees. Schließlich existieren weitere Buchenwälder im Bereich der Stauchmoränen des Frankfurter Stadiums, und zwar östlich von Müncheberg (Diedersdorfer Heide, Waldgebiet nordöstlich des Heinersdorfer Sees) sowie nordwestlich von Frankfurt/Oder (am Großen Trepliner See und im Bossener Gehege). Die meisten Bestände sind in ausgedehnte Kiefernforsten eingestreut, häufig eng verzahnt mit bodensaurer Traubeneichen-Mischwäldern des *Quercion roboris*.

Vier standörtliche Untereinheiten werden unterschieden:

Die ***Leucobryum glaucum*-Variante** (Tab. 1, Spalte 1, im Anhang) ist durch azidophytische Kryptogamen gekennzeichnet, die offenen Rohhumus oder Mineralboden besiedeln. In der im Vergleich zu Beständen der *Impatiens parviflora*-Variante (s.u.) signifikant gering wüchsigeren Baumschicht (Tab. 1, im Anhang) ist *Quercus petraea* stärker als sonst beigemischt. Die Variante besiedelt verhagerte Standorte (Laubabfuhrlagen) wie Kuppen und relativ steile Hanglagen auf armen, sandigen Substraten, auf denen sich oft stark podsolierte Böden mit rohhumusartigem Moder ausgebildet haben. Relativ großflächige Bestände gibt es im UG nur auf Flug- und Talsanden der Pirschheide, außerdem entstanden Aufnahmen entlang des Templiner Sees, im Glienicker Park, im Katharinenholz und bei Lehnin.

Der **Trennartenlosen Variante** (Tab. 1, Spalte 2, im Anhang) fehlen die Kryptogamen der vorigen Variante; sie ist teilweise als „Fagetum nudum“ (ELLENBERG 1996) ausgebildet, d.h. nur in großen Aufnahmeflächen wachsen überhaupt einige Kräuter und Moose. Mit der *Leucobryum*-Variante hat die Trennartenlose Variante einige azidophytische Kryptogamen sowie *Festuca ovina* und *Hieracium lachenalii* als *Quercion roboris*-Arten gemeinsam, die trockene und möglicherweise auch relativ lichtreiche Bedingungen anzeigen. Besiedelt werden vor allem glazifluviale Sande und Flugsande bzw. Dünen, und auf meist mäßig podolierten Braunerden herrscht typischer Moder vor. Buchenbestände, die der Trennartenlosen Variante zugeordnet werden können, sind großflächiger verbreitet und wurden mit Ausnahme der Seelower Platte in fast allen Teilgebieten des UG aufgenommen.

Die *Impatiens parviflora*-Variante (Tab. 1, Spalte 3–4, im Anhang) zeichnet sich gegenüber der Trennartenlosen Variante durch einige anspruchsvollere, insbesondere Stickstoff bedürftige Arten wie *Moehringia trinervia*, *Sambucus nigra* und *Urtica dioica* aus. Die oft Aspekt bildende, hygrophytische *Impatiens parviflora* weist die Standorte zusammen mit *Dryopteris carthusiana* auch als tendenziell (luft-)feuchter aus. Die Variante lässt sich in zwei Untereinheiten aufteilen: Die **Trennartenlose Subvariante** (Spalte 3) besiedelt ein weitgehend vergleichbares Standortsspektrum wie die Trennartenlose Variante; im Aufnahmehaterial deuten sich lediglich stärkere Verschiebungen von Flug- und Talsanden zu glazifluvialen Sanden sowie von typischem zu mullartigem Moder an. Auch das Verbreitungsbild unterscheidet sich nicht grundsätzlich; besonders großflächige Bestände gibt es im Potsdamer Königswald und Katharinenholz (hier vor allem an den Unterhängen). In der ***Athyrium filix-femina*-Subvariante** (Spalte 4) treten v.a. Feuchtezeiger wie *A. filix-femina*, *Dryopteris dilatata* und *Deschampsia cespitosa* hinzu. Die gutwüchsigen Bestände zeichnen sich durch die höchste Krautschichtdeckung und Artenzahl aus (Tab. 1, im Anhang). Meist sind die Böden nur schwach podsoliert, und mullartiger Moder ist häufiger als in allen anderen Untereinheiten anzutreffen. Bestände der *Athyrium*-Subvariante haben ihren Verbreitungsschwerpunkt auf der Seelower Platte, wo sie der vorherrschende Buchenwaldtyp auf den stark lehmigen Substraten der Grundmoränen sind. Relativ großflächig kommt die Subvariante außerdem im Tegeler Forst auf sehr feinen Dünensanden des Berliner Urstromtals vor.

#### 4.2 Vegetationsvergleich mit niedersächsischen Buchenwäldern

Zwischen bodensauren Tieflands-Buchenwäldern im (sub)atlantischem Klimabereich im niedersächsischen Tiefland (HEINKEN 1995) und unter subkontinentalem Klimaeinfluss in Mittelbrandenburg bestehen bemerkenswerte Unterschiede in der Artenzusammensetzung (Tab. 2, im Anhang): Während 22 Arten signifikant häufiger in den niedersächsischen Vegetationsaufnahmen sind, kommen 10 Arten signifikant häufiger in Mittelbrandenburg vor (Chi-Quadrat-Tests,  $df = 1$ ).

Die meisten im niedersächsischen Tiefland häufigeren Arten lassen sich verschiedenen ökologischen Gruppen zuordnen: Neben atlantisch verbreiteten Sippen wie *Ilex aquifolium*, *Lonicera periclymenum* und *Rubus fruticosus* agg. finden sich zahlreiche weit verbreitete, (Luft-) Feuchte bedürftige Sippen (*Athyrium filix-femina*, *Carex remota*, *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata*, *Juncus effusus*, *Mnium hornum*, *Oxalis acetosella*), die in Mittelbrandenburg vielfach auf die reichsten und feuchtesten Standorte (*Athyrium*-Subvariante) beschränkt sind. Ebenfalls (Luft-)Feuchte bedürftig sind die boreal verbreiteten *Picea abies* und *Vaccinium myrtillus*. Eine vierte Gruppe mit *Anemone nemorosa*, *Milium effusum* und *Polygonatum multiflorum* umfasst hinsichtlich der Basenversorgung anspruchsvollere Quercu-Fagetea- bzw. Fagetalia-Arten. Unter den drei häufigsten verbleibenden Arten weisen zwei (*Carex pilulifera* und *Deschampsia flexuosa*) nur eine geringe Signifikanz auf (Tab. 2, im Anhang).

Unter den in Mittelbrandenburg häufigeren Arten überwiegt mit *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Brachythecium* sp., *Calamagrostis epigejos*, *Impatiens parviflora* und *Moehringia trinervia* eine Gruppe aus Stickstoff- und Störzeigern. *Pohlia nutans* hat ihren Schwerpunkt dagegen unter arm-trockenen Bedingungen. Rotbuchen-Verjüngung in der Strauchschicht ist in brandenburgischen häufiger als in niedersächsischen Vegetationsaufnahmen, was auch für die neophytische *Prunus serotina* zutrifft.

In der Bestandesstruktur unterscheiden sich die Buchenwälder Mittelbrandenburg nur geringfügig von jenen im niedersächsischen Tiefland (Tab. 3): Die untersuchten Altbestände sind grundsätzlich gutwüchsig mit mittleren Baumhöhen nur knapp unter 30 m. Bemerkenswert ist, dass die Strauchschicht-Deckung – wesentlich Verjüngung von *Fagus sylvatica* – in Brandenburg höher ist als in Niedersachsen. Die Artenzahl (Tab. 3) ist jedoch im UG signifikant geringer als in Nordwestdeutschland (s.a. die geringere Zahl signifikant häufigerer Arten).

#### 4.3 Standortvergleich mit niedersächsischen Buchenwäldern

Auch in den bodenkundlichen Merkmalen (Abb. 2) weisen die untersuchten (sub)atlantischen und subkontinentalen Tieflands-Buchenwälder deutliche Unterschiede auf: In Mittelbrandenburg stockt ein signi-

Tab. 3 Vergleich von Bestandesstruktur und Diversität zwischen bodensauren Buchenwäldern im niedersächsischen Tiefland (Ns, Daten aus HEINKEN 1995) und im mittleren Brandenburg (Br). Signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zwischen den Mittelwerten (normalverteilte Stichproben, t-Test) bzw. den Medianen (nicht normalverteilte Stichproben, Mann-Whitney-U-Test) sind fett gedruckt.

Tab. 3 Comparison of vegetation structure and phytodiversity of beech forests on acidic soils in the lowlands of Lower Saxony (Ns, data from HEINKEN 1995) and central Brandenburg. Significant differences ( $p < 0,05$ ) between the means (Gaussian samples, t-test) or the medians (other samples, Mann-Whitney-U-test) are in bold face.

| Region                     | Ns                     | Br   | t-Test        |              | Ns        | Br       | Mann-Whitney-U-Test |                  |
|----------------------------|------------------------|------|---------------|--------------|-----------|----------|---------------------|------------------|
|                            | Zahl der Aufnahmen (n) |      | (df = 180)    |              | 126       | 56       |                     |                  |
|                            | Mittelwert             |      | T             | p            | Median    |          | Z                   | p                |
| Höhe Baumschicht [m]       | 28,0                   | 29,2 |               |              | 28        | 28,5     | -1,319              | 0,187            |
| Deckung Baumschicht [%]    | 90,0                   | 86,5 |               |              | <b>90</b> | 90       | <b>-2,503</b>       | <b>0,012</b>     |
| Deckung Strauchschicht [%] | 2,9                    | 4,2  |               |              | 1         | <b>3</b> | <b>-4,855</b>       | <b>&lt;0,001</b> |
| Deckung Krautschicht [%]   | 9,1                    | 8,8  |               |              | 5         | 5        | -0,557              | 0,578            |
| Deckung Kryptogamen [%]    | 1,8                    | 2,2  |               |              | 1         | 1        | -0,163              | 0,871            |
| Artenzahl                  | <b>17,6</b>            | 14,7 | <b>-3,416</b> | <b>0,001</b> | 17        | 15       |                     |                  |

fikant höherer Anteil der Bestände auf sortierten, mehr oder weniger reinen Sanden (Flugsand bzw. Dünen oder Talsand) als in Niedersachsen. Dafür sind dort Grundmoränen ein signifikant häufigeres geologisches Ausgangssubstrat, und im brandenburgischen UG nicht vorhandene Ablagerungen wie der lössähnliche Flottsand und der Lauenburger Beckenton spielen eine Rolle. Infolge dieser Substratverteilung gibt es kaum reine bzw. nur schwach schluffige oder lehmige Sande Bodenarten im Oberboden in Niedersachsen, während sie in Brandenburg in über 25 % aller Aufnahmeflächen vorkommen. Dafür sind stark lehmige bzw. stark schluffige Oberböden in Brandenburg signifikant seltener vertreten. In Niedersachsen ist das Spektrum der Bodenbildungen jedoch zu stärker podsolierten Böden verschoben: Stark podsolierte (Para-)Braunerden treten im Westen signifikant häufiger auf, schwach podsolierte dagegen im Osten. Ein ähnliches Bild ergibt sich bei den Humusformen: rohhumusartiger Moder, der in Mittelbrandenburg kaum eine Rolle spielt, wurde auf über 40 % der Probeflächen in Niedersachsen festgestellt. Stattdessen ist typischer, meist feinhumusarmer Moder in brandenburgischen Buchenwäldern signifikant häufiger.

In Abb. 3 wird deutlich, dass im niedersächsischen Tiefland alle Expositionen relativ gleichmäßig vertreten sind, während sich die Buchenwälder in Mittelbrandenburg klar auf nordexponierten Hängen konzentrieren. Dabei fehlen steilere Inklinationen ( $>5\%$ ) in südlichen Richtungen ganz. Die Expositionsdiagramme verdeutlichen durch die Größe ihrer grauen Flächen außerdem, dass bodensaure Buchenwälder in Mittelbrandenburg seltener auf ebenen Flächen anzutreffen sind als in Niedersachsen: Während nur 28,6 % der brandenburgischen Aufnahmeflächen in der Ebene liegen, betraf dies mit 53,1 % signifikant mehr in der niedersächsischen (Chi-Quadrat-Test;  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 9,460$ ;  $p = 0,002$ ). Dazu liegen 14,3 % der brandenburgischer Flächen in welligem Gelände wie Dünen, eine in Niedersachsen nicht vertretene Topographie (Chi-Quadrat-Test;  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 24,201$ ;  $p < 0,001$ ).

In der Waldgeschichte der letzten 250 Jahre gibt es dagegen keine quantifizierbaren Unterschiede zwischen den Buchenwäldern der beiden Vergleichsgebiete: 92,8 % der brandenburgischen Probeflächen sind historisch alte Waldstandorte, die sämtlich Ende des 18. Jahrhunderts Laub- oder Laubmischwälder waren. Nur jeweils zwei Flächen lagen damals auf der Grenze zum Offenland (Lehnin) bzw. wurden erst nach 1780 aufgeforstet (Trepliner See). Teile des Potsdamer Katharinenholzes scheinen jedoch kurz nach der Aufnahme der Schmettauischen Karte neu bepflanzt worden zu sein. Die historische Wald-Offenland-Verteilung entspricht etwa den Verhältnissen im niedersächsischen Tiefland, wo 90,4 % der Aufnahmeflächen bodensaure Buchenwälder historisch alte Laubwaldstandorte repräsentieren.



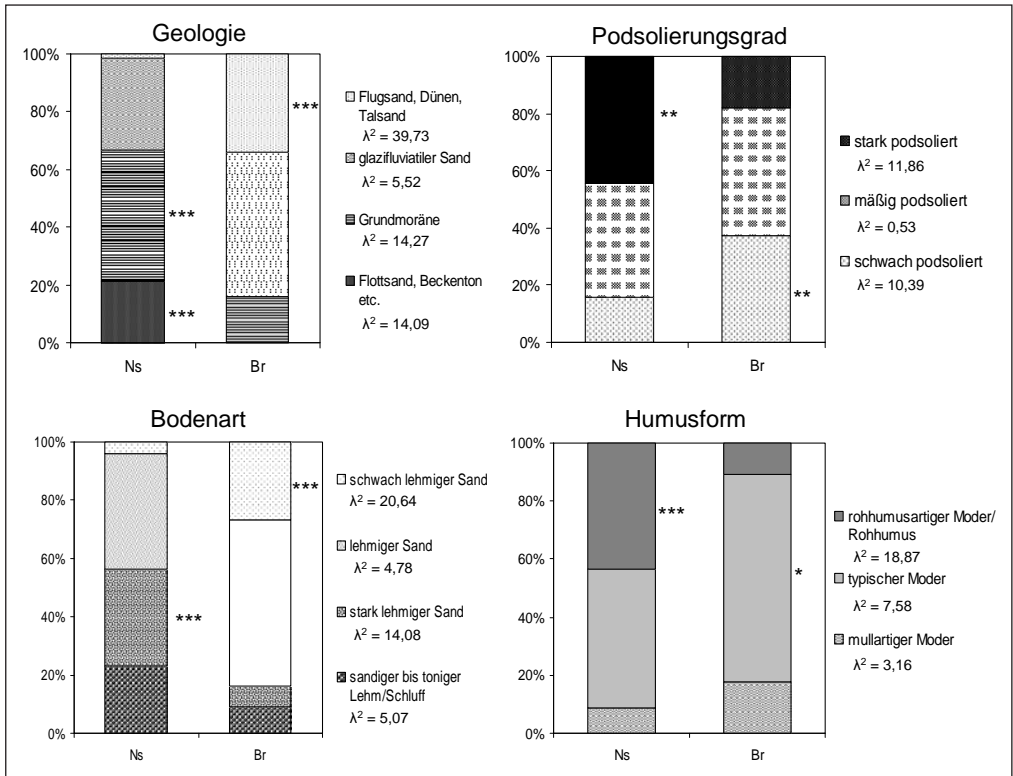


Abb. 2 Vergleich der Häufigkeiten bodenkundlicher Merkmale (geologisches Ausgangssubstrat, Bodenart im Oberboden, Podsolierungsgrad und Humusform) von bodensauren Buchenwäldern im niedersächsischen Tiefland (Ns, n = 126; Daten aus HEINKEN 1995) und in Mittelbrandenburg (Br, n = 56). Signifikante Resultate des Chi-Quadrat-Tests sind neben der Säule mit dem höheren Wert aufgeführt (Signifikanzniveaus: \*: p<0,05; \*\*: p<0,01; \*\*\*: p<0,001); die p-Werte wurden mit der Zahl der getesteten Merkmalsausprägungen multipliziert (Bonferroni-Korrektur).

Fig. 2 Comparison of the frequencies of pedological characters (parent material, soil texture in the upper mineral soil, degree of podzolisation, and humus type) of beech forests on acidic soils in the lowlands of Lower Saxony (Ns, n = 126; data from HEINKEN 1995) and central Brandenburg (Br, n = 56). Significant results of the chi-square-tests are shown near the bar with the higher value (levels of significance: \*: p<0.05; \*\*: p<0.01; \*\*\*: p<0.001); p-values were multiplied with the number of cases tested per pedological character (Bonferroni correction).

## 5 Diskussion

### 5.1 Vegetation und Standorte des Luzulo-Fagetum

Das Luzulo-Fagetum Mittelbrandenburgs fügt sich in Artenzusammensetzung, Gliederung und Struktur problemlos in das Bild bodensaurer Buchenwälder anderer Tieflands-Regionen ein und hat auch mit vielen Beständen im Hügel- und Bergland große Gemeinsamkeiten (s. Übersicht über das nordwestliche Mitteleuropa von HEINKEN 1995). So kommt in den meisten Regionen an verhängerten Standorten eine *Leucobryum glaucum*-reiche, meist als Subassoziation gefasste Untereinheit vor. Auch weitgehend bodenvegetationsfreie und daher artenarme, meist als Luzulo-Fagetum typicum bezeichnete Bestände sind auf armen Substraten weit verbreitet. Reichere Ausbildungen feuchterer Standorte mit Farnen und *Oxalis*

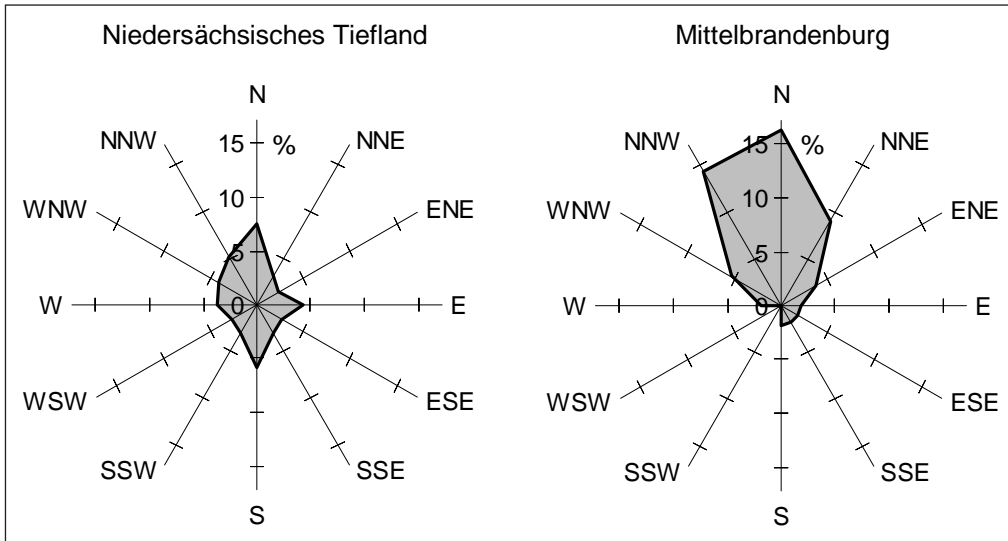


Abb. 3 Expositionsdiagramme der Aufnahmeflächen bodensaurer Buchenwälder im niedersächsischen Tiefland (Ns, n = 126; Daten aus HEINKEN 1995) und im mittleren Brandenburg (Br, n = 56).

Fig. 3 Exposition diagrams of the plots of beech forests on acid soils in the lowlands of Lower Saxony (Ns, n = 126; data from HEINKEN 1995) and in central Brandenburg (Br, n = 56).

*acetosella* herrschen in den meisten Regionen vor, während sie im von armen Sandböden geprägten UG nur kleinfächig anzutreffen sind, und zu mesophilen Buchenwäldern überleitende Bestände mit *Anemone nemorosa*, *Milium effusum* etc. sind in Mittelbrandenburg allenfalls angedeutet.

Das auffälligste Kennzeichen der subkontinentalen Buchenwälder Mittelbrandenburgs gegenüber (sub-)atlantischen im niedersächsischen Tiefland ist das starke Zurücktreten von (Luft-) Feuchte bedürftigen Arten atlantischer, borealer wie auch weiter Verbreitung. Ein solches Muster ist noch auffälliger in bodensauren Eichen-Mischwäldern des *Quercion roboris*, wo das boreal-atlantische *Betulo-Quercetum* nach Südosten durch zunehmend durch das südöstlich verbreitete *Luzulo-Quercetum* ersetzt wird (HÄRDITLÉ et al. 1997). Auch in Kiefernwäldern des *Dicrano-Pinion* treten solche Arten im nordostdeutschen Binnenland stark zurück (HEINKEN & ZIPPEL 1999).

Umgekehrt sind Stickstoff- und Störzeiger in mittelbrandenburgischen stärker als in niedersächsischen Buchenwäldern vertreten. Da die Stickstoff-Depositionen generell in Brandenburg eher geringer als in Niedersachsen (BUNDESFORSCHUNGSANSTALT FÜR FORST- UND HOLZWIRTSCHAFT 2006) und die Böden keinesfalls reicher sind (s. u.), kann dies damit zusammen hängen, dass die meisten Bestände im Umfeld der Großstädte Berlin und Potsdam liegen und die Waldbodenvegetation damit stärker durch Erholungsnutzung beeinflusst ist. Auch der um sieben bis acht Jahre spätere Aufnahmezeitpunkt der ostdeutschen Bestände könnte eine Rolle spielen, denn einige der hier häufigeren Arten haben sich in den letzten Jahrzehnten immissionsbedingt ausgebreitet (ZERBE et al. 2000). Die Neophyten *Impatiens parviflora* und *Prunus serotina* waren zumindest im Raum Berlin-Potsdam offenbar schon zu Beginn der 1990er Jahre auch in buchenreichen Waldbeständen häufig (STARFINGER 1990, FISCHER & SUKOPP 1995). Die Massenausbreitung von *P. serotina* hat hier durch Anpflanzung seit P. J. Lenné im 19. Jahrhundert sehr zeitig eingesetzt, und *I. parviflora* wird durch Erholungsnutzung sicher nicht nur in ihrer Ausbreitung gefördert.

Der Übergang zwischen den beiden dargestellten Typen bodensaurer Tieflands-Buchenwälder vollzieht sich offenbar im nordwestlichen Brandenburg. Bereits PASSARGE (1962) unterscheidet in der Prignitz und östlich angrenzenden Gebieten subatlantische Ausbildungen mit *Dryopteris carthusiana*, *Mnium hornum*

und *Quercus robur* sowie gemäßigt-kontinentale z.B. mit *Poa nemoralis*. Das Hain-Rispengras differenziert auch das Luzulo-Quercetum gegenüber dem Betulo-Quercetum, deren Übergang sich etwa im gleichen Raum vollzieht (HÄRDITLE et al. 1997). Dass sich die Phytodiversität bodensaurer Buchenwälder und damit auch die Zahl regional typischer Arten offenbar zum Arealrand verringert, ist ein weit verbreitetes Phänomen (DIERSCHKE 1990 für mesophile Buchenwälder).

Die Böden des Luzulo-Fagetum sind in Mittelbrandenburg offenbar weniger podsoliert und weisen günstigere Humusformen auf als im niedersächsischen Tiefland. Dies überrascht nicht, denn sowohl Humusakkumulation (insbesondere Rohhumusbildung) als auch Podsolbildung werden durch ein kühl-feuchtes Klima, wie es in Nordwestdeutschland durch höhere Niederschläge und geringere Sommertemperaturen gegeben ist, gefördert (SCHEFFER et al. 2002). Unerwartet ist dagegen, dass das standörtliche Spektrum der Buchenwälder im mittelbrandenburgischen Trockengebiet eindeutig zu sandigeren Substraten mit geringerer Wasserkapazität verschoben ist, da die im UG erreichte regionale Arealgrenze von Buchenwäldern als im Wesentlichen trockenheitsbedingt gilt (HOFMANN & POMMER 2004).

Überregional betrachtet spielen verschiedene Klimafaktoren bei der östlichen planaren Verbreitungsgrenze von Buchenwäldern zusammen (CZAJKOWSKI et al. 2006). Nach neueren, umfassenden Analysen der Verbreitung von Buchenbeständen in Polen scheinen 320 mm Niederschlag während der Vegetationsperiode (Mai bis Oktober) und maximal 141 Tage mit Minustemperaturen limitierend zu sein (CZAJKOWSKI et al. 2006), wobei auf der lokalen Ebene natürlich Bodenbedingungen und Mikroklima modifizierend wirken. Eine entsprechende Winterkälte wird nirgends in Mittelbrandenburg erreicht, und auch eine Gefährdung durch Spätfröste dürfte hier – wie selbst in den meisten Regionen des polnischen Tieflands – keine Rolle spielen. Zwar fallen im gesamten UG von Mai bis Oktober über 300 mm Niederschlag (Potsdam-Institut für Klimafolgenforschung, unveröff. Daten von 2006); der kritische Grenzwert von 320 mm wird aber in seinen trockeneren Teilen erreicht.

Möglicherweise spielt also die Bodentrockenheit auf den tiefgründigen Sandböden eine geringere Rolle für das Wuchspotenzial von Buchenwäldern als bisher angenommen. Doch wurde in der vorliegenden Studie auch deutlich, dass Luzulo-Fageten – anders als in Nordwestdeutschland – auf Südhängen weitgehend fehlen. Tatsächlich treten in mehreren Waldgebieten (z.B. Tegeler Forst, Glienicker Park und Katharinenholz) auf Kuppen und exponierten Südhängen in auffälliger Weise Eichenmischwälder an die Stelle der vorherrschenden Buchenwälder. Nicht nur ihre häufige Lage in Nordexposition, sondern auch in stärker reliefiertem Gelände unterstützt und quantifiziert die Annahme, dass Buchenwälder am trockenheitsbedingten Arealrand kleinklimatisch feuchtere Standorte bevorzugen (s. Kap. 5.2).

Viele der oben genannten Feuchte bedürftigen Arten sind sowohl im niedersächsischen Tiefland wie in Mittelbrandenburg auf lehmigeren Böden konzentriert, d.h. neben dem Klima tragen auch die durchlässigen Sandböden zum weitgehenden Fehlen der Feuchtezeiger im Luzulo-Fagetum des UG bei. Schließlich könnten die sandigeren Böden auch die Ursache für die geringe Stetigkeit von *Carex pilulifera* und *Polytrichum formosum* in Mittelbrandenburg sein. Sie sind im Dicrano-Pinion seltener als in bodensaurer Laubwäldern der Quercetalia roboris, die eher lehmigere Standorte besiedeln (s. HEINKEN 1995 für Nordwestdeutschland). Umgekehrt ist *Pohlia nutans* stärker an rein sandige Standorte des Dicrano-Pinion gebunden.

## 5.2 Sind die Buchenbestände Mittelbrandenburgs natürliche Buchenwaldstandorte?

Viele Bestände in Mittelbrandenburg sind – wie häufig im Tiefland – keine reinen Buchenwälder. Eichen und Waldkiefern finden sich aber ausschließlich in der ersten Baumschicht, und es verjüngt sich fast nur die Rotbuche. Dies deckt sich mit Analysen unter natürlichen Bedingungen (Naturwaldreservate) auf ärmeren Sandstandorten in Nordbrandenburg, während auf reicheren Böden auch Bergahorn und Hainbuche eine Rolle in der Regenerationsphase von Buchenwäldern spielen (RÜFFER 2007). Im Vergleich zum niedersächsischen Aufnahmestoffmaterial war Buchenverjüngung in der Strauchschicht sogar häufiger und stärker deckend, möglicherweise begünstigt durch eine tendenziell weniger vitale Baumschicht und damit etwas günstigere Lichtverhältnisse. Dies sind starke Indizien dafür, dass Buchenwälder – wie übrigens

auch in weiten Teilen des lange Zeit als „buchenfrei“ angesehenen küstenfernen polnischen Tieflandes (CZAJKOWSKI et al. 2006) – derzeit auf allen hier untersuchten Standorten die Schlusswaldgesellschaft bilden und nicht in ihrer natürlichen Regeneration beeinträchtigt sind.

Dieser Befund steht teilweise im Widerspruch zur den bisherigen Auffassung zur Natürlichkeit von Buchenwäldern in Mittelbrandenburg: Seit der Beschreibung von Buchenbeständen in der Niederlausitz durch KLIX & KRAUSCH (1958) und an Steilhängen am Templiner See durch MÜLLER-STOLL & KRAUSCH (1968) wird übereinstimmend davon ausgegangen, dass natürliche Buchenwaldvorkommen auf nordexponierte Schatthänge mit kühl-feuchtem Lokalklima (KRAUSCH 1969, BRANDE 1994, FISCHER & SUKOPP 1995, STEUBING 1995) oder frische, grundwassernahe Standorte (KNAPP 1990, WOLTERS 2002) beschränkt sind. Dementsprechend wurden Buchenbestände in anderen Geländesituationen wie im Glienicker und Babelsberger Park, der Pirschheide oder dem Katharinenholz für das Ergebnis künstlicher Einbringung von Rotbuchen anstelle natürlicher Traubeneichen-Hainbuchenwälder oder Kiefern-Traubeneichenwälder interpretiert (KRAUSCH 1969, 1990, FISCHER & SUKOPP 1995, STEUBING 1995).

Von Süden kommend wanderte *Fagus sylvatica* erst im Subboreal (ca. 2.500 B.C.) nach Mittelbrandenburg ein (BRANDE 1994, JAHNS & HERKING 2002, WOLTERS 2002). Die Ausbreitung setzte sich über einen langen Zeitraum bis in die zweite Hälfte des Subatlantikums, d.h. an den Beginn des Mittelalters fort. Die buchenreichste Zeit liegt allgemein zwischen 500 und 1.000 A.D., aber auch in diesem Zeitraum machte *Fagus* nur ausnahmsweise mehr als 5 % der Baumpollenmenge aus. Damit blieben Eichen und stellenweise auch Kiefern im gesamten UG außerhalb der Niederungen die vorherrschenden Baumarten. Die palynologischen Befunde verdeutlichen zwar die ursprüngliche Buchenarmut Mittelbrandenburgs gegenüber den „Buchengebieten“ im Hohen Fläming, in Nordbrandenburg und in Mecklenburg, wo *Fagus* in dieser Zeit üblicherweise 10 % bis über 20 % der Baumpollenmenge ausmachte (ZERBE et al. 2000, BRANDE 2007, JAHNS 2007). Sie zeigen aber auch, dass die Buche in der gesamten Region präsent war und aus dem heutigen Areal buchenreicher Wälder allenfalls bedingt auf ihre ursprüngliche Verbreitung geschlossen werden kann (vgl. CZAJKOWSKI et al. 2006 für Polen). Denn im jüngeren Subatlantikum, vor allem mit der deutschen Ostsiedlung nach 1.150 A.D., ging *Fagus* überall stark zurück und verschwand stellenweise ganz aus den Pollenspektren (BRANDE 1994, WOLTERS 1999, 2002).

Die relative Naturnähe aller hier untersuchten Buchenwälder wird dadurch unterstrichen, dass fast alle Bestände historisch alte Waldstandorte sind, die bereits Ende des 18. Jahrhunderts reich an Laubholz waren. Die Waldgebiete im Berlin-Potsdamer Havelraum wurden spätestens seit dem 18. Jahrhundert als Jagdgebiete genutzt (KRAUSCH 1990) und seit Beginn des 19. Jahrhunderts teilweise in Landschaftsparks integriert. Soweit anhand von Forstakten rekonstruierbar, waren die Bestände damals allerdings durchweg kiefernreiche Eichenwälder, doch sind zumindest für das Katharinenholz (KRAUSCH 1990), den Glienicker Park und den Tegeler Forst (BRANDE 1990) auch Buchenvorkommen belegt. Die Formierung der heutigen Buchenwälder geht einher mit der Einführung geregelter Forstwirtschaft bzw. der Integration in die Landschaftsparks (BRANDE 1990). Selbst wenn die meisten heutigen Altbestände ursprünglich auf Anpflanzungen zurückgehen, sind diese vegetationsdynamisch nur als Unterstützung der natürlichen Wiederausbreitung der Buche aus reliktschen Vorkommen zu interpretieren (vgl. CZAJKOWSKI et al. 2006 für Polen). Auch im niedersächsischen Tiefland waren Buchenwälder auf armen Sandböden durch gezielte Pflanzung von Eichen, Waldweide und Niederwaldwirtschaft erheblich zugunsten von Eichen-Mischwäldern zurückgedrängt worden, und Buchenvorkommen hatten sich am ehesten in landesherrlichem Besitz behaupten können (HEINKEN 1995).

## 6 Schlussfolgerungen

Der eindeutige Verbreitungsschwerpunkt bodensaurer Buchenwälder in Mittelbrandenburg liegt im Berlin-Potsdamer Havelraum, der durch Niederschlags- und Gewässerreichtum, aber auch seine Nutzungsgeschichte mit landesherrlichen Jagd- und Parkwäldern eine Sonderstellung im UG besitzt. Ansonsten scheinen sie auf Höhenrücken, die vermutlich durch lokale Staueffekte ebenfalls etwas höhere Nieder-

schläge empfangen, das mesoklimatisch begünstigte Umfeld größerer Seen (GAUER & ALDINGER 2005) und die lehmigen Böden der jüngeren Moränen der Seelower Platte konzentriert zu sein. Aber auch darüber hinaus gibt es punktuelle Vorkommen vitaler, naturnaher Buchenwälder (Abb. 1). Grundzüge dieses Verbreitungsmusters sind bereits von BÖCKER & SUKOPP (1987) für Berlin und von KRAUSCH (1998) für den Gesamttraum in Karten dargestellt worden, doch muss die häufig postulierte Beschränkung auf kühl-feuchte Lokalklimate zumindest relativiert werden.

Die aktuelle Karte des potenziellen natürlichen Waldbildes von HOFMANN & POMMER (2004) erweitert das traditionelle Buchenwaldgebiet Nordbrandenburgs erheblich nach Süden (Abb. 1). Da fast alle jetzt aufgenommenen Buchenwälder innerhalb dieses Buchenmischwaldgebietes liegen, scheint die Karte ihr potenzielles Wuchsgebiet in Mittelbrandenburg relativ gut zu umgrenzen. Die vorliegende Untersuchung gibt aber keine Hinweise, dass in diesem Bereich Eichen, Hainbuchen und/oder Linden mit Buchen „auf natürlichem Wege einen Mischwald zustande“ bringen (HOFMANN & POMMER 2004). Allenfalls gilt dies für sehr nährstoffarme, trockene Standorte, wo *Quercus petraea* begrenzt konkurrenzfähig sein könnte (s.a. Tab. 1, *Leucobryum*-Variante), und lokal für Südhänge (s. Kap. 5.1).

Auch wenn Buchenwälder eine deutliche Bindung an höhere Niederschläge und lehmigere Böden zeigen, bleiben die Ursachen ihrer heutigen Verbreitung letztlich unklar, d.h. es lässt sich nicht sagen, welchen Anteil Klima und Nutzungsgeschichte daran haben (vgl. CZAJKOWSKI et al. 2006 für Polen). So kann eine eindeutige Wuchsgrenze potenziell natürlicher Buchenwälder in der Region weiterhin nicht gezogen werden. Derzeit lässt sich an vielen weiteren Stellen in Mittelbrandenburg beobachten, wie sich *Fagus sylvatica* in bisherigen Kiefernforsten oder Eichenmischwäldern massiv ausbreitet, teilweise nach forstlichem Voranbau im Rahmen des Waldumbaus, teilweise aber auf natürlichem Weg von benachbarten Beständen oder Einzelbäumen ausgehend.

In Anbetracht der aktuellen Klimaszenarien, die für Brandenburg neben höheren Temperaturen eine Abnahme der Niederschläge im Sommerhalbjahr prognostizieren (GERSTENGARBE et al. 2003), lässt sich auch die zukünftige Entwicklung der derzeitigen Buchenvorkommen und die Bedeutung der Buche im Waldbild Mittelbrandenburgs kaum vorhersagen. Für eine bessere Beurteilung wären gerade an den klimatischen und edaphischen Grenzen ihres derzeitigen Wuchsbereichs kontinuierliche Beobachtungen und ökophysiologische Messungen zur Reaktion der Buche und ihrer Verjüngung auf extreme Witterungsbedingungen, insbesondere sommerliche Trockenperioden, notwendig (s. CZAJKOWSKI et al. 2005).

## 7 Zusammenfassung

HEINKEN, T.: Vegetation und Standort bodensaurer Buchenwälder am Arealrand - am Beispiel Mittelbrandenburgs. – *Hercynia N.F.* 40 (2007): 193–211

Anders als Nordwestdeutschland, Mecklenburg, Nordbrandenburg und der Hohe Fläming gilt Mittelbrandenburg aufgrund seiner armen Sandböden in Kombination mit subkontinentalem, niederschlagsarmem Klima als weitgehend frei von natürlichen Buchenwäldern. In dieser Studie werden die Buchenwälder der Region erstmals umfassend vegetationskundlich dokumentiert sowie mit nordwestdeutschen Beständen verglichen. Im Untersuchungsgebiet kommen sie schwerpunktmäßig im relativ niederschlagsreichen Berlin-Potsdamer Havelraum vor und gehören sämtlich zum Luzulo-Fagetum bodensaurer Standorte. Nach ihrer Nährstoffversorgung und Bodenfeuchte lassen sie sich in vier (Sub-)Varianten unterteilen. Obwohl sich das Luzulo-Fagetum Mittelbrandenburgs nach Bestandesstruktur und edaphischen Untereinheiten nicht grundsätzlich von anderen Tieflands-Buchenwäldern unterscheidet, treten am regionalen östlichen Arealrand zahlreiche (Luft-)Feuchtezeiger gegenüber dem atlantisch geprägten niedersächsischen Tiefland zurück, ein Muster, das auch in anderen Waldgesellschaften zu finden ist. Umgekehrt sind vor allem Stickstoff- und Störzeiger in Mittelbrandenburg häufiger. Im subkontinentalen Klima sind die Böden des Luzulo-Fagetum erwartungsgemäß weniger podsoliert und die Humusaufgaben geringer als im atlantischen, jedoch überraschenderweise sandiger und damit trockener. Allerdings fehlen Buchenwälder auf südexponierten Hängen, und die Bestände sind häufig in Nordexposition anzutreffen. Die kombinier-

te Analyse von Verbreitungsmuster und Klimadaten, Vegetations- und Forstgeschichte sowie aktueller Verjüngungsdynamik zeigt, dass die vorhandenen Buchenwälder Mittelbrandenburgs als naturnahe, in Ausbreitung begriffene Relikte einzustufen sind. Der Wuchsbereich potenziell-natürlicher Buchenwälder ist größer als bisher angenommen, aber weiterhin nicht eindeutig zu umgrenzen.

## 8 Literatur

- ARBEITSKREIS STANDORTKARTIERUNG (1996): Forstliche Standortaufnahme. 5. Auflage. – Eching bei München.
- BÖCKER, R. & SUKOPP, H. (1987): Vegetation ( M1: 50 000). Umweltatlas Berlin. – Senatsverwalt. f. Stadtentw. u. Umweltschutz, Berlin.
- BOHN, U.; GOLLUB, G.; HETTWER, C. (2000): Karte der natürlichen Vegetation Europas. Legende & Karten. – Münster-Hiltrup.
- BRAMER, H., HENDEL, M., MARCINEK, J., NITZ, B., RUCHHOLZ, K.; SLOBODA, S. (1991): Physische Geographie, Mecklenburg-Vorpommern, Brandenburg, Sachsen-Anhalt, Sachsen, Thüringen. – Gotha.
- BRANDE, A. (1990): Die Geschichte der Buche in Berlin. – Jahrb. Vereins Geschichte Berlins **28/39**: 129-145.
- BRANDE, A. (1994): Eibe und Buche im Holozän Brandenburgs. – Diss. Bot. **234**: 225-241.
- BRANDE, A. (2007): The first pollen diagram from the Hoher Fläming, Brandenburg (Germany). – Veget. Hist. Archaeobot. **16**: 171-181.
- BUNDESFORSCHUNGSANSTALT FÜR FORST- UND HOLZWIRTSCHAFT (Ed.) (2006): The condition of forests in Europe. – 2006 ICP Forests Executive Report. Hamburg.
- CZAJKOWSKI, T.; KOMPA, T.; BOLTE, A. (2006): Zur Verbreitungsgrenze der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. – Forstarchiv **77**: 203-216.
- CZAJKOWSKI, T.; KÜHLING, M.; BOLTE, A. (2005): Einfluss der Sommertrockenheit im Jahre 2003 auf das Wachstum von Naturverjüngungen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. – Allg. Forst- u. J.-Ztg. **176**: 133-143.
- DIERSCHKE, H. (1990): Species-rich beech woods in mesic habitats in central and western Europe: a regional classification into suballiances. – Vegetatio **87**: 1-10.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. – Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Auflage. – Ulmer, Stuttgart.
- FISCHER, W.; SUKOPP, H. (1995): Flora und Vegetation der Potsdamer Kulturlandschaft. – Schriftenr. Dtschn. Rates Landespf. **66**: 69-76.
- FREY, W.; FRAHM, J.-P.; FISCHER, E.; LOBIN, W. (2006): Liverworts, mosses and ferns of Europe (Ed.: BLOCKEEL, T. L.). – Colchester.
- FREY, W.; LÖSCH, R. (2004): Lehrbuch der Geobotanik. 2. Auflage. – Elsevier, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- GAUER, J.; ALDINGER, E. (Eds.) (2005): Waldökologische Naturräume Deutschlands. Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke mit Karte 1:1.000.000. – Mitt. Ver. Forstl. Standortskd. Forstpflanzenzücht. **43**: 1-324.
- GERSTENGARBE, F.-W.; BADECK, F.; HATTERMANN, F.; KRYSANOVA, V.; LAHMER, W.; LASCH, P.; STOCK, M.; SUCKOW, F.; WECHSUNG, F.; WERNER, P.C. (2003): Studie zur klimatischen Entwicklung im Land Brandenburg bis 2055 und deren Auswirkungen auf den Wasserhaushalt, die Forst- und Landwirtschaft sowie die Ableitung erster Perspektiven. – PIK Report **83**: 1-77.
- HÄRDITZ, W., HEINKEN, T., PALLAS, J.; W. WELLS (1997): Quercio-Fagetea (H5). Sommergrüne Laubwälder – Teil 1: Quercion roboris. Bodensaure Eichenmischwälder. – Synopsis Pflanzenges. Deutschlands **2**: 1-51.
- HEINKEN, T. (1995): Naturnahe Laub- und Nadelwälder grundwasserferner Standorte im niedersächsischen Tiefland. Gliederung, Standortsbedingungen, Dynamik. – Diss. Bot. **239**: 1-311.
- HEINKEN, T. & E. ZIPPEL (1999): Die Sand-Kiefernwälder (Dicrano-Pinion) im norddeutschen Tiefland: syntaxonomische, standörtliche und geographische Gliederung. – Tuexenia **19**: 55-106.
- HOFMANN G.; POMMER, U. (2004): Das natürliche Waldbild Brandenburgs. AFZ. – Der Wald **59**: 1211-1215
- HUECK, K. (1937): Die natürliche Vegetation. – In: KREBS, N. (Ed.): Atlas des deutschen Lebensraumes in Mitteleuropa, Teil 11. – Preußische Akademie der Wissenschaften, Leipzig.
- JAHNS, S. (2007): Palynological investigations into the Late Pleistocene and Holocene at the Löddigsee, Mecklenburg, Germany. – Veget. Hist. Archaeobot. **16**: 157-169.
- JAHNS, S.; HERKING, C. (2002): Zur holozänen und spätpleistozänen Vegetationsgeschichte westlich des unteren Oderlaufs. – In: GRINGMUTH-DALLMER, E.; LECIEJEWICZ, L. (Ed.): Mensch und Umwelt im Odergebiet: 33-49. Mainz.

- KLIX, W.; KRAUSCH, H.-D. (1958): Das natürliche Vorkommen der Rotbuche in der Niederlausitz. – Wiss. Zeitschr. Pädagog. Hochschule Potsdam, Math.-Naturw. Reihe, **4**: 5-27.
- KNAPP, H.D. (1987): Waldvegetationsformen auf Mineralbodenstandorten im pleistozänen Tiefland der DDR. – Wiss. Mitt. **24**. Arbeiten zur Vegetationsgeographie II: 19-103.
- KNAPP, H.D. (1990): Die Seelensdorfer Heide bei Brandenburg – eine landschaftsgeschichtlich-geobotanische Studie, Teil 2. – Gleditschia **18**: 285-307.
- KRAUSCH, H.-D. (1969): Wald- und Landschaftsgeschichte. – In: Potsdam und seine Umgebung (Werte unserer Heimat **15**). – Deutsche Akademie der Wissenschaften, Berlin.
- KRAUSCH, H.-D. (1990): Aus der Geschichte der Wälder um Potsdam. – Potsdamer Land **1**: 43-51.
- KRAUSCH, H.-D. (Bearb.) (1998): Potentielle natürliche Vegetation. – In: MINISTERIUM FÜR UMWELT, NATURSCHUTZ UND RAUMORDNUNG DES LANDES BRANDENBURG (MUNR): Landschaftsprogramm Brandenburg – Materialien: 34-39 + Karte. – MUNR, Potsdam.
- KUNDLER, P. (1956): Beurteilung forstlich genutzter Sandböden im nordostdeutschen Tiefland. – Arch. Forstwes. **5**: 585-672.
- MÜLLER-STOLL, W.R.; KRAUSCH, H.-D. (1968): Der azidophile Kiefern-Traubeneichenwald und seine Kontaktgesellschaften in Mittel-Brandenburg. – Mitt. Flor.-soziol. Arbeitsgem. N.F. **13**: 101-121.
- PASSARGE, H. (1962): Waldgesellschaften der Prignitz. – Arch. Forstwes. **15**: 475-504.
- RENNWALD, E. (Bearb.) (2000): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands (mit Datenservice auf CD-ROM). – Schr.R. Veg.kd. **35**: 1-800.
- RÜFFER, O. (2007): Entwicklungen in den Naturwäldern Brandenburgs. – Arch. Forstwes. Landsch.ökol. **41**: 67-81.
- SCAMONI, A. (1958): Natürliche Waldgebiete der Deutschen Demokratischen Republik. – Arch. Forstwes. **7**: 89-104.
- SCHAEFFER, F.; SCHACHTSCHABEL, P.; BLUME, H.-P.; BRÜMMER, G.; SCHWERTMANN, U.; HORN, R. (2002): Lehrbuch der Bodenkunde. 15. Auflage. – Spektrum, Akademischer Verlag, Heidelberg.
- SCHOLZ, E., (1962): Die naturräumliche Gliederung Brandenburgs. – Pädagogisches Bezirkskabinett, Potsdam.
- STARFINGER, U. (1990): Die Einbürgerung der Spätblühenden Traubenkirsche (*Prunus serotina* Erh.) in Mitteleuropa. – Landschaftsentw. Umweltforsch. **69**: 1-119.
- STEBING, L. (1995): Abriss der Landschaftsgeschichte um Potsdam. – Schr.R. Dtschn. Rates Landesplf. **66**: 62-68.
- VON TSCHIRSCHKY, C.G. (1786): Plan von der Gegend um Potsdam. – Pückler-Ges., Potsdam.
- WIRTH, V. (1995): Flechtenflora. 2. Auflage. – Ullmer, Stuttgart.
- WISSKIRCHEN, R.; HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart.
- WOLTERS, S. (1999): Spät- und postglaziale Vegetationsentwicklung im Bereich der Fercher Berge südwestlich von Potsdam. – Gleditschia **27**: 25-44.
- WOLTERS, S. (2002): Vegetationsgeschichtliche Untersuchungen zur spätglazialen und holozänen Landschaftsentwicklung in der Döberitzer Heide (Brandenburg). – Diss. Bot. 366: 1-157.
- WULF, M.; GROSS, J. (2004): Die Schmettau-Schulenburgs Karte – eine Legende für das Land Brandenburg (Ostdeutschland) mit kritischen Anmerkungen. – Allg. Forst- u. J.-Ztg. **175**: 189-198.
- ZERBE, S.; BRANDE, A.; GLADITZ, F. (2000): Kiefer, Eiche und Buche in der Menzer Heide (N-Brandenburg). – Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg **133**: 45-86.

*Manuskript angenommen: 10. September 2007*

Adresse des Autors:

PD Dr. Thilo Heinken

Universität Potsdam, Institut für Biochemie und Biologie, Biozönoseforschung/Spezielle Botanik

Maulbeerallee 1, D-14469 Potsdam

e-mail: heinken@uni-potsdam.de

## Anhang:

Tab. 1 Übersichtstabelle des Luzulo-Fagetum Meusel 1937 in Mittelbrandenburg. Aufgeführt sind nur Arten mit mindestens 10 % Gesamtstetigkeit oder 5 % und Stetigkeit II in einer Untereinheit. C: Charakterart; D, d: Differenzialart; V: Verband; O: Ordnung; K: Klasse. Stetigkeitsklassen nach DIERSCHKE (1994).

Bestandesstruktur und Diversität der edaphischen Untereinheiten: Resultate der einfaktoriellen ANOVA mit nachfolgendem Tukey-HSD-Test. Sign. = Signifikanzniveaus (\*:  $p < 0,05$ ; \*\*:  $p < 0,01$ ; \*\*\*:  $p < 0,001$ ). Mittelwerte eines Parameters, die den gleichen Buchstaben (a, b) aufweisen, sind nicht signifikant voneinander verschieden.

Tab. 1 Constancy table of the Luzulo-Fagetum Meusel 1937 in central Brandenburg.

Only species with occurrence in at least 10 % of all plots, or 5 % and constancy class II in one subtype are listed. C: character species; D, d: differential species; V: alliance; O: order; K: class. Constancy classes according to DIERSCHKE (1994).

Vegetation structure and phytodiversity of edaphic subtypes: results of one-way ANOVA with subsequent Tukey-HSD-test. Sign. = level of significance (\*:  $p < 0,05$ ; \*\*:  $p < 0,01$ ; \*\*\*:  $p < 0,001$ ). Mean values sharing the same letter (a, b) are not significantly different.

1 *Leucobryum glaucum*-Variante

2 Trennartenlose Variante

3 *Impatiens parviflora*-Variante, Trennartenlose Subvariante

4 *Impatiens parviflora*-Variante, *Athyrium filix-femina*-Subvariante

| Einheit-Nr.                         | 1                 | 2                  | 3                 | 4                 | F     | Sign. |
|-------------------------------------|-------------------|--------------------|-------------------|-------------------|-------|-------|
| Zahl der Aufnahmen (n)              | 9                 | 19                 | 19                | 9                 |       |       |
| Mittlere Höhe Baumschicht [m]       | 25,6 <sup>a</sup> | 28,6 <sup>ab</sup> | 30,1 <sup>b</sup> | 32,2 <sup>b</sup> | 5,404 | **    |
| Mittlere Deckung 1. Baumschicht [%] | 78,3              | 82,1               | 80,8              | 82,8              | 0,396 | ns    |
| Mittlere Deckung 2. Baumschicht [%] | 11,8              | 17,6               | 12,5              | 16,3              | 0,650 | ns    |
| Mittlere Deckung Strauchschicht [%] | 3,7               | 3,3                | 5,8               | 3,9               | 0,674 | ns    |
| Mittlere Deckung Krautschicht [%]   | 4,6 <sup>a</sup>  | 6,7 <sup>ab</sup>  | 9,9 <sup>ab</sup> | 15,3 <sup>b</sup> | 3,059 | *     |
| Mittlere Deckung Kryptogamen [%]    | 2,4               | 1,4                | 2,9               | 2,3               | 0,261 | ns    |
| Mittlere Artenzahl                  | 17 <sup>ab</sup>  | 13 <sup>a</sup>    | 13 <sup>a</sup>   | 19 <sup>b</sup>   | 4,667 | **    |

### 1. Baumschicht

|    |                         |    |    |    |    |
|----|-------------------------|----|----|----|----|
| KC | <i>Fagus sylvatica</i>  | V  | V  | V  | V  |
| KC | <i>Quercus petraea</i>  | IV | II | II | I  |
| KC | <i>Quercus robur</i>    | II | I  | .  | I  |
|    | <i>Pinus sylvestris</i> | II | .  | I  | II |

### 2. Baumschicht

|    |                        |    |    |     |    |
|----|------------------------|----|----|-----|----|
| KC | <i>Fagus sylvatica</i> | IV | IV | III | IV |
|----|------------------------|----|----|-----|----|

### Strauchschicht

|    |                         |   |    |    |    |
|----|-------------------------|---|----|----|----|
| KC | <i>Fagus sylvatica</i>  | V | V  | IV | IV |
|    | <i>Sorbus aucuparia</i> | I | II | +  | .  |

### Kraut- und Moosschicht

#### d1

|    |                                 |     |   |   |   |
|----|---------------------------------|-----|---|---|---|
| DO | <i>Leucobryum glaucum</i>       | IV  | . | . | . |
| VC | <i>Isopterygium elegans</i>     | IV  | I | + | . |
| DO | <i>Dicranum scoparium</i>       | III | I | . | . |
| OC | <i>Aulacomnium androgynum</i>   | III | . | + | I |
|    | <i>Cladonia pyxidata</i> et sp. | III | . | . | . |



**d1(-2)**

|    |                                |     |     |   |   |
|----|--------------------------------|-----|-----|---|---|
|    | <i>Hypnum cupressiforme</i>    | IV  | III | + | . |
| DO | <i>Lophocolea heterophylla</i> | III | II  | . | . |
| DO | <i>Festuca ovina</i>           | III | II  | . | . |
| OC | <i>Hieracium lachenalii</i>    | II  | II  | . | . |

**d3-4**

|    |                               |   |   |    |     |
|----|-------------------------------|---|---|----|-----|
|    | <i>Impatiens parviflora</i>   | . | I | V  | IV  |
|    | <i>Moehringia trinervia</i>   | . | I | IV | III |
|    | <i>Dryopteris carthusiana</i> | . | + | II | V   |
|    | <i>Mycelis muralis</i>        | . | + | II | III |
|    | <i>Sambucus nigra</i>         | . | . | II | III |
|    | <i>Urtica dioica</i>          | . | . | II | III |
|    | <i>Rubus fruticosus</i> agg.  | . | . | II | II  |
| KC | <i>Dryopteris filix-mas</i>   | . | . | I  | II  |

**d4**

|    |                              |   |   |   |     |
|----|------------------------------|---|---|---|-----|
|    | <i>Athyrium filix-femina</i> | . | . | + | IV  |
|    | <i>Deschampsia cespitosa</i> | . | I | . | III |
|    | <i>Rubus idaeus</i>          | . | . | . | III |
|    | <i>Dryopteris dilatata</i>   | . | . | . | III |
|    | <i>Oxalis acetosella</i>     | . | + | . | II  |
| KC | <i>Festuca gigantea</i>      | . | . | . | II  |

**OC/DO Quercetalia roboris**

|    |                                       |     |     |     |     |
|----|---------------------------------------|-----|-----|-----|-----|
|    | <i>Dicranella heteromalla</i>         | V   | IV  | IV  | IV  |
|    | <i>Carex pilulifera</i>               | V   | III | III | IV  |
| DO | <i>Pohlia nutans</i>                  | V   | III | III | II  |
| DO | <i>Deschampsia flexuosa</i>           | IV  | IV  | II  | II  |
| DO | <i>Polytrichum formosum</i>           | IV  | I   | I   | III |
|    | <i>Agrostis capillaris</i>            | II  | III | +   | II  |
| DO | <i>Mnium hornum</i>                   | III | II  | +   | II  |
|    | <i>Plagiothecium curvifolium</i> s.l. | II  | II  | I   | I   |
| DO | <i>Frangula alnus</i>                 | .   | I   | .   | II  |

**KC Quercu-Fagetea**

|  |  |    |     |     |     |
|--|--|----|-----|-----|-----|
|  | <i>Fagus sylvatica</i>                           | V  | V   | V   | V   |
|  | <i>Poa nemoralis</i>                             | IV | III | III | II  |
|  | <i>Acer pseudoplatanus</i>                       | II | II  | II  | III |
|  | <i>Acer platanoides</i>                          | II | II  | II  | II  |
|  | <i>Quercus petraea</i> et <i>robur</i>           | I  | II  | II  | II  |
|  | <i>Atrichum undulatum</i>                        | I  | I   | II  | IV  |
|  | <i>Hedera helix</i>                              | .  | II  | II  | II  |
|  | <i>Viola riviniana</i> et <i>reichenbachiana</i> | .  | +   | I   | II  |
|  | <i>Carpinus betulus</i>                          | .  | I   | I   | I   |
|  | <i>Milium effusum</i>                            | .  | .   | +   | II  |

**Übrige Arten**

|  |                               |    |     |     |     |
|--|-------------------------------|----|-----|-----|-----|
|  | <i>Sorbus aucuparia</i>       | IV | IV  | III | III |
|  | <i>Prunus serotina</i>        | II | III | II  | II  |
|  | <i>Luzula pilosa</i>          | II | II  | II  | II  |
|  | <i>Calamagrostis epigejos</i> | I  | II  | I   | II  |
|  | <i>Brachythecium</i> sp.      | I  | II  | II  | II  |
|  | <i>Maianthemum bifolium</i>   | .  | II  | I   | II  |
|  | <i>Robinia pseudoacacia</i>   | I  | I   | I   | I   |

Tab. 2 Vergleich der Häufigkeit der Arten zwischen bodensauren Buchenwäldern im niedersächsischen Tiefland (Daten aus HEINKEN 1995) und Mittelbrandenburg. Fett: signifikant häufigeres Vorkommen. Signifikanzniveaus des Chi-Quadrat-Tests: \*:  $p < 0,05$ ; \*\*:  $p < 0,01$ ; \*\*\*:  $p < 0,001$ . Aufgeführt sind nur Arten mit mehr als 15 Vorkommen (signifikante Unterschiede möglich).

Tab. 2 Comparison of the species frequency between beech forests on acid soils in the lowlands of Lower Saxony (data from HEINKEN 1995) and central Brandenburg. Bold face: significant differences in frequency. Levels of significance of the chi-square-test: \*:  $p < 0,05$ ; \*\*:  $p < 0,01$ ; \*\*\*:  $p < 0,001$ . Only species with more than 15 occurrences (significant differences possible) are listed.

| Region  | n gesamt               | Stetigkeit [%] |             | $\chi^2$ (df = 1) | Sign. |
|---|------------------------|----------------|-------------|-------------------|-------|
|   | Zahl der Aufnahmen (n) | Ns             | Br          |                   |       |
|   |                        | 126            | 56          |                   |       |
| <b>Signifikant häufiger in Niedersachsen:</b>     |                        |                |             |                   |       |
| <i>Carex pilulifera</i>                           | 136                    | <b>79,4</b>    | 64,3        | 4,668             | *     |
| <i>Polytrichum formosum</i>                       | 114                    | <b>77,8</b>    | 28,6        | 40,111            | ***   |
| <i>Deschampsia flexuosa</i>                       | 113                    | <b>67,5</b>    | 50,0        | 5,021             | *     |
| <i>Mnium hornum</i>                               | 110                    | <b>77,0</b>    | 23,2        | 46,879            | ***   |
| <i>Quercus robur et petraea</i> (Kr.)             | 97                     | <b>65,9</b>    | 25,0        | 26,0203           | ***   |
| <i>Dryopteris carthusiana</i>                     | 83                     | <b>53,2</b>    | 28,6        | 9,460             | **    |
| <i>Dryopteris dilatata</i>                        | 68                     | <b>50,8</b>    | 7,1         | 31,565            | ***   |
| <i>Oxalis acetosella</i>                          | 59                     | <b>43,7</b>    | 7,1         | 23,586            | ***   |
| <i>Quercus robur</i> (B.+Str.)                    | 57                     | <b>40,5</b>    | 10,7        | 15,965            | ***   |
| <i>Rubus fruticosus</i> agg.                      | 57                     | <b>39,7</b>    | 12,5        | 13,318            | ***   |
| <i>Rubus idaeus</i>                               | 54                     | <b>38,9</b>    | 8,9         | 16,677            | ***   |
| <i>Ilex aquifolium</i>                            | 51                     | <b>40,5</b>    | -           | 31,491            | ***   |
| <i>Picea abies</i>                                | 48                     | <b>35,7</b>    | 5,4         | 18,400            | ***   |
| <i>Athyrium filix-femina</i>                      | 47                     | <b>31,0</b>    | 14,3        | 5,622             | *     |
| <i>Milium effusum</i>                             | 36                     | <b>26,2</b>    | 5,4         | 10,605            | **    |
| <i>Luzula multiflora</i>                          | 33                     | <b>25,4</b>    | 1,8         | 14,560            | ***   |
| <i>Carex remota</i>                               | 28                     | <b>21,4</b>    | 1,8         | 11,491            | ***   |
| <i>Vaccinium myrtillus</i>                        | 24                     | <b>16,7</b>    | 5,4         | 4,332             | *     |
| <i>Anemone nemorosa</i>                           | 23                     | <b>15,9</b>    | 5,4         | 3,883             | *     |
| <i>Polygonatum multiflorum</i>                    | 23                     | <b>16,7</b>    | 3,6         | 8,165             | *     |
| <i>Pteridium aquilinum</i>                        | 23                     | <b>17,5</b>    | 1,8         | 8,628             | **    |
| <i>Lonicera periclymenum</i>                      | 21                     | <b>16,7</b>    | -           | 10,551            | ***   |
| <i>Juncus effusus</i>                             | 20                     | <b>15,9</b>    | -           | 9,986             | **    |
| <b>Signifikant häufiger in Mittelbrandenburg:</b> |                        |                |             |                   |       |
| <i>Fagus sylvatica</i> (Str.)                     | 101                    | 46,8           | <b>75,0</b> | 12,4606           | ***   |
| <i>Pohlia nutans</i>                              | 58                     | 19,8           | <b>58,9</b> | 27,281            | ***   |
| <i>Impatiens parviflora</i>                       | 40                     | 12,7           | <b>42,9</b> | 20,564            | ***   |
| <i>Acer pseudoplatanus</i>                        | 33                     | 11,1           | <b>33,9</b> | 13,598            | ***   |
| <i>Poa nemoralis</i>                              | 33                     | 1,6            | <b>55,4</b> | 75,511            | ***   |
| <i>Moehringia trinervia</i>                       | 32                     | 8,7            | <b>37,5</b> | 22,144            | ***   |
| <i>Prunus serotina</i>                            | 27                     | 4,0            | <b>39,3</b> | 38,275            | ***   |
| <i>Acer platanoides</i>                           | 20                     | 2,4            | <b>30,4</b> | 31,022            | ***   |
| <i>Brachythecium spec.</i>                        | 20                     | 7,1            | <b>19,6</b> | 6,191             | *     |

| Region                                | n gesamt | Stetigkeit [%] |             | $\chi^2$ (df = 1) | Sign. |
|---------------------------------------|----------|----------------|-------------|-------------------|-------|
|                                       |          | Ns             | Br          |                   |       |
| Zahl der Aufnahmen (n)                |          | 126            | 56          |                   |       |
| <i>Calamagrostis epigejos</i>         | 17       | 3,2            | <b>23,2</b> | 18,386            | ***   |
| <b>Ohne klare Präferenz:</b>          |          |                |             |                   |       |
| <i>Fagus sylvatica</i> (B.)           | 182      | 100,0          | 100,0       | -                 | ns    |
| <i>Fagus sylvatica</i> (Kr.)          | 172      | 96,0           | 91,1        | 1,837             | ns    |
| <i>Dicranella heteromalla</i>         | 153      | 85,7           | 80,4        | 0,831             | ns    |
| <i>Sorbus aucuparia</i>               | 104      | 54,8           | 62,5        | 0,950             | ns    |
| <i>Hypnum cupressiforme</i>           | 72       | 42,9           | 32,1        | 1,861             | ns    |
| <i>Quercus petraea</i> (B.+Str.)      | 64       | 34,9           | 35,7        | 0,011             | ns    |
| <i>Atrichum undulatum</i>             | 59       | 35,7           | 25,0        | 2,031             | ns    |
| <i>Luzula pilosa</i>                  | 59       | 34,1           | 28,6        | 0,546             | ns    |
| <i>Agrostis capillaris</i>            | 45       | 23,8           | 26,8        | 0,185             | ns    |
| <i>Isopterygium elegans</i>           | 44       | 27,8           | 16,1        | 2,898             | ns    |
| <i>Hedera helix</i>                   | 42       | 24,6           | 19,6        | 0,499             | ns    |
| <i>Dicranum scoparium</i>             | 37       | 23,8           | 12,5        | 3,062             | ns    |
| <i>Maianthemum bifolium</i>           | 35       | 19,8           | 17,9        | 0,098             | ns    |
| <i>Lophocolea heterophylla</i>        | 29       | 14,3           | 19,6        | 0,831             | ns    |
| <i>Plagiothecium curvifolium</i> s.l. | 28       | 14,3           | 17,9        | 0,380             | ns    |
| <i>Leucobryum glaucum</i>             | 27       | 16,7           | 10,7        | 1,087             | ns    |
| <i>Sambucus nigra</i>                 | 27       | 11,9           | 21,4        | 2,783             | ns    |
| <i>Frangula alnus</i>                 | 24       | 15,9           | 7,1         | 2,581             | ns    |
| <i>Betula pendula</i>                 | 21       | 13,5           | 7,1         | 1,531             | ns    |
| <i>Deschampsia cespitosa</i>          | 21       | 11,1           | 12,5        | 0,020             | ns    |
| <i>Pinus sylvestris</i>               | 19       | 8,7            | 14,3        | 1,280             | ns    |
| <i>Carpinus betulus</i>               | 17       | 7,9            | 12,5        | 0,953             | ns    |
| <i>Urtica dioica</i>                  | 16       | 6,3            | 14,3        | 3,046             | ns    |

**HAEUPLER, H. & MUER, Th.: Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands.** – Verlag Eugen Ulmer KG, Stuttgart. 2007. 2., korrigierte und erweiterte Auflage, 789 S., 4050 Farbfotos, 140 Zeichnungen. – ISBN 978-3-8001-4990-2. Preis: 49.90 Euro.

Vorliegendes Werk erscheint 7 Jahre nach seiner Veröffentlichung jetzt in zweiter, erweiterter Auflage. Es enthält eine Reihe von Veränderungen, die sich einmal aus der Einbeziehung des Wissenszuwachses ergeben, der während dieses Zeitraumes stattgefunden hat. Sie basieren zum anderen aber auch auf einer Anzahl notwendiger Korrekturen sowie der Berücksichtigung spezifischer Wünsche, die seitens eines breiten Interessentenkreises angeregt und von den Autoren aufgegriffen wurden.

In seiner grundlegenden Konzeption und deren Ausführung im Detail bleibt die 2. Auflage gegenüber der 1. Auflage unverändert. Trotz einer Reihe in letzter Zeit erfolgter z.T. weitreichender Fortschritte bzw. Veränderungen auf systematischem wie taxonomischem Gebiet, denen zufolge eine größere Anzahl von Familien und Gattungen anders abgegrenzt bzw. zugeordnet wurde, hielten es die Autoren für konsequenter, das bisher verwendete System in seiner Gesamtheit beizubehalten. Technisch gesehen hätten derartige Eingriffe auch umfassende Veränderungen des bisherigen Layouts vorausgesetzt, die aus der Sicht der Autoren zum gegenwärtigen Zeitpunkt nicht zu bewältigen waren.

Die mit der 2. Auflage stattgefundenen Veränderungen fallen äußerlich gesehen sofort bei der „Handhabung“ des Werkes auf, das in verkleinertem Format (als Studienausgabe) sehr ansprechend ist, ohne dass die Qualität des Dargestellten (textlich wie bildlich) darunter leidet. Inhaltlich gesehen zu begrüßen ist, dass 161 Sippen neu aufgenommen wurden, bei denen es sich um solche handelt, die in Deutschland neu entdeckt bzw. als Neuankömmlinge und Eingebürgerte festgestellt wurden. Erfreulich ist, dass auch im Bildteil entsprechende Erweiterungen erfolgten. Sie betreffen sowohl die Einfügung 42 neu aufgenommener Taxa sowie den Austausch von Bildern, durch den diagnostisch wichtige Merkmale besser zur Geltung gebracht bzw. Fehleinschätzungen revidiert werden konnten.

Weitestgehend unverändert blieben die Inhalte der textlichen Kurzdiagnosen in den Kopfzeilen. Dies ist für einige ihrer Kategorien zu bedauern. So stützen sich auch weiterhin die Angaben zur Verbreitung der Arten in den Naturräumen Deutschlands auf das von KLINK (1990) und POTT (1995) für die 1. Auflage übernommene Gliederungssystem, das aber gegenüber dem des letztgenannten Autors hinsichtlich seiner Untergliederung weniger befriedigen kann. Hier werden ökogeographisch sehr unterschiedliche Großgebiete zusammengefasst wie das NO-Tiefland, das von Rügen bis zum Vorland des Erzgebirges reicht. Andererseits sind in der Grobeinheit M 2 (zentraleuropäische Mittelgebirgsschwelle) sowohl warme Hügelländer (z.B. Thüringer Becken) wie kühl-montane Mittelgebirge (Bayrischer Wald) enthalten. Diese Großgliederung wird zwar durch Kleingebiete (linienhaft) untersetzt, die aber textlich nicht gekennzeichnet und daher räumlich nicht eindeutig zu zuordnen sind.

Zu bedauern ist auch, dass der Biotoptypenschlüssel von der 1. Auflage unverändert übernommen wurde. Bei allem Verständnis für die Notwendigkeit einer textlichen Knappheit im Vergleich zu Standardflorwerken bleiben doch Wünsche offen. Die Überschaubarkeit der Kennzeichnung der von den einzelnen Arten besiedelten Biotope wird durch einen Schlüssel erschwert, wenn dessen Kriterien zu umfassend (4gliedrig) aufgebaut sind und zudem möglichst noch Querverweise zu anderen Kategorien zu beachten sind. Auch die Zuordnung der Biotoptypen zu soziologischen Einheiten bleibt unbefriedigend, wenn ganze Komplexe (vgl. L1 Unterirdische Gewässer), Fließende Gewässer (L4), Kulturpflanzenbestände (T9, bis auf Äcker) oder urban-industrielle u.a. wirtschaftsbezogene Formationen (T10) keine entsprechenden soziologischen Zuordnungen aufweisen. Letzteres gilt z.B. für Verkehrswege ((T10.3), Ödland (T10.4) oder Bodenabbauflächen (T10.5). Es wäre sicherlich überschaubarer und inhaltlich überzeugender, wenn z.B. die Kategorien T4-8 zusammengefasst würden. Will man das so stark hierarchisch untergliederte System in vorliegender Form beibehalten, sollte man sich doch zu einigen Änderungen entschließen. Es wäre für einen Bildatlas vorliegenden Formats sicher kein Verlust, wenn man das auf Biotoptypen basierende System durch ein hierarchisches System auf der Grundlage eindeutig vegetationspezifischer Kriterien ersetzen würde.

**Fortsetzung S. 256**