

TELMA	Band 36	Seite 95 - 120	12 Abb., 1 Tab.	Hannover, November 2006
-------	---------	----------------	-----------------	-------------------------

Zur Ökologie der Wuchsformen von *Pinus sylvestris* L. im Moosfenn bei Potsdam

The ecology of the shape of *Pinus sylvestris* L. in the Moosfenn near Potsdam

LUKAS LANDGRAF

Zusammenfassung

Das Moosfenn bei Potsdam ist auf nassen bis trockenen Standorten mit Wald-Kiefern (*Pinus sylvestris* L.) bestockt. Beschrieben werden Morphologie und Entwicklung von Moorkiefern abhängig vom Grundwasserstand und dessen Schwankungsamplitude. Daraus werden drei Formen der Wald-Kiefer abgeleitet, die sich in Nadellänge, Triebblänge, Jahrringbreite, Höhe, Wuchsform und Standort unterscheiden.

Gegenwärtig wird für die Waldkiefer lediglich die Form „turfosa“ ausgeschieden. Im vorliegenden Beitrag werden die drei Wuchsformen „turfosa“, „intermedia“ und „uliginosa“ beschrieben. Deren Auftreten korreliert eng mit der Höhe und der Schwankungsamplitude des Wasserstandes. Daher treten die beschriebenen Moorkiefernformen im Moosfenn überwiegend zonal auf.

Eine natürliche Verjüngung von *Pinus sylvestris* konnte nur in den Zonen der Intermedia- und Turfosa-Kiefern beobachtet werden. Bei der Keimung auf Flächen mit hohen Wasserständen ist das Längenzwachstum deutlich gehemmt. Je nach Moorwasserflurabstand bilden sich in der Jugendphase drei unterschiedliche Wurzelformen aus.

Über die gesamte Entwicklungszeit bleibt der Moorwasserflurabstand der bestimmende Umweltfaktor für alle Moorkiefernformen. Es existieren zwei grundlegende Wachstumsstrategien. Kleine leichtere Kiefern wachsen aufrecht, während große schwere Kiefern durch Stammbiegung ihr Gewicht auf dem Moorboden verteilen. Zum Sterben von Moorkiefern tragen neben dem Einsinken des Wurzelstellers in das Katotelm auch Lichtmangel und Umkippen durch Wind oder Eigengewicht bei.

Abstract

The Moosfenn near Potsdam is completely covered by scots pine on wet to dry locations. Their morphology and growth were described in respect to waterlevel and its fluctuation. Investigations were made to describe three shapes of *Pinus sylvestris* with the special focus on needle length, length of internodes, year ring-width, height, habit and location.

In bogs just one shape of scots pine is known today. This paper describes three typical shapes of pine as “turfosa”, “intermedia” and “uliginosa”. Their occurrence correlates closely with the height and the fluctuation of the water level. Therefore the described shapes of pine in bogs arise predominantly zonal.

Natural regeneration was observed only in the zones with turfosa- and intermedia-shapes. During germinating on wet surfaces the growth of *Pinus sylvestris* is clearly restrained. Depending on waterlevel three different root types develop.

During the whole development the waterlevel predicts at the most the environmental factor for all three shapes of pine. Two basic growth strategies exist. Small light pines grow upright, big heavy pines disperse their weight on the bog ground. The dying of pines is due to root stocks sinking into the katotelm, by lack of light and by overbalance through wind and overweight.

1. Einleitung

Die Wald-Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) gehört weltweit zu den Baumarten mit dem größten Verbreitungsgebiet. Ihr Areal reicht von Spanien bis nach Jakutien in Sibirien. Ebenso breitgefächert ist ihre Standortamplitude (RIGLING et al. 2001). Besiedelt werden extrem trockene bis sehr nasse Standorte mit oft schlechter Nährstoffversorgung. Auf vielen subkontinentalen bis kontinentalen Zwischen- und Armmooren prägt *Pinus sylvestris* das Landschaftsbild.

Auf Mooren weicht der Habitus von Wald-Kiefern von der Nominalform ab. WILLKOMM in MÜLLER-STOLL & GRUHL (1959) bezeichnete diese Kiefern als Varietät „turfosa“ bzw. HUECK (1937) und MÜLLER-STOLL & GRUHL (1959) als Form „turfosa“. Für *Pinus sibirica* auf russischen Mooren beschrieb PRAVDIN (1963) ebenfalls eine „turfosa“-Form. MÜLLER-STOLL & GRUHL (1959) grenzten darüber hinaus für die Wald-Kiefer noch eine Form „uliginosa“ aus. HUECK (1949) beobachtete drei unterschiedliche Moorformen von *Pinus sylvestris*: Im zentralen Teil der Moore mit dem höchsten Moorwachstum eine 0,5 m hohe strauchartige Zwergform mit kurzen gelblichen Nadeln und einem Höchstalter von 60 Jahren, auf etwas trockeneren Moorbereichen eine 1 bis 4 m hohe Baumform mit ovaler oder kugeliger Krone sowie auf den trockensten Standorten eine dichte Wälder bildende 10-12 m hohe Baumform mit einem Alter bis zu 140 Jahren. Aus schottischen Hochmooren berichten MACKENZIE & WORRELL (1995) von habituellen Unterschieden zwischen Wald-Kiefern im Zentrum, in der Übergangszone und am Randlagg. Ähnliche Beobachtungen machten FRELECHOUX et al. (2000) an *Pinus uncinata* var. *rotundata* in schweizerischen Hochmooren.

Im Ergebnis sinkender Grundwasserstände in den vergangenen Jahrzehnten (LANDGRAF & KRONE 2002) hat sich die Wald-Kiefer auf sauren Zwischen- und Armmooren Brandenburgs stark ausgebreitet (WEGENER 1980, KÖNIG & MENZEL 1994, OTTO et al. 2001). Damit ist die Wald-Kiefer zu einem wichtigen Indikator bei der Einschätzung von Standortveränderungen in Mooren geworden. Dennoch ist bislang nur wenig über die ökologischen Ansprüche der Wald-Kiefer und deren Wuchsformen auf Mooren bekannt (TIMMERMANN 1999)

Ziel des Beitrages ist eine Kennzeichnung der Moorformen von *Pinus sylvestris* im Moosfenn. Beschrieben und statistisch unterlegt werden morphologische Unterschiede der Moorkiefernformen, deren Merkmale in den einzelnen Lebensphasen sowie die standörtlichen Ansprüche. Weiterhin werden die charakteristischen Altersstrukturen der Moorkiefern in den drei Moorzonen dargestellt. Die Ergebnisse sollen eine Hilfe für die Einschätzung und die Rekonstruktion von Standorteigenschaften in Mooren sein.

Das 3,67 ha große Moosfenn liegt in einem Kiefernforst 3 km südöstlich von Potsdam am Rande der Endmoräne des Brandenburger Stadiums der Weichselvereisung (LANDGRAF & NOTNI 2003). Gegenwärtig ist das Moosfenn vollständig mit Kiefern unterschiedlicher Höhen- und Alterstufen bedeckt. Verursacht durch Moorsackung infolge stark gefallener Grundwasserstände ist ein heterogenes Moorrelief entstanden (LANDGRAF & NOTNI 2003). Diese Standortvielfalt aus Bereichen mit Schwing-, Schwamm- und Standmoor in Zusammenhang mit dem guten Datenbestand macht das Moosfenn zu einem idealen Studienobjekt für die Moorformen von *Pinus sylvestris*.

Im Moosfenn findet man drei Wuchsformen von *Pinus sylvestris* (Abb. 6), die sich in ihren morphologischen Eigenschaften und Standortansprüchen unterscheiden. Die hier als Moorkiefernformen bezeichneten Wuchsformen der Wald-Kiefer sind jeweils auf bestimmte Zonen des Moores begrenzt.

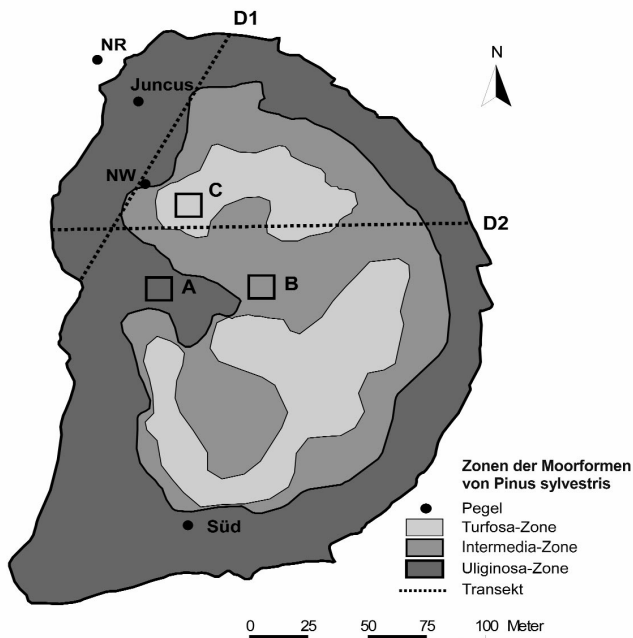


Abb. 1: Übersichtskarte des Moosfenns (A bis C sind Untersuchungsflächen für die Altersstruktur)
General map of the Moosfenn (A and C are investigation areas of the age structure)

Am trockeneren Moorrand wächst eine relativ langnadlige Form, die nach MÜLLER-STOLL & GRUHL (1959) als *Pinus sylvestris f. uliginosa* bezeichnet wird. Besonders auffallend ist die zweite Form, die auf extrem nassen Standorten als Kümmerform mit sehr kurzen Nadeln ausgebildet ist. Sie wird hier analog zu MÜLLER-STOLL & GRUHL (1959) sowie in Anlehnung an die Varietät von OBERDORFER (1994) bzw. WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998) als *Pinus sylvestris f. turfosa* bezeichnet. Zwischen diesen beiden Formen tritt noch eine dritte Form mit kurzen bis mittellangen Nadeln aber bereits baumartigem Wuchs auf. Diese Form ist in brandenburgischen Mooren häufiger als die „turfosa“ und besiedelt Bulten und festere Mooroberflächen. Da sie standörtlich einen Übergang zwischen den beiden erstgenannten Formen darstellt, wird für diese Form der Name *Pinus sylvestris f. intermedia* eingeführt. Alle drei Moorkiefernformen fanden sich auch in den neun untersuchten südbrandenburgischen Mooren an vergleichbaren Standorten wieder.

2. Methodik

Alle Untersuchungen fanden im Moosfenn bei Potsdam statt. Einen Überblick zum Gebiet gibt Abbildung 1.

Für die Auswahl von Stichproben wurde der Kiefernbestand zunächst in drei strukturell einheitliche Zonen nach Nadellänge und -farbe, Höhe, Kronenstruktur und Vitalität unterteilt (Abb. 1). Zur Ermittlung des Anteils der Altersklassen erfolgte eine weitere Differenzierung in Teilflächen nach Stammzahl und -durchmesser.

Die Typisierung der Moorformen von *Pinus sylvestris* basiert auf Messungen der Nadellänge am Terminaltrieb, der Anzahl der Nadeljahrgänge, der Beschreibung der Nadelfarbe, des Quirlabstandes und der Höhe an 101 repräsentativen Individuen sowie der mittleren Jahrringbreiten der Jahre 2003 bis 2005 von 79 Kiefern. Als maßgebendes Kriterium zur Abgrenzung der einzelnen Moorkiefernformen wurde die Nadellänge gewählt, da diese nur geringe Schwankungen aufweist, einen engen Standortbezug hat und einfach zu erfassen ist.

Für die Ermittlung der Nadellänge erwies sich der Mittelwert je einer Nadel der Spitze, der Mitte und der Triebbasis als geeignet. In allen Zonen des Fenns wurde im Mai 2005 die Verteilung der Kiefernkeimlinge erfasst. Zur Beschreibung der Keimentwicklung dienten 110 Keimlinge. Im Oktober 2005 erfolgte an den einen Meter breiten Transekten D1 und D2 (Abb. 1) die Untersuchung der Wurzelformen.

Zur Auswertung der Jahrringbreiten wurden den dickstämmigen Kiefern am Moorrand jeweils zwei Bohrkerne quer zur Neigungsrichtung, den dünnstämmigen Kiefern im Zentrum Baumscheiben entnommen. Dieses Vorgehen war erforderlich, da Kiefern auf Mooren oft Druckholz bilden. Die Messung der Jahrringbreiten erfolgte an den Scans der Baumscheiben und Bohrkerne mit 1.200 bis 2.400 dpi mittels des kostenlos verfügbaren

Programms „CooRecorder“ der schwedischen Firma „Cybis Elektronik & Data AB“. Anschließend ermittelte das Programm „CDendro“ derselben Firma die mittleren Jahrringkurven. Von den Baumscheiben flossen jeweils drei senkrecht aufeinander stehende Einzelkurven außerhalb des Druckholzbereiches in die Berechnung ein.

Zur Ermittlung der Altersstruktur im gesamten Untersuchungsgebiet wurden die Anteile der Altersklassen in Teilflächen anhand der untersuchten Individuen geschätzt und auf die gesamte Moorfläche hochgerechnet. Die Altersstruktur der Moorkiefernzonen konnte in den Untersuchungsflächen T, I und U ausgezählt werden (Abb. 1).

Seit 1986 werden an drei Pegeln (Juncus, NW und Süd) die Höhen der Mooroberfläche und des Moorwasserstandes ermittelt (NOTNI & NOTNI 2002). Die Differenz aus beiden Werten ergibt den Moorwasserflurabstand. Aus 35 Stichtagsmessungen im August 2005 verteilt über die Moorfläche und der Interpolation von Moorwasserflurabständen auf Flächen nahe der Pegel wurden die charakteristischen Spannen für den Moorwasserflurabstand und dessen Schwankungsbereich in den jeweiligen Moorzonen abgeleitet.

Eine stichprobenartige Überprüfung der Ergebnisse aus dem Moosfenn zur Keimung, zum Wachstum und zur Mortalität von *Pinus sylvestris* erfolgte in neun südbrandenburgischen Mooren: Trockenes Lauch, Große Zehme, Burghofseemoor (alle Lieberoser Heide), Pastling (südlich Bärenklau), ein Moor der Pinnower Läuche und Weißes Lauch (südlich Pinnow), Teufelssee (westlich Sperenberg) Großes Moor (bei Ferch/Alte Dorfstelle) und Reuthener Moor (nördlich Reuthen).

Allen Zeichnungen liegen originale Naturvorlagen zu Grunde.

3. Ergebnisse

3.1 Moorformen von *Pinus sylvestris*

Im nassen Moorzentrum wächst die **Turfosa-Form** (*Pinus sylvestris f. turfosa*). Sie weist ein unregelmäßig zwergenhaftes Wachstum auf und wird daher auch als „Krüppelkiefer“ bezeichnet. Ihr Vorkommen ist ein sicheres Indiz für ungestörte Moorbereiche. Im Moosfenn wurde noch eine Sonderform der Turfosa-Kiefer (Tz) mit extrem geringem Wachstum beobachtet, was sich in dicht stehenden Astquirlen und engen Jahrringen ausdrückt. Im Unterschied zu den typischen Turfosa-Kiefern weisen diese Kiefern ein sehr gleichmäßiges Wachstum auf. Alle Turfosa-Kiefern stehen in der Regel lückig bis weit verteilt über die Moorfläche. Sie treten im Moosfenn vorwiegend bei geringen Wasserstandsschwankungen auf. In anderen südbrandenburgischen Mooren wuchsen Turfosa-Kiefern auch auf langzeitig überstauten Flächen. Offensichtlich entscheidend für die Entstehung der Turfosa-Form ist der Wasserstand im Sommer.

Ebenfalls bei hohen Wasserständen aber auf festerem Grund bzw. auf Bulten steht die **Intermedia-Form** (*Pinus sylvestris f. intermedia*). Im Unterschied zu Turfosa-Kiefern haben Intermedia-Kiefern bereits baumartige Gestalt mit längeren nicht gelb werdenden Nadeln und dichter benadelter Krone. Insgesamt macht auch diese Form oft noch einen kümmerlichen und verbogenen Eindruck. Gegenwärtig haben sie auf den untersuchten südbrandenburgischen Mooren eine größere Verbreitung als Turfosa-Kiefern. Typische Standorte sind stark bultige Wollgrasmoore mit *Eriophorum vaginatum*.

Die **Uliginosa-Form** (*Pinus sylvestris f. uliginosa*) kennzeichnet Moorränder und ausgetrocknete Moorflächen. Auffallend sind die besonders großen Nadeln und Quirlabstände an kräftigen Bäumen, die aufgrund guter Wuchsbedingungen im Vergleich zu benachbarten Wald-Kiefern auf grundwasserfernen Sandstandorten etwas länger sind. In der Jugendphase kann diese Form auch im Zentrum ungestörter bultiger Moore auftreten. Wird jedoch der Wurzelteller bei zunehmendem Gewicht des Baumes nach unten gedrückt, wandeln sie sich in Intermedia-Kiefern um. Das geschieht etwa ab einer Baumhöhe von zwei Metern (z. B. Burghofseemoor und Weißes Lauch).

3.2 Keimphase

Die Keimungsrate steht im Zusammenhang mit dem Bedeckungsgrad der Gehölzschicht (Abb. 11) und ist in den einzelnen Zonen unterschiedlich hoch. In der dicht bewachsenen Uliginosa-Zone mit vollständiger Kronendeckung verhindern Beschattung und dichte Auflagen von Nadelstreu die Keimung vollständig. Keimlinge wurden im Moosfenn nur in der Turfosa- und Intermedia-Zone gefunden. Insgesamt wuchsen etwa 70 % der Keimlinge in Schlenken und 30 % auf Bulten. Im ca. 11 km entfernten Kesselmoor bei Ferch konnten auch Keimlinge in der Uliginosa-Zone beobachtet werden, da der Gehölzbestand hier entfernt worden war. Die Keimlinge auf diesem Standort ähnelten denen der trockenen Sandstandorte. Der Unterschied bei der Keimung von *Pinus sylvestris* in der Turfosa- und Intermedia-Zone zu einem tiefgründigen Sandboden besteht vor allem in der Geschwindigkeit des Längenwachstums (Abb. 2).

Da im Moor gleichzeitig mit dem Keimling auch die Mooschicht aufwächst, muss der Keimling schnell eine ausreichende Höhe erreichen, um nicht vom Torfmoos überdeckt zu werden. Der nachfolgend gebildete Trieb mit den Primärblättern bleibt jedoch in der Turfosa- und Intermedia-Zone gestaucht. Im Unterschied dazu haben die Kiefernkeimlinge in der Uliginosa-Zone und auf tiefgründigem Sandboden eine gestreckte Primärachse mit bis zu 4 cm langen Primärnadeln. Diese sitzen noch einzeln an der Sprossachse. Gegen Ende der Vegetationsperiode hatte eine junge Kiefer auf dem Sandstandort bereits die doppelte Höhe des Keimlings auf der Moosbulte erreicht. Besonders stark geschwächt sind Keimlinge in Moorschenken der Turfosa- und Intermedia-Zone (Abb. 3).

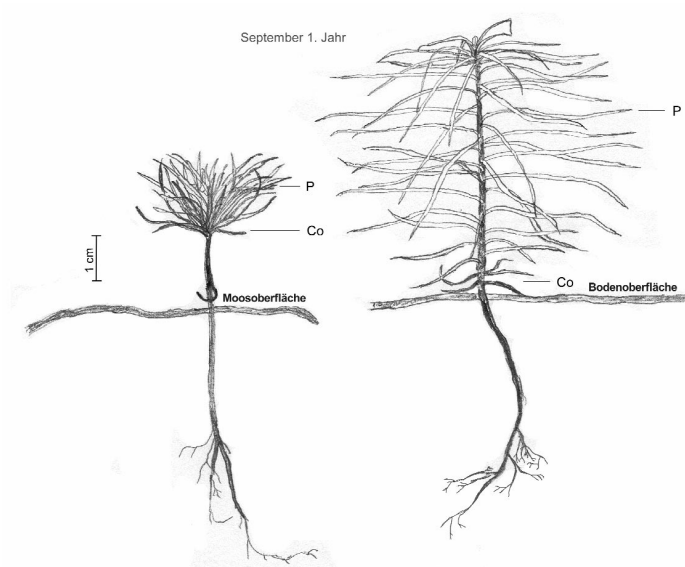


Abb. 2: Einjährige Keimlinge von *Pinus sylvestris* auf einer Torfmoosbulte (links) und auf einem trockenen Sandstandort (rechts) [Co = Keimblätter, P = Primärblätter]
 One-year-old seedlings of *Pinus sylvestris* on a spagnum hummock in the Moosfenn (left) and on a dry mineral soil (right) [Co = seed leaves, P = primary leaves]

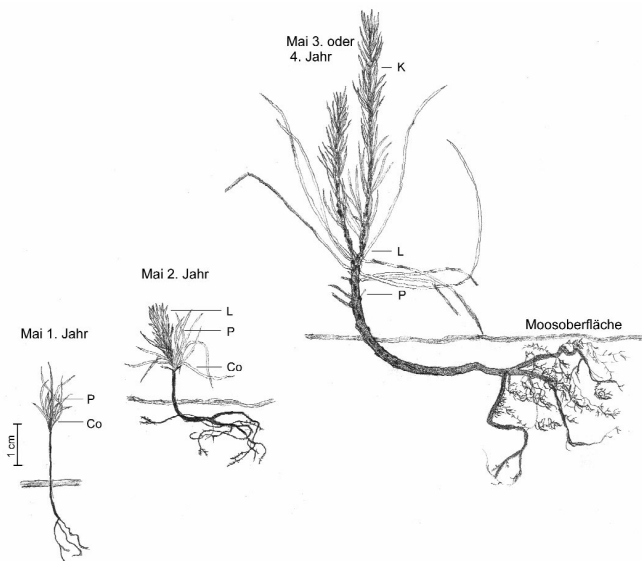


Abb. 3: Entwicklungsstadien von *Pinus sylvestris* in Moorschlenken der Turfosa- und Intermedia-Zone nach der Keimung (Co = Keimblätter, P = Primärblätter, L = Langnadeln, K = Kurzneln)
 Several growth stages of *Pinus sylvestris* in bog holes in the turfosa- and intermedia zone after germination) [Co = seed leaves, P = primary leaves, L = long needles, K = short needles]

Im ersten Jahr streckt sich hier lediglich das Hypocotyl, während die Primärachse gestaucht bleibt. Die Wurzel bildet eine primäre Verzweigung aus. Deren Wachstumsrichtung ist zunächst noch senkrecht orientiert. Bereits im 2. Jahr biegt die Hauptwurzel vertikal ab, wodurch der oftmals typische Haken entsteht. Nach der Meinung von MÜLLER-STOLL & GRUHL (1959) gibt die noch biegsame Wurzel dem Druck der oberirdischen Keimlingsteile zur Seite nach. In diesem Fall müsste aber wenigstens die senkrechte Orientierung der sekundär gebildeten Wurzelverzweigung erhalten bleiben. Die Mehrzahl der von nun an gebildeten Wurzeln wächst allerdings weiterhin horizontal.

Als Ursache für die Wurzelverbiegung kann Druckbelastung in diesem frühen Entwicklungsstadium ausgeschlossen werden, da die oberirdisch noch kümmerlich ausgebildeten Pflanzenteile nur wenige Zentimeter aus der Mooschicht ragen. Plausibler erscheint dagegen, dass die Wurzel beim Eindringen in tiefere Zonen Kontakt mit wassergesättigten Schichten bekommt und diesen anaeroben Bedingungen ausweicht (HEIKURAINEN 1955, OHLSON & ZACKRISSON 1992). Auch Jungkiefen auf tiefgründigen Sandböden zeigen an der Wurzelbasis häufiger einen leichten Knick, der auf diesen Standorten meist in eine Pfahlwurzel übergeht. Auf der Suche nach Nährstoffen und Wasser führt die Wurzel verschiedene Wachstumsbewegungen aus. So lassen sich bei Jungkiefen auf Moor- und Mineralböden vielfach korkenzieherartige Verdrehungen an einzelnen Wurzelteilen nachweisen. In dem wachsenden Moosgeflecht eines Torfmoosmoores, könnte auch die unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeit einzelner Moospflänzchen Wurzelverdrehungen verursachen. Nach der Wurzelbiegung hat die Jungkiefer mit dem sich nun horizontal ausbreitenden Wurzelgeflecht eine breitere Auflagefläche im Moostepich. Emporwachsende Moospflanzen können dann die leichten Jungpflanzen anheben. Dadurch verringert sich die Gefahr der Erstickung des Keimlings durch die Mooschicht.

In der Regel bilden die Keimlinge der Turfosa- und Intermedia-Form im zweiten Jahr einen kurzen Haupttrieb mit Langnadeln von vier bis sechs Zentimetern Länge. Bei dem Keimling in Abbildung 3 sind die Langnadeln noch am Anfang des Wachstums. Es sind die ersten Doppelnadeln auf Kurztrieben. Der Haupttrieb erreicht meist nur wenige Zentimeter Länge. MÜLLER-STOLL & GRUHL (1959) skizzierten zwei- und dreijährige Keimlinge mit extrem gestauchten Hauptachsen. Offenbar waren die Wachstumsbedingungen für Kiefernkeimlinge im Moosfenn der 50er Jahre erheblich schlechter als 2005. Auf grundwasserfernen Böden und in der Uliginosa-Zone (z. B. Kesselmoor bei Ferch und Große Zehme) kann der Haupttrieb des zweiten Jahres weit über zehn Zentimeter lang werden. Unterhalb der Endknospe dieser Triebe bildet sich zum Ausgang der Vegetationsperiode ein Kranz mit Seitenknospen, aus denen im Folgejahr ein Astquirle entsteht. Oft werden auch nur unvollständige Astquirle gebildet.

3.3 Jugendphase

Die Jungpflanzen der Turfosa- und Intermedia-Zone bildeten in der Beobachtungszeit von 2004 bis 2005 bereits im dritten bis vierten Jahr die ersten Astquirle, während im nassen Jahr 1959 erst im vierten bis fünften Jahr Verzweigungen angelegt wurden (MÜLLER-STOLL & GRUHL 1959). Als Ursache für diesen Trend kommt die zunehmende Austrocknung des Moosfenns seit den 1980er Jahren in Betracht.

Im Jahr 2005 zeigten die drei- bis vierjährigen Jungpflanzen noch keine vollständigen Astquirlverzweigungen. Nach der Entwicklung des Haupttriebes mit Langnadeln wächst der Trieb unverzweigt mit Kurznapeln weiter. Auch das Durchwachsen von tieferliegenden Kurztrieben ist möglich (Abb. 3). Das „Umschalten“ von Lang- auf Kurznapeln ist für alle untersuchten Jungkiefern der Turfosa- und Intermedia-Zone kennzeichnend und so auch in den neun südbrandenburgischen Mooren beobachtet worden. Damit stellt sich die Pflanze ab dem dritten Jahr endgültig auf die Mangelsituation um. Ältere Jungkiefern weisen hier schon den typischen Habitus der Turfosa- bzw. Intermedia-Form auf (Abb. 4).

Das Fehlen von Seitenästen, kommt bei Moorkiefern mit geringer Vitalität auch in älteren Entwicklungsstadien häufig vor. Auffallend sind die oft stark gekrümmten Stämmchen der Jungpflanzen (Abb. 4). Die Ursache dafür konnte nicht eindeutig geklärt werden. Ein

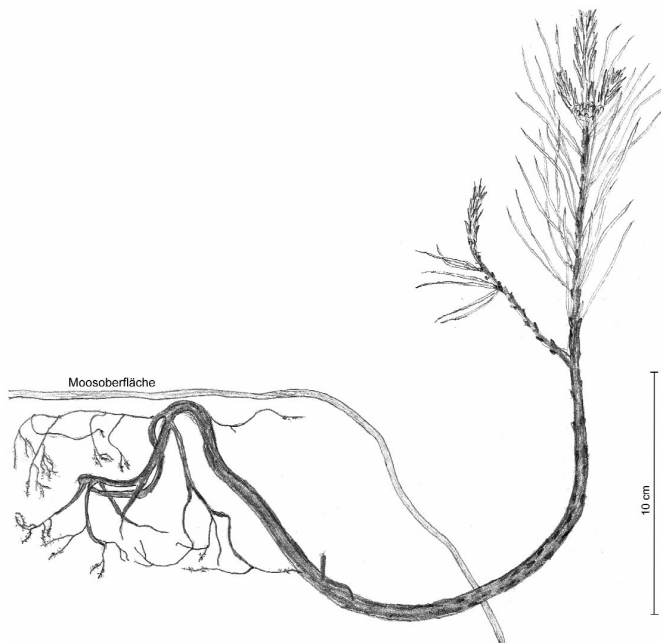


Abb. 4: 4- bis 5-jährige Jungpflanze von *Pinus sylvestris* auf einer Torfmoosbulte
4- to 5-year-old juvenile plant of *Pinus sylvestris* on a sphagnum hummock

Abkippen von Sprossachse und Wurzel infolge der Drucklast oberirdischer Pflanzenteile kann auch hier ausgeschlossen werden, da die Verankerung der Wurzel im Moosgeflecht bereits sehr fest ist. Nur mit Mühe gelingt es, junge Moorkiefern mit der Hand aus dem Boden zu ziehen. Eventuell löste bei der Kiefer in Abbildung 4 das starke Wachstum der Torfmoosbulte die Neigung des Stämmchens aus. Kiefern reagieren darauf mit verstärktem Druckholzwachstum an der Stammunterseite, wodurch sich der Baum wieder aufrichtet. Die Hebelwirkung der oberirdischen Pflanzenteile gewinnt für die Statik der Kiefern erst mit erheblicher Gewichtszunahme an Bedeutung. Wiederholtes Neigen und Aufrichten der Kiefernstämmen sind dann die Folge.

Während der Jugendphase manifestiert sich die Form der Wurzel, die sich auch später kaum ändert, selbst wenn die Standortbedingungen wechseln. Je geringer der Flurabstand des Grundwassers ist, desto stärker horizontal breitet sich das Wurzelwerk aus (SCHERFOSE 1990, LAIHO & FINER 1996). In wassergesättigten Mooren befindet sich der Hauptanteil des Wurzelsystems in den obersten zehn Zentimetern (PAAVILAINEN 1966). Die Form der Wurzel steht in direktem Zusammenhang mit dem Moorwasserflurabstand und ist so typisch, dass es möglich war, drei wiederkehrende Wurzelformen zu beschreiben (Abb. 5). Deren Allgemeingültigkeit bestätigten Stichproben in den anderen untersuchten südbrandenburgischen Mooren.

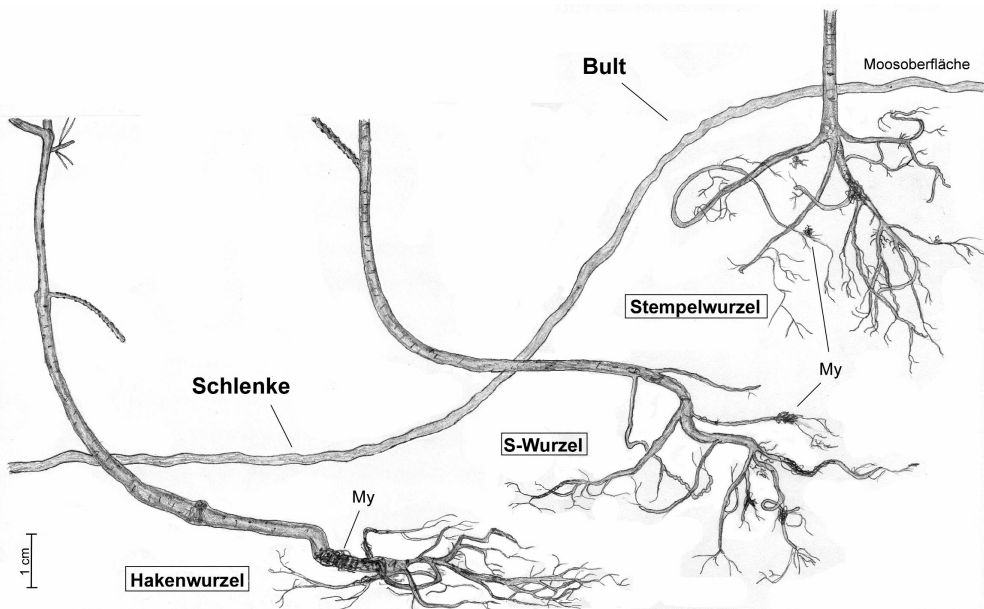


Abb. 5: Wurzelformen von *Pinus sylvestris* (My-Mykorrhiza)
Shape of roots of *Pinus sylvestris* (My - mykorrhiza)

In Schlenken bildet sich infolge einseitigen Wurzelwachstums eine „**Hakenwurzel**“ aus (Abb. 3 und 5) Die geringe O₂-Konzentration in der obersten Bodenschicht aufgrund eines hohen Moorwasserspiegels verhindert ein tieferes Eindringen in den Moorboden.

Auf mittlerer Bulthöhe - nur wenige Zentimeter höher gelegen - entwickeln die Kiefern eine andere Wurzelform (Abb. 5). Eine anfängliche senkrechte Orientierung der Wurzeln ist zwar möglich, nach wenigen Zentimetern Tiefenwachstum wird die Wurzel vom Wasserspiegel zur Seite gezwungen. Durch Wasserstandsschwankungen entstehen dann einfach bzw. mehrfach S-förmige Wurzeln. Diese „**S-Wurzeln**“ sind ebenfalls stark seitwärts orientiert.

Auf Kuppen von Bulten entwickeln die Kiefern tief und breitverzweigte „**Stempelwurzeln**“ (Abb. 5). Die Wurzel kann sich nach allen Seiten ausrichten. Eine dominante Pfahlwurzel ist selten. Meist wachsen mehrere annähernd gleichstarke Nebenwurzeln in die Tiefe.

Entlang zweier Transekte (Abb. 1) wurden die Wurzelformen der Kiefern erfasst (Abb. 6).

Stempelwurzeln sind insgesamt am häufigsten und haben ihren Schwerpunkt am trockeneren Moorrand. Demgegenüber treten die Hakenwurzeln gehäuft im nassen Zentrum des Moores auf. Für die Jungkiefern, die damals aufwuchsen, war also besonders am Rand ein hohes Angebot an Bulten vorhanden. Das Zentrum war von Schlenken geprägt.

Im Rahmen der Untersuchungen wurde die Verteilung der einzelnen Wurzelformen innerhalb der Moorkiefernformen untersucht (Abb. 7). Es gibt keine Moorkiefernform, bei der nur eine einzige Wurzelform auftrat. Bei der Intermedia-Form fällt ein größerer Anteil an Stempelwurzeln gegenüber der Uliginosa-Form auf. Bei den Turfosa-Kiefern sind alle drei Wurzelformen gleichermaßen vertreten. Die gesondert betrachtete Zwergform (Tz) hebt sich mit einem hohen Anteil an Stempelwurzeln ab. Für die Uliginosa-Zone muss berücksichtigt werden, dass in der Keimphase hier noch die Intermedia- oder Turfosa-Zone lag. Ansonsten dürften bei tiefen Wasserständen gekeimte Uliginosa-Kiefern überwiegend Stempelwurzel aufweisen.

3.4 Fortpflanzungsphase

In der Fortpflanzungsphase wird die Konkurrenz der Kiefern mit der aufwachsenden Torfmoossschicht abgelöst durch die Gefahr des Eindrückens von Wurzelteller und oberirdischen Pflanzenteilen in das wassergesättigte Katotelm. Die Wald-Kiefer hat dagegen zwei grundsätzliche Strategien entwickelt, die das stetige Versinken von Pflanzenteilen in den Moorkörper abbremsen und so die individuelle Lebensspanne des Baumes verlängern.

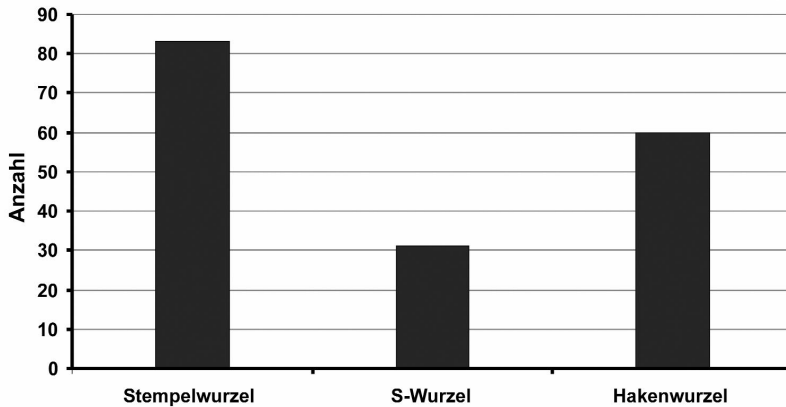


Abb. 6: Anteil der Wurzelformen von *Pinus sylvestris* auf zwei Transekten (D1 und D2 in Abb. 1)
 Percentage of the shapes of roots of *Pinus sylvestris* along two transects (D1 and D2 in Fig.1)

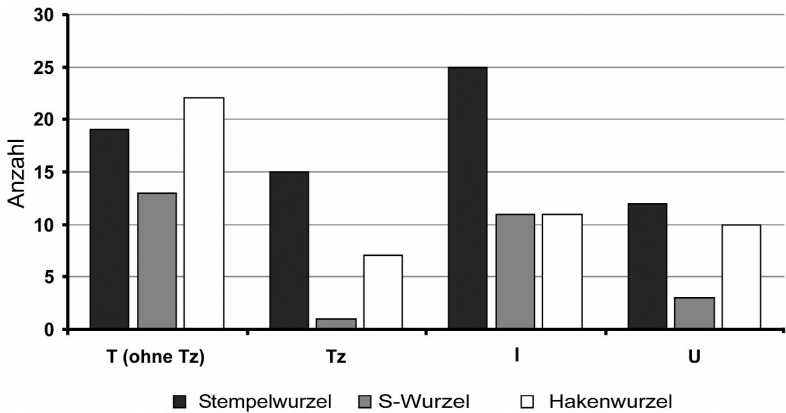


Abb. 7: Verteilung der Wurzelformen der Wuchsformen der Moorkiefer entlang von zwei Transekten im Jahr 2005 (T – Turfosa-Form, Tz – Zwergform der Turfosa, I – Intermedia-Form, U – Uliginosa-Form)
 Distribution of the shapes of roots of pines in bogs along two transects in 2005 (T – turfosa-shape, Tz – dwarf of turfosa-shape, I – intermedia-shape, U – uliginosa-shape)

Zum einen gibt es Kiefern mit einem geraden und relativ gleichmäßigen Wachstum. Dazu gehören oft Kiefern mit Stempelwurzeln und insbesondere die Zwergform der Turfosa-Kiefern (Abb. 8), deren Gewichtsschwerpunkt über der Wurzelbasis liegt. Auch bei Haken- und S-Wurzeln ist ein gerades Stammwachstum möglich. Generell haben Moorkiefern auf Stempelwurzeln einen besonders sicheren aufrechten Stand, während Moorkiefern mit einseitigen Wurzelformen eher zum Kippen und entsprechenden Stammkrümmungen neigen. Daraus resultieren Störungen im Längen- und Dickenwachstum.

Kiefern mit dieser Strategie weisen ein sehr geringes Höhen- und Dickenwachstum auf. Die Bäume mit geringer Auflast und geradem Stamm entwickeln einen sehr breiten Wurzelteller und sinken dadurch nicht so tief in die Moosdecke ein. Das geht nur bis zu einem bestimmten Punkt, an dem das Gewicht des Baumes zu groß wird. Wo diese Grenze unter den jeweiligen hydrostatischen Bedingungen liegt, konnte im Moosfenn nicht geklärt werden. Im Pastling-Moor (Niederlausitz) existiert ein 100-jähriger Sumpfporst-Kiefern-Wald auf weichem Schwammmoor aus Intermedia-Kiefern, die bei geradem Wuchs eine Höhe von 12 m erreicht haben.

Eine andere Anpassung haben schwerere Kiefern mit gekrümmtem Stamm und weit entfernt von der Stammbasis befindlichem Gewichtsschwerpunkt. Diese unregelmäßig wachsenden Kiefern treten in allen Moorkiefernformen auf. In Abbildung 8 ist eine Intermedia-Kiefer mit stark gekrümmtem Stamm dargestellt. Die Hakenwurzel provoziert aufgrund des exzentrischen Gewichtsschwerpunktes zunächst ein Kippen des Baumes. Durch die Auflage des Stammes auf der Moosdecke wird der auf der Mooroberfläche lastende Druck des Baumes verteilt. Gleichzeitig hebt der Baum sein Wurzelwerk aus tieferen Bodenschichten nach oben. Dabei gelangt das Wurzelsystem in das sauerstoffreiche Akrotelm, während der untere Teil des Feinwurzelsystems abreißt. Ist der Baum dann vital genug, die fehlenden Feinwurzeln auf höherem Niveau zu ersetzen, überlebt er. Schwere Uliginosa-Kiefern auf stark ausgetrocknetem Moorboden benötigen keine der genannten Anpassungen und wachsen gerade empor. Auch diese Kiefern kippen oft um und biegen dann die Stammachse zum Licht.



Abb. 8: Zwergform einer 77-jährigen Turfosa-Kiefer (Tz) mit Stempelwurzel (links) neben einer 56-jährigen Intermedia-Kiefer (I) mit Hakenwurzel (rechts)
Dwarf-shaped 77-year-old turfosa-pine (Tz) with a stamp-like root (left) beside a 56-year-old intermedia-pine (I) with hook-like root (right)

Die Wald-Kiefer ist außerdem in der Lage, nach Veränderungen des Moorwasserflurabstandes ihre Form den veränderten Standortbedingungen anzupassen. MÜLLER-STOLL & GRUHL (1959) beschreiben, dass sich nach Grundwasseranstieg Uliginosa-Kiefern in die Turfosa-Form umwandelten. Mit dem steigenden Wasserstand Anfang der 50er Jahre verringerten sich die Quirlabstände und an allen Trieben wandelten sich Langnadeln in Kurznadeln um. Ein umgekehrter Trend war 2005 im Moosfenn zu beobachten. Parallel zur Verkleinerung des Wasserkissens im Südteil des Moores saß die ehemalige Schwingdecke nun dem Untergrund auf. An den Rändern der Schwingdecke transformierten viele Turfosa-Kiefern in die Intermedia- oder Uliginosa-Form. In Abbildung 9 ist eine ehemalige Turfosa-Kiefer dargestellt, die ursprünglich am Rand dieser Schwingdecke stand. Die Austrocknung des Standortes mit Aufsetzen der Schwingdecke ab etwa 2001 lässt sich auch gut anhand der Triebblängen rekonstruieren.

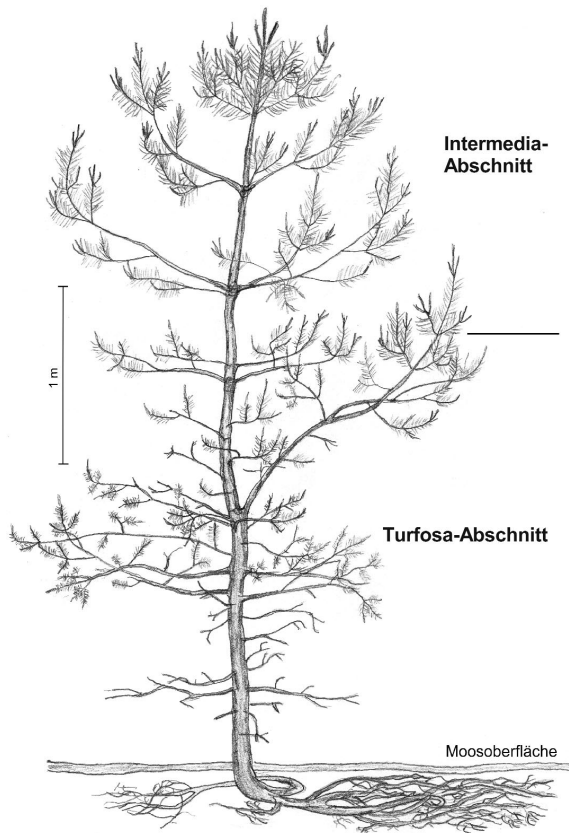


Abb. 9: Moorkiefer (M 1) an ehemaligem Schwingdeckenrand in der Umwandlung von der Turfosa-Form zur Intermedia-Form (2005)
Bog pine (M 1) in transformation from turfosa-shaped to intermedia-shaped upon a former quaking bog (2005)

Die unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeit der Moorkiefernformen drückt sich in den Triebblängen und Jahrringbreiten aus (Tab. 1). Für die Moorkiefernformen lassen sich mit geringen Überlappungen charakteristische Jahrringbreiten zuweisen (Abb. 10). So waren die Jahrringe der Turfosa-Kiefern meist unter 1,2 mm breit, während die Jahrringbreiten der Intermedia-Kiefern meist zwischen 1,2 und 2,1 mm Breite lagen. Mit weit über 2,1 mm bis zu 8 mm hatten die Uliginosa-Kiefern die breitesten Jahrringe. Bei der Verwendung der Daten ist zu berücksichtigen, dass die Jahrringe im Betrachtungszeitraum aufgrund der Trockenheit des Moores insgesamt relativ breit waren. In ungestörten Mooren dürften hier vor allem die Mittel- und Medianwerte der Turfosa- und Intermedia-Form etwas niedriger liegen.

Nicht nur in der Entwicklung und dem Wachstum bestehen zwischen den Moorkiefernformen Unterschiede. Auch die Struktur der Kiefernbestände in den drei Moorzonen ist verschieden. Auffallendster Unterschied zwischen den drei Zonen sind die Baumhöhe, der Deckungsgrad der Kronen und die Stammzahl.

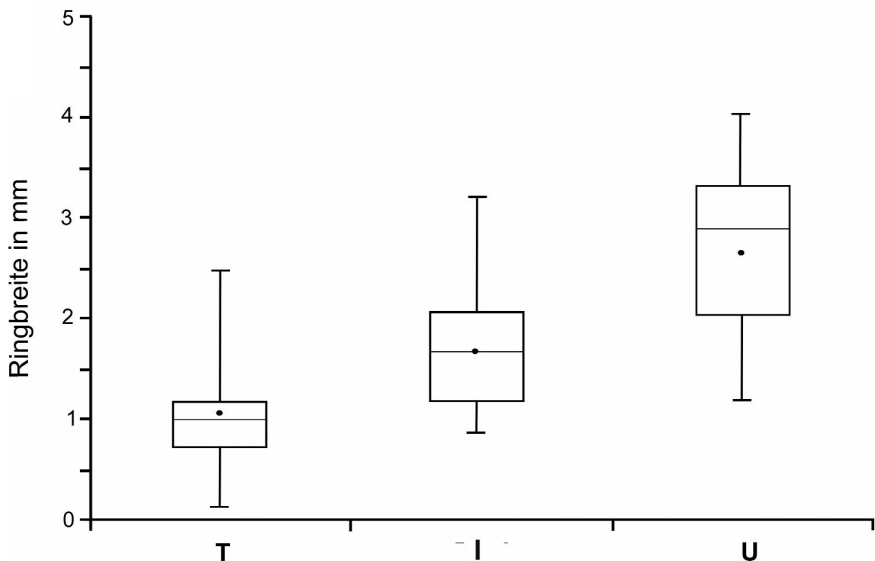


Abb. 10: Häufigkeitsverteilung von Ringbreiten (Mittelwerte 2003-2005) bezogen auf die Moorformen von 79 Wald-Kiefern (T = Turfosa-Form, I = Intermedia-Form, U = Uliginosa-Form, dargestellt sind Minima, Maxima, 25- und 75 %-Quantile, Mediane [Punkt] und Mittelwerte [Strich])
 Frequency distribution of width of tree-rings (averages 2003-2005) in respect to the shape of pine in bogs for 79 specimen (T = turfosa-shaped, I = intermedia-shaped, U = uliginosa-shaped; presented are minima, maxima, 25- and 75%-quantiles, medianes (point) and means (line))

Vom Zentrum bis zum Rand nimmt die Höhe der Kiefernbestände zu, während die Stammzahl pro Fläche am Rand den niedrigsten Wert hat (Tab. 1). Stammzahl und Höhe der Bestände im Moosfenn stimmen gut mit den von FRELECHOUX et al. (2000) für *Pinus uncinata* var. *rotundata* auf schweizerischen Mooren angegebenen Werten überein. Hier wurden Stammzahlen von 3.375 - 9.896 Stämme* ha⁻¹ im Moorzentrum, 4.708 - 8.125 Stämme* ha⁻¹ in der Übergangszone und 1.958 – 3.750 Stämme* ha⁻¹ in der Randzone ermittelt. Auch die Höhe der Bäume staffelte sich von < 5 m im Zentrum, 1-8 m in der Übergangszone auf 8-11 m im Randbereich des Moores. Aufgrund der dichten Benadlung und großen Kronen von Uliginosa-Kiefern lässt die Beschattung kaum Moos- und Krautvegetation zu. Demgegenüber ist in der Intermedia-Zone und vor allem in der Turfosa-Zone eine flächendeckende Bodenvegetation ausgeprägt.

3.5 Altersphase und Altersstruktur

Über die Bedingungen, die zum vorzeitigen Altern bzw. Sterben von Moorkiefern führen, ist wenig bekannt. In brandenburgischen Mooren sind nach eigenen Beobachtungen nur Flächen, die im Juli und August Flurabstände des Moorwasserspiegels von unter 6 Zentimetern aufweisen, gehölzfeindlich. Bereits kleinere Bulten genügen hier für die Etablierung der ersten Gehölze.

Auf den offenen und halboffenen Schwingdeckenbereichen der Turfosa-Zone können zwergwüchsige Turfosa-Kiefern (Tz) sehr alt werden. Das Höchstalter ist gegenwärtig offensichtlich noch nicht erreicht. Viele 70- und 80-jährige Moorkiefern sind noch vital. Diese Moorkiefern sterben dann durch das Einsinken der Wurzel in anaerobe Bodentiefen. Beobachtungen an lebenden und toten Wurzeln im Zentrum des Moores (Turfosa-Zone) zeigten, dass Kiefern ab einer Hauptwurzelzone über 22 cm Tiefe nicht überlebensfähig sind. Hochwüchsige Moorkiefern kippen leichter um. Die Wahrscheinlichkeit dafür steigt mit zunehmender Entfernung des Baumschwerpunktes von der Stammbasis.

In der Uliginosa- und Intermedia-Zone sterben bis 20 Jahre alte Bäume überwiegend durch Abdunklung im dichten Bestand. Die Neigung der Mooroberfläche am Rand des Moosfenns fördert das Kippen großer Uliginosa-Kiefern erheblich. Auch der trockene Moorboden in der Uliginosa-Zone ist noch instabiler als vergleichbare mineralische Standorte.

Die Altersbestimmung von Einzelbäumen in den Untersuchungsflächen T, I und U (Abb. 1) ergab eine unterschiedliche Alterstruktur in den drei Zonen der Moorkiefernformen.

Kennzeichnend für die Uliginosa-Kiefern-Zone am Moorrund ist ein relativ gleichaltriger geschlossener Bestand mit einem Altersschwerpunkt zwischen 31 und 50 Jahren (Abb. 11). Eine Naturverjüngung von *Pinus sylvestris* fand hier 2005 nicht statt. Jüngere und kleinere Exemplare werden abgedunkelt und sterben. Andere Gehölzarten wie *Prunus serotina* und *Betula pubescens* finden aber gute Keimbedingungen.

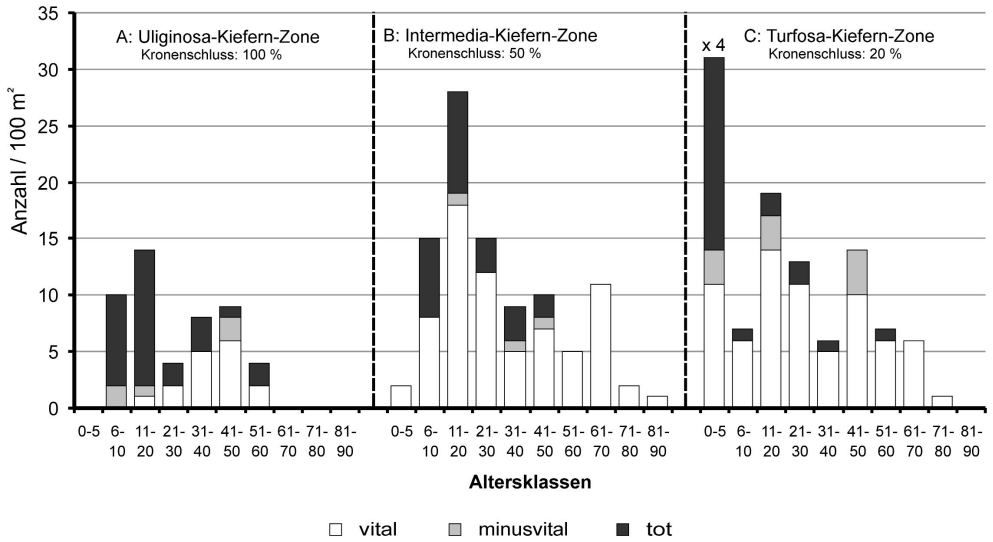


Abb. 11: Altersklassen und Vitalitätsstufen von *Pinus sylvestris* in je einem 100 m²-Quadrat der Moor- kiefernzonen A – Uliginosa = Standmoor, B – Intermedia = Schwammmoor und C – Turfosa = Schwingmoor und weiches Schwammmoor
Age groups and degrees of vitality of *Pinus sylvestris* within the investigation areas of 100 m² each

In der Intermedia- und Turfosa-Zone kann sich *Pinus sylvestris* dagegen verjüngen (Abb. 11). Die Altersstruktur in den offenen Beständen dieser Zonen ist breiter. Insgesamt nimmt der Anteil jüngerer Jahrgänge von der Uliginosa- zur Turfosa-Kiefern-Zone zu. In der Turfosa-Zone ist die Keimlingszahl erheblich höher als in der Intermedia-Zone. Hier ist allerdings auch die Mortalität der Keimlinge am höchsten. Die Mortalitätsrate jüngerer Altersklassen nimmt von der Uliginosa-Zone über die Intermedia-Zone bis hin zur Turfosa-Zone ab. In der Turfosa-Zone ist die Sterblichkeit der Moorkiefern ab einem Alter von 6 bis 10 Jahren gering.

Für den gesamten Kiefernbestand auf dem Moosfenn ergibt sich eine glockenartige Verteilung der Altersstruktur (Abb. 12). Bei den älteren Jahrgängen dominieren Kiefern mit sehr engen Jahrringen. Die Gipfelbildung der Altersverteilung bei 31 bis 50 Jahren geht vor allem auf Kiefern mit stark zunehmenden Jahrringbreiten zurück.

Eine Zusammenfassung aller Untersuchungsergebnisse bezogen auf die Moorformen der Wald-Kiefer ist in Tabelle 1 dargestellt.

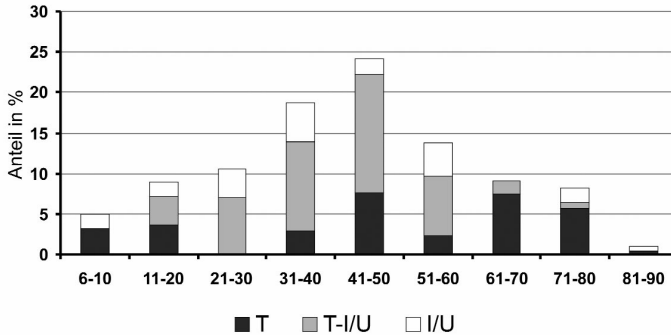


Abb. 12: Altersklassen von *Pinus sylvestris* auf dem Moosfenn und deren Anteile an den Jahrringtypen (T = Turfosa, T – I/U = Entwicklung vom Turfosa- zu Intermedia- bzw. Uliginosa, I/U = Intermedia- bzw. Uliginosa)

Age groups and percentage of types of tree-rings of *Pinus sylvestris* in the Moosfenn (T = turfosa, T-T/U = development from turfosa to intermedia and uliginosa, resp., I/U = intermedia and uliginosa, resp.)

4. Diskussion und Fazit

In den 50er Jahren beobachteten GRUHL (1956) und MÜLLER-STOLL & GRUHL (1959) das Eindringen der Uliginosa-Kiefern vom Moosrand Richtung Zentrum. Ein Trend, der sich aufgrund zunehmender Austrocknung vor allem seit den 1970er Jahren verstärkte (WEGENER 1980, LANDGRAF & NOTNI 2004). Die Verteilung der Moorkiefernformen im Moosfenn macht deutlich, dass die primäre Ursache für die Ausbildung der Standortmodifikationen der Bodenwasserhaushalt (Flurabstand, Amplitude) ist. Damit sind die beschriebenen Moorformen der Wald-Kiefer gute Indikatoren für den Wasserstand.

MÜLLER-STOLL & GRUHL (1959) nahmen noch an, dass neben dem Moorwasserstand auch bodenchemische Faktoren eine Rolle spielen. Bodenchemie kann nach den vorliegenden Ergebnissen als primäre Ursache ausgeschlossen werden. Dagegen spricht u. a. das zunehmende Auftreten von Uliginosa- und vor allem Intermedia-Kiefern im Zentrum des Moores fernab des Mineralbodenwasserstroms (Abb. 6). Beide Formen breiteten sich erst nach Aufsitzen der Schwingdecke auf dem Untergrund aus. Ihre heutige Ausdehnung zeichnet gut die Zone flachgründiger Torfschichten nach. Der Oberboden ist hier insgesamt jetzt fester und besser durchlüftet. Bodenchemische Prozesse können daher lediglich von sekundärer Bedeutung sein. Typisch für kiefernbestandene Moore ist das Abnehmen der Höhe vom Rand zum Zentrum hin (TIMMERMANN 1999, FRELECHOUX et al. 2000, ANDERSON & HARDING 2002). In tschechischen Hochmooren fand MUSIL (1968) ebenfalls einen Zusammenhang zwischen Wuchshöhe der Moorkiefern und Tiefe des Moorwasserstandes. Auch waren die Randkiefern der Moore im schweizerischen Jura und im Schwarzwald schlanker und schnellwüchsiger als im Moorzentrum (FRELECHOUX et al. 2000, BOGENRIEDER & VON SENGBUSCH 2002).

Tab. 1: Merkmale der Moorformen von *Pinus sylvestris* (* - wenn Moorform seit Keimung erhalten bleibt, ** - ermittelt für die Moorzonen in den Untersuchungsflächen T, I und U, *** - bezieht sich auf die Moorzonen, **** - Mittelwert +/- Standardabweichung)
 Characteristics of the shape of *Pinus sylvestris* (* = without change of shape since germination, ** = concerns the investigation areas T, I and U, *** = concerns the bog zones, **** = average +/- standard deviation)

<i>Pinus sylvestris</i> form	<i>turfosa</i>	<i>intermedia</i>	<i>uliginosa</i>
mittlere Nadellänge am Terminaltrieb	2,0 bis 3,0 cm (selten 1,0 bis 2,0)	3,0 bis 4,5 cm	4,5 bis 9 cm
Nadelfarbe	grün bis gelbgrün	grün bis grau-grün	
Benadlung	1 bis 2 Jahrgänge	2 bis 3 Jahrgänge	
Trieblänge	4 bis 8 cm	8 bis 15 cm	15 bis 50 cm
Jahrringbreite	0 bis 1,2 mm	1,2 bis 2,1 mm	2,1 bis 8 mm
maximale Höhe	4 m (bis 7 m)	8 m (bis 10 m)	12 bis 15 m
Wurzelform*	auf Bulten: Stempel- und S-Typ in Schlenken: Haken-Typ		überwiegend Stempel- und S-Typ
gesamte Wuchsform	strauchförmig oder zwerghaumbförmig, stark gebogene Äste	baumförmig, gebogene und z. T. stark gebogene Äste	baumförmig, Äste gestreckt bis leicht gebogen
Kronenform	unregelmäßig knorrig z. T. dicht beaset mit schütterer Benadlung	meist regelmäßig geformt mit schütterer Benadlung	regelmäßig geformt mit dichter Benadlung
Stammform	gerade bis stark gebogen		
Stammzahl** ha ⁻¹	5.900	6.900	1.600
Krautvegetation***	geschlossene Torfmoos- und Sauergras-Vegetation		stark lückenhafte oder fehlende Krautschicht
Kennzeichen der Keimentwicklung	gestauchter Haupttrieb mit Langnadeln		gestreckter Haupttrieb mit Langnadeln
Wachstumsstrategie	überwiegend aufrecht	aufrecht und gebogen	
Standort	weiche Schwing- bis weiche Schwamm-Moore	feste Schwing- bis Schwamm-Moore, höhere Bulten und Übergangsbereiche zwischen Moorzentrum und -rand	trockene Moore und Moorränder
Moorwasser- flurabstand**** (Juli bis September)	8 bis 12 cm	13 bis 25 cm	> 25 cm
Jahresschwankung**** des Moorwasser- flurabstandes	3 bis 11 cm	6 bis 21 cm	> 15 cm

Ursache der Formenbildung von *Pinus sylvestris* auf Mooren ist die schlechte Nährstoff- und Sauerstoffversorgung der Wurzeln. Derartige Mangelerscheinungen zeigen Kiefern nicht nur auf Mooren sondern auch an anderen Grenzstandorten wie z. B. an den Rändern gelaugter Straßen. Hier fehlt zwar der instabile Untergrund und damit die entsprechend gedrehten Stämme, jedoch stimmen die übrigen Merkmale wie z. B. Nadel- und Quirllänge mit den Kennzeichen der Turfosa-Kiefern überein.

Die Moorformen der Waldkiefer haben für die Einschätzung wasserhaushaltlicher Veränderungen in Mooren eine Bedeutung als Indikatoren und zeigen gleichzeitig vergangene Nass- und Trockenphasen an. Um die gesamte Standortvielfalt für Moore abbilden zu können, ist es daher wichtig, alle drei Moorformen von *Pinus sylvestris* zu erfassen. Die Uliginosa-Kiefern sind im Moorzentrum wichtige Zeiger für einen gestörten Wasserhaushalt. Allerdings sind kleine Uliginosa-Kiefern unter zwei Metern Höhe sind aufgrund ihres geringen Gewichtes noch nicht als Indikator geeignet. Bei sehr jungen Kiefernbeständen (Alter bis acht Jahre) auf bultigen Mooren findet man alle drei Formen unmittelbar nebeneinander (z. B. Burghofseemoor). Mit zunehmendem Alter und Gewicht nivellieren sich diese Unterschiede, da der Wurzelteller in den weichen Boden gedrückt wird (TIMMERMANN 1999) und die Uliginosa-Form auf diesen Standorten dann in die Intermedia- oder Turfosa-Form übergeht. Ähnliche Beobachtungen teilen MACDONALD & YIN (1999) aus schottischen Mooren mit.

Turfosa-Kiefern wachsen nur auf den extrem nassen Standorten wie Schwingdecken bzw. sehr weichen Schwammmoorflächen, wobei geringe Moorwasserflurabstände im Sommer entscheidend für die Entstehung dieser Form sind. Intermedia-Kiefern können auf ungestörten als auch auf leicht gestörten Moorflächen wachsen. Für die Einschätzung des Moorzustandes und der Moorentwicklung ist daher die Berücksichtigung der Ausbreitung einzelner Zonen und der Umwandlung von Moorkiefernformen ineinander wichtig.

Die Keimungsrate von *Pinus sylvestris* war ähnlich wie im Moosfenn auch in schwedischen Mooren am Randlagg unter dichtem Kronenschirm geringer als auf den zentralen offenen Flächen (JONSSON 1999, OLESKOG & SAHLEN 2000 und ANDERSON & HARDING 2002). OHLSON & ZACKRISSON (1992) fanden in feuchten Sphagnum-Moospolstern eine erheblich höhere Keimungsrate von *Pinus sylvestris* als auf trockenen Substraten. In schottischen Mooren bestehen die günstigsten Entwicklungsbedingungen für Kiefern auf *Eriophorum*- und *Calluna*-Bulten (MACKENZIE & WORRELL 1995). GUNNARSON (2000) fand bei Kiefern in schwedischen Mooren eine annähernd gleich hohe Keimungsrate in Bulten und Schlenken vor. Erst die weitere Entwicklung des Keimlings wird dann durch die hohen Wasserstände im Moor behindert (OHLSON & ZACKRISSON 1992).

MACDONALD & YIN (1999) beobachteten ein höheres Wachstum keimender Kiefern auf Bulten bis der Wurzelteller durch das zunehmende Baumgewicht in den Bereich des Moorwasserspiegels gedrückt wird. Dadurch entwickeln sie eine flache tellerartige Form.

Interessanterweise fanden sich im Moosfenn auf heute trockenem Torfboden noch zahlreiche Individuen mit eindeutiger Hakenwurzel. Das legt den Schluss nahe, dass auch nach mehreren Jahrzehnten Oberbodenaustrocknung keine entscheidenden Veränderungen am Starkwurzelsystem stattfinden. LAIHO & FINER (1996) stellten nach der Entwässerung finnischer Moore eine sehr langsame Zunahme der Wurzelbiomasse von *Pinus sylvestris* fest, die mit einem Alter von etwa 22 Jahren ein Maximum erreicht. Das Gleiche gilt für die Tiefe der Feinwurzeln nach Entwässerung. Auch bei sehr tiefem Wasserstand nimmt die Hauptwurzelbiomasse unterhalb der Tiefe von 0 bis 20 Zentimetern kaum zu (HEIKUREINEN 1955, KALELA 1955). BRAEKKE (1992) und LAIHO & FINER (1996) fanden in entwässerten Mooren sogar über 80 % der Feinwurzelbiomasse zwischen 0 – 10 Zentimeter unter Flur. Treten dann trockene Sommer auf, leiden diese Kiefern eher unter Wassermangel (MACKENZIE & WORRELL 1995). Kiefernwurzeln behalten also ihre Form bei und lassen so Rückschlüsse auf die Standortbedingungen während der Keimentwicklung zu.

Neben dem Sauerstoffgehalt im Boden ist die Bodentemperatur in der Wachstumsphase ein weiterer entscheidender Faktor für das Wachstum der Kiefernwurzeln (FRELECHOUX et al. 2003). Im Moosfenn wurden bei allen Wurzelformen nur wenige Ektomykorrhizen beobachtet. Generell ist die Mykorrhiza-Bildung auf nassen Standorten geringer als auf trockenere. Mykorrhizen haben für die Vitalität vieler Baumarten eine große Bedeutung, da sie die Aufnahme- und Speicherfähigkeit für Nährstoffe erhöhen und die Lebensdauer der Feinwurzeln verlängern (SCHERFOSE 1990). Signifikante Unterschiede in der Mykorrhizabildung traten weder zwischen den Wurzelformen noch den Moorkiefernformen auf.

Interessant ist das Phänomen der Umwandlung von einer Moorkiefernform in die andere. Noch nach mehreren Jahren der Transformation von der Turfosa- zur Intermedia-Form bleiben die Nadeln an den unteren Turfosa-Ästen kurz. Erst an den in der Intermedia-Phase gebildeten Ästen entstehen die längeren Nadeln. Das widerspricht den Beobachtungen von MÜLLER-STOLL & GRUHL (1959): ein Jahr nach der umgekehrten Transformation einer Kiefer von der Uliginosa- zur Turfosa-Form beschreiben sie auch an den Uliginosa-Ästen Kurzadeln. Turfosa-Äste hingegen sind in ihrem anatomischen Aufbau offenbar so stark geschädigt, dass sie noch fünf Jahre nach der Transformation keine Langnadeln hervorbringen können. Eingehende Untersuchungen darüber sind nicht bekannt.

Zur Sterblichkeit von Kiefern und zu den Grenzen ihres Wachstums auf Mooren existieren wenige Literaturangaben. In schottischen Mooren beobachteten MACKENZIE & WORRELL (1995), dass ab einer Überflutungszeit von mehr als 40 % der Vegetationsperiode keine Gehölzbesiedlung stattfindet, während bereits etablierte Bestände dabei überleben konnten. Nach IVANOV (1981) ist in Russland ein mittlerer Flurabstand von 20 cm erforderlich, damit sich Bäume auf ombrotrophen Mooren überhaupt etablieren können. In schottischen Mooren wächst *Pinus sylvestris* bei Flurabständen des Moorwasserstandes, die 90 % des Jahres unter zehn Zentimetern liegen (BRAGG in LINDSAY ET AL. 1988).

TIMMERMANN (1999, 2003) beobachtete eine positive Korrelation des maximalen Moorkiefernalters mit der Häufigkeit von *Sphagnum magellanicum*. Nach ROUVINEN et al. (2002) nimmt die Sterblichkeit mit der Produktivität des Standortes ab.

Für Kiefern auf feuchten Standorten ist auch Windwurf ein wichtiger Sterbefaktor (WHITNEY 1986, FRANKLIN et al. 1987). ROUVINEN et al. (2002) untersuchten in natürlichen Kiefernökosystemen, ob es systematische Sterbephasen gibt. Sie fanden heraus, dass überwiegend Einzelindividuen statt größere Bestände gleichzeitig sterben. Nach SARKKOLA (2004) müssen Jungkiefern nach Moorentwässerung innerhalb der ersten fünf bis zehn Jahre eine Höhe von sechs Metern erreichen, um anschließend im Bestand konkurrenzfähig zu sein. Direkter Auslöser für den Tod eines Baumes können Veränderungen in der Mykorrhizabildung sein (SCHERFOSE 1980). Zahlreiche Kiefern sterben im Moosfenn auch an mechanischer Überlastung durch suhlende Wildschweine.

Eine charakteristische Altersstruktur wiesen die Gehölzbestände in den drei Zonen der Moorkiefernformen auf. Nach PARKER & PEET (1984) sind Wellen- oder Glockenkurven in der Altersstruktur Anzeichen für den Einfluss von Störungen, während natürliche Bestände eher eine kontinuierlich absinkende Individuenzahl pro Altersklasse aufweisen. Zu ähnlichen Befunden gelangten bei *Pinus uncinata* var. *rotundata* FRELECHOUX et al. (2000) in Mooren der Schweiz und BOGENRIEDER & VON SENGBUSCH (2002) in Mooren des Schwarzwaldes. Die Autoren nehmen an, dass die gleichmäßigen Standortfaktoren im Moorzentrum eher eine weitgefächerte Altersstruktur erlauben und die licht stehenden Bestände die Naturverjüngung nicht behindern. Demgegenüber sind randliche Kiefernbestände häufiger künstlichen oder natürlichen Störungen ausgesetzt, wodurch die Populationen dann eher zusammenbrechen können (so auch SCHMID et al. 1995, EDOM & WENDEL 1998, TIMMERMANN 1999). AGREN & ZACKRISSON (1990) konnten in Populationen mit glocken- oder wellenartiger Altersstruktur dagegen keine sichtlichen Störungen nachweisen.

Im Moosfenn haben die Altersklassen 31 bis 40 und 41 bis 50 Jahren den größten Anteil. Daraus lässt sich auf eine Störung der Populationsdynamik schließen mit einer vermehrten Verjüngung und Gehölzentwicklung in den 50er bis 70er Jahren. Es liegt nahe, dass die beginnende Austrocknung des Fenns ab den 1970er Jahren damit in Zusammenhang steht. Insgesamt liegt die Verjüngung der Kiefern auf sehr niedrigem Niveau. Nicht verwunderlich ist der hohe Anteil an Turfosa-Jahrringtypen bei den älteren Jahrgängen. Diese Kiefern wuchsen im Zentrum des Moosfenns bei gleichmäßigen Wasserständen.

MACDONALD & YIN (1999) beobachteten in Schottland nach Moorentwässerung die Abnahme der Variabilität der Wachstumsgeschwindigkeit von *Pinus sylvestris* auf stark mikroreliefierten Flächen, woraus eine Homogenisierung des Bestandes resultierte. Nach der Entwässerung nimmt die Anzahl junger Kiefern anfänglich zu, bis die interne Konkurrenz des Bestandes die Mortalitätsrate wieder anhebt (TIMMERMANN 1999, SARKKOLA ET AL. 2004). Damit ließe sich die sehr enge Alterklassenverteilung in der Uliginosa-Zone des Moosfenns erklären.

Anzumerken ist, dass sich die Kiefern im Moosfenn noch in ihrer Entwicklung befinden und ihre Maximalhöhe nicht erreicht haben. Nach AGREN & ZACKRISSON (1990) erreichte *Pinus sylvestris* in verschiedenen schwedischen Mooren mit 150 Jahren eine Maximalhöhe von 10 bis 12 Metern.

5. Literaturverzeichnis

- AGREN, J. & ZACKRISSON, O. (1990): Age and size structure of *Pinus sylvestris* populations on mires in central and northern Sweden. – *Journal of Ecology* **78**: 1049-1062.
- ANDERSON, A., R. & HARDING, K., I., M. (2002): The Age Structure of Scots pine bog woodlands. – Report to the Wet Woods LIFE-Project: pp 23.
- BOGENRIEDER, A. & V. SENGBUSCH, P. (2002): Untersuchungen zur Ökologie von *Pinus rotundata* LINK (Moor-Bergkiefer) im Südschwarzwald – Forschungsbericht FZKA-BWPLUS: 1-138.
- BRAEKKE, F. H. (1992): Root biomass changes after drainage and fertilization of a low-shrub pine bog. - *Plant and soil* **143**: 33-43.
- EDOM, F. & WENDEL, D. (1998): Grundlagen zu Schutzkonzepten für Hang-Regenmoore des Erzgebirges. – In: SÄCHS. AK. F. NATUR U. UMWELT: Ökologie und Schutz der Moore im Erzgebirge: 31-77.
- FRANKLIN, J. F., SHUGART, H. H. & HARMON, M. E. (1987): Tree death as an ecological process: the causes, consequences and variability of tree mortality. - *BioScience* **37**: 550-556.
- FRELECHOUX, F., BUTTLER, A., GILLET, F., GOBIAT, J.-M. & SCHWEINGRUBER, F. H. (2000): Succession from bog pine (*Pinus unicata* var. *rotundata*) to Norway spruce (*Picea abies*) stands in relation to anthropic factors in Les Saignolis bog, Jura Mountains, Switzerland. - *Ann. For. Sci.* **60**: 347-356.
- GRUHL, K. (1956): Beobachtungen im Naturschutzgebiet Moosfenn bei Potsdam. – *Märkische Heimat* **2(5)**: 16-21; Potsdam.
- GUNNARSON, U. (2000): Vegetation Changes on Swedish Mires. – Diss. Acta Universitatis Upsaliensis : pp 25.
- HEIKURAINEN, L. (1955): Über Veränderungen in den Wurzelverhältnissen der Kiefernbestände auf Moorböden im Laufe des Jahres. – *Acta Forestalia Fennica* **65**: 5 – 70.
- HUECK, K. (1937): Der Hechtgiebel bei Glambeck in der Uckermark, ein neues brandenburgisches Naturschutzgebiet. – *Beitr. Naturdenk. Nat.* **32**: S. 324.
- HUECK, K. (1949): Deutsches Moorland – Die neue Brehm-Bücherei: 19-20; Wittenberg (Ziemsen).
- IVANOV, K. E. (1981): Water movement in mirelands (Academic Press).
- JONSSON, B. (1999): Stand establishment and early growth of planted *Pinus sylvestris* and *Picea abies* related to microsite conditions. – *Scand. J. For. Res.* **14**: 425 – 440.
- KALELA, E., K. (1955): Über Veränderungen in den Wurzelverhältnissen der Kiefernbestände im Laufe der Vegetationsperiode. – *Acta Forestalia Fennica* **65**: 1 – 44.
- KÖNIG, P. & MENZEL, M. (1994): Teufelssee und Teufelsmoor in den Müggelbergen (Berlin-Köpenick) Veränderungen von Flora und Vegetation unter besonderer Berücksichtigung der Grundwasserverhältnisse. - *Berliner Naturschutzblätter* **38**: 5 – 53.

- LAIHO, R. & FINER, L. (1996): Changes in Root Biomass after Water-level Drawdown on Pine Mires in Southern Finland. - *Scand. J. For. Res.* **11**: 251-260.
- LANDGRAF, L. & KRONE A. (2002): Wege zur Verbesserung des Landschaftswasserhaushaltes in Brandenburg. - *GWF* 5: 435 - 444; München (Oldenbourg).
- LANDGRAF, L. & NOTNI, P. (2003): Das Moosfenn bei Potsdam – Langzeitstudie zu Genese und Wasserhaushalt eines brandenburgischen Kesselmoores. - *Telma* **33**: 59 – 83; Hannover.
- LANDGRAF, L. & NOTNI, P. (2004): Das Moosfenn bei Potsdam – Langzeitstudie zu Vegetation und Nährstoffhaushalt eines brandenburgischen Kesselmoores. - *Telma* **34**: 123 – 154; Hannover.
- LINDSAY, R. A., CHARMAN, D. J., EVERINGHAM, F., O'REILLY, R. M., PALMER, M. A., ROWELL, T. A. & STROUD, D. A. (1988): *The Flow Country: The Peatlands of Caithness and Sutherland*. Interpretive Services Branch. Nature Conservancy Council. Peterborough.
- MACDONALD, S. E. & YIN, F. (1999): Factors influencing size inequality in peatland black spruce and tamarack: evidence from post-drainage release growth. - *Journal of Ecology* **87**: 404-412.
- MACKENZIE, N., A. & WORRELL, R. (1995): A preliminary assessment of the ecology and status of ombrotrophic wooded bogs in Scotland. – Scottish Natural heritage Research, Survey and Monitoring Report 40: pp 60.
- MÜLLER-STOLL, W. R. & GRUHL, K. (1959): Das Moosfenn bei Potsdam Vegetationsmonographie eines märkischen Naturschutzgebietes. - *Wiss. Z. d. Päd. Hs. Potsdam* **4**(2): 151-180.
- MUSIL, I. (1968): Studie o rustu borovice blatky (*Pinus uncinata* ssp. *rotundata*) na raselinisti Rejviz. Studie über das Wachstum der Sumpfkiefer (*Pinus uncinata* spp. *rotundata*) auf den Torfgrundlokalitäten Rejviz (Reiherwiesen). – *Acta Musei Silesiae. Series C (Dendrol.)* **7**: 69-80.
- NOTNI, P. & NOTNI, G. (2002): Das Moosfenn – Ein Naturschutzgebiet vor den Toren Potsdams. – *Naturschutzmitteilungen 2001/2002 NABU*: 4 – 7.
- OBERDORFER, E. (1994): *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. 7. Aufl. 1050 S.; Stuttgart (Ulmer).
- OLESKOG, G. & SAHLEN, K. (2000): Effects of Seedbed Substrate on Moisture Conditions and Germinations of *Pinus sylvestris* Seeds in a Clearcut. – *Scand. J. For. Res.* **15**: 225 – 236.
- OHLSON, M. & ZACKRISSON, O. (1992): Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. - *Canadian Journal of Forest Research* **22**: 1869-1877.
- OTTO, B., SÜBMUTH, T., & MEYER, F., (2001). Zur Schutzwürdigkeit und –bedürftigkeit von Verlandungsmooren in der Mittleren Mark – dargestellt am Naturschutzgebiet "Rauhес Luch" bei Luckenwalde. - *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg* **10**(2): 62-70.
- PAAVILAINEN, E. (1966): On the relationships between the root system of white birch and norway spruce and the ground water table. – *Metsäntutkimuslaitoksen julkaisuja Helsinki*: 5-14.
- PARKER, A. J. & PEET, R. K. (1984): Size and age structure of conifer forests. – *Ecology* **65**: 1685-1689.
- PRAVDIN L.F. (1963): Sosna obyknovennaya. Izmenchivost', vnutrividovaya sistematika i selekciya. Moskva. Nauka: 190 S.

- RIGLING, A., WALDNER, P. O., FORSTER, TH., BRÄKER, O. U. & POUTTU, A. (2001): Ecological interpretation of tree-ring width and intraannual density fluctuations in *Pinus sylvestris* on dry sites in the Alps and Siberia. – *Can. J. For. Res.* **31**: 18-31.
- ROUVINEN, S., KUULUVAINEN, T. & SIITONEN, J. (2002): Tree Mortality in a *Pinus sylvestris* Dominated Boreal Forest Landscape in Vienansalo Fennoscandia. – *Silva Fennica* **36**(1): 127-145.
- SARKKOLA, S., HÖKKA, H. & PENTTILÄ, T. (2004): Natural Development of Stand Structure in Peatland Scots Pine Following Drainage: Results Based on Long-Term Monitoring of Permanent Sample Plots. – *Silva Fennica* **38**(4): 405-412.
- SCHERFOSE, V. (1990): Feinwurzelverteilung und Mykorrhizatyphen von *Pinus sylvestris* in verschiedenen Bodentypen. – Diss. Berichte d. Forschungszentrums Waldökosysteme Reihe A, **62**: 159 S.
- SCHMID, J. BOGENRIEDER, A. & SCHWEINGRUBER, F. H. (1995): Verjüngung und Wachstum von Moorkiefern (*Pinus rotundata* LINK und Fichten (*Picea abies* [L.] H. Karsten) in Mooren des südöstlichen Schwarzwaldes (Süddeutschland). - Mitt. Eidgenöss. Forsch. anst. Wald Schnee Landsch. **70**(2): 175-223.
- TIMMERMANN, T., V. (1999): *Sphagnum*-Moore in Nordostbrandenburg: Stratigraphisch-hydrodynamische Typisierung und Vegetationswandel seit 1923. - Dissertationes Botanicae **305**: 1-175.
- TIMMERMANN, T., V. (2003): Hydrologische Dynamik von Kesselmooren und ihre Bedeutung für die Gehölzentwicklung - *Telma* **33**: 85-107; Hannover
- WEGENER, U. (1980): Das Moosfenn bei Potsdam – aktuelle Vegetationsveränderungen in einem Naturschutzgebiet. – *Naturschutzarbeit in Berlin und Brandenburg*, **16**(3): 86 – 95; Potsdam.
- WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands mit Chromosomenatlas v. Albers, Focke. 765 S. (Ulmer).
- WHITNEY, G. G. (1986): Relation of Michigan`s presettlement pine forests to substrate and disturbance history. - *Ecology* **67**: 1548-1559.

Anschrift des Verfassers:

L. Landgraf
 Landesumweltamt Brandenburg, Referat GR 2
 Berliner Straße 21-25
 D-14467 Potsdam
 E-Mail: lukas.landgraf@lua.brandenburg.de

Manuskript eingegangen am 25. November 2005

