

## Kapitel 18

# Struktur und saisonale Entwicklung der Vegetation von Waldquellfluren

Carl Beierkuhnlein und Werner Gräsle

### 1. Einführung

An 23 ausgewählten Quellen des Frankenwaldes wurden Untersuchungen zur strukturellen Ausbildung der Quellflurvegetation im Verlauf einer Vegetationsperiode sowie zu bestimmten die Artenzusammensetzung beeinflussenden mikroklimatischen Umweltvariablen durchgeführt, welche durch hydrochemische Analysen ergänzt wurden. Damit sollte erreicht werden, dass die unter natürlichen Standortbedingungen entscheidenden Umweltvariablen in ihren Auswirkungen auf Artenzusammensetzung und strukturelle Ausprägung der Vegetation besser erklärt werden können.

### 2. Methoden

Die in diesem Kapitel verfolgte Klassifikation der Quellfluren in 6 Strukturtypen beruht auf der Physiognomie des Sommeraspekts. Da die Quellflurvegetation in den meisten Fällen eine klare Schichtung zeigt und jede der Schichten von nur ein bis zwei Arten dominiert wird, war eine derartige physiognomisch-strukturelle Klassifikation leicht durchzuführen.

Die Vegetation jeder Untersuchungsfläche wurde von April bis November neunmal mit Hilfe der Artmächtigkeitsschätzung aufgenommen. Die Aufnahmefläche umfasste jeweils die gesamte Quellflur, die in allen Fällen eine vom Waldboden klar abgegrenzte Vegetationseinheit darstellte. Die Höhenentwicklung der Arten wurde ermittelt, wobei die maximale Wuchshöhe jeweils an mindestens 10 Punkten der Quellflur ermittelt wurde. Bei *Chaerophyllum hirsutum* sowie bei *Petasites*-Arten wurden diese Messungen für die Blüten sprosse und die grundständigen Blätter gesondert vorgenommen.

Um die Produktivität der Quellfluren einschätzen zu können und die Bedeutung einzelner Arten oder Artengruppen nicht nur hinsichtlich ihrer Deckungswerte, sondern auch im Hinblick auf ihren Anteil an der Gesamtbiomasse der Quellflurvegetation zu bewerten, wurde auf ausgewählten Teilflächen jeder Quellflur die gesamte lebende Biomasse nach Arten bzw. Artengruppen getrennt entnommen. Diese Beprobung erfolgte im August, da die jahreszeitliche Entwicklung der Quellvegetation während des Spätsommers ihren Höhepunkt erreicht. Insbesondere der sehr kurzlebige Sommeraspekt der von *Impatiens noli-tangere* dominierten Quellfluren schränkt den möglichen Beprobungszeitraum stark ein.

Die Größe der beprobten Fläche betrug  $0.25 \text{ m}^2$ , aufgeteilt auf vier quadratische Teilflächen von je  $0.25 \text{ m}$  Kantenlänge. Bei Dominanz großwüchsiger Arten wurden die Probeflächen größer gewählt:  $4 \times 0.25 \text{ m}^2$  in Quellfluren, in denen *Petasites albus* oder großwüchsige Rosettenfarne

der Gattungen *Athyrium*, *Dryopteris* und *Thelypteris* mit hohem Bauwert auftraten,  $4 \times 1.0 \text{ m}^2$  bei Dominanz von *Petasites hybridus*. Entnommen wurde die gesamte ober- und unterirdische, lebende Biomasse. Lediglich bei den Rhizompflanzen *Chaerophyllum hirsutum*, *Petasites albus* und *Petasites hybridus* sowie bei Farnen und Schachtelhalmen beschränkte sich die Beprobung auf die oberirdischen Teile, da die Entnahme der unterirdischen Rhizome aus zum Teil blockschuttreichem Substrat nicht ohne eine großflächige und nachhaltige Störung der Gesamtsysteme möglich gewesen wäre. Bei Sphagna wurden nur die noch photosynthetisch aktiven, grünen Teile entnommen.

Zeitgleich mit den Vegetationsaufnahmen wurden pH-Wert und Leitfähigkeit der Quellwässer bestimmt. Da es durch  $\text{CO}_2$ -Ausgasung aus Quellwässern bereits nach kurzen Fließstrecken zu erheblichen pH-Änderungen kommen kann, wurde die pH-Messung stets innerhalb der Quellflur vorgenommen, um das pH-Milieu zu erfassen, dem die Quellflurvegetation tatsächlich ausgesetzt ist.

Im Rhythmus der Vegetationsaufnahmen wurden für jede Quelle von April bis November neun punktuelle, d. h. kurzzeitige Messungen des relativen Lichtgenusses durchgeführt. Gemessen wurde die photosynthetisch wirksame Strahlung mit Halbleiter-Quantumsensoren (LI-190SA in Verbindung mit LI-COR-Dataloggern LI-1000). Die Lichtmessungen wurden in den deutlich geschichteten Beständen in verschiedenen Höhen vorgenommen, um die relativen Lichtgenüsse für jede Schicht bzw. für die in den einzelnen Schichten dominierenden Arten zu erfassen. Jede Messung erfolgte in mindestens 10 Wiederholungen an verschiedenen Stellen der Quellflur. Außerhalb des Waldes wurden Referenz-Lichtmessungen durchgeführt (je 5 Wiederholungen).

Für jede Quellflur wurden auf dem Höhepunkt der Vegetationsentwicklung, integrierende Lichtmessungen über einen ganzen Tag hinweg vorgenommen. Eine Wiederholung der Tagesgangaufzeichnungen für sechs Quellfluren im November bestätigte die Annahme, dass der relative Lichtgenuss unter Nadelholzbeständen keinen relevanten saisonalen Schwankungen unterliegt. Ergänzend wurden Kurzzeit- und Tagesgangmessungen der Luft-, Quellwasser- und Bodentemperatur (in 5 cm Tiefe) durchgeführt, sowie eine Schätzung der Quellschüttung vorgenommen (BEIERKUHNEIN & GRÄSLE 1993).

### 3. Typisierung der Quellfluren nach strukturellen Merkmalen

Wie bereits dargelegt, lassen sich die Waldquellfluren des Frankenwaldes anhand der ausgeprägten Dominanz weniger Arten und der damit verbundenen klaren Stratifizierung der Bestände in sechs Strukturtypen gliedern, die im Folgenden kurz vorgestellt werden.

#### 3.1. *Sphagnum*-Typ

Es handelt sich bei diesem Typ um relativ großflächige ( $50\text{-}500 \text{ m}^2$ ), schwach geneigte (typisch  $6^\circ$ ), kaum eingetiefte Quellsümpfe mit geringer bis mäßiger Schüttung, in denen *Sphagnum*-Arten, besonders *Sphagnum fallax*, dominieren. Die Moosschicht erreicht 80-100 % Deckung.

Im Sommer entwickelt sich eine Krautschicht, die entweder von Monokotylen (*Agrostis canina* und *stolonifera*, *Holcus mollis*, *Deschampsia cespitosa*, *Glyceria fluitans*) oder von Pteridophyten (*Equisetum sylvaticum*, *Thelypteris limbosperma*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris dilatata*) beherrscht wird. Dikotyle Arten spielen daneben nur eine bescheidene Rolle. Die *Sphagnum*-reichen Quellfluren kommen bevorzugt in den Hochlagen (>600 m ü.NN) des nordwestlichen Frankenwaldes vor, fehlen dagegen in den südöstlichen Bereichen auch in größeren Höhenlagen (BEIERKUHNLEIN 1994).

### 3.2. *Chrysosplenium*-reiche Quellfluren

In mittleren Höhen (ca. 450-650 m ü.NN) herrschen Quellflurtypen vor, welche durch das ganzjährige Vorhandensein einer niedrigen Krautschicht gekennzeichnet sind, die weniger als 25 cm Höhe erreicht und in der *Chrysosplenium oppositifolium* dominiert. Hinzu kommt, stets hinter *Chrysosplenium oppositifolium* zurücktretend, *Cardamine amara*. Beide Arten sind in den Quellfluren wintergrün und verleihen den verschiedenen Typen *Chrysosplenium*-reicher Quellen einen sehr einheitlichen Winteraspekt. Morphologisch sind diese Quellfluren durch geringe bis mittlere Ausdehnung (5-100 m<sup>2</sup>, in seltenen Fällen größer) und scharfe Begrenzung charakterisiert. Die bevorzugte Lage in steilen Talhängen hat typische Neigungen der Quellfluren zwischen 15° und 30° zur Folge. Das Schüttungsverhalten ist uneinheitlich.

Anhand der zweiten Krautschicht, die sich im Sommer über der *Chrysosplenium oppositifolium*-*Cardamine amara*-Grundsicht aus Hochstauden oder hochwüchsigen Annualen entwickeln kann, lassen sich folgende Typen *Chrysosplenium*-reicher Quellen unterscheiden:

#### 3.2.1. *Chrysosplenium oppositifolium*-Typ

Vorwiegend in Buchenwäldern findet man diesen Typus, in dem es nicht oder nur in geringem Umfang (< 20 % Deckung) zur sommerlichen Entwicklung einer zweiten Krautschicht kommt, so dass sich der Sommeraspekt nur wenig vom winterlichen Erscheinungsbild unterscheidet. Moose fehlen in den Quellfluren dieses Typs fast vollständig.

#### 3.2.2. *Impatiens noli-tangere*-Typ

Dieser Typ wurde wie die beiden folgenden ausschließlich in Forsten mit führender Fichte gefunden. Charakteristisch ist die Entwicklung einer sehr vitalen, in reiner Ausbildung einartigen Oberschicht von *Impatiens noli-tangere*, die Höhen von 135 cm und Deckungswerte von 95 % erreichen kann. Im Herbst kommt es durch Mehltau-Befall zur raschen Entlaubung des *Impatiens*-Bestandes, während die kahle Sprosse erst zwei bis drei Wochen später umfallen. Nur in seltenen Ausnahmefällen sind Moose in nennenswertem Umfang am Aufbau der Quellflur-Vegetation beteiligt, dagegen ist die *Chrysosplenium*-Schicht oft von auffälliger Üppigkeit. Nicht selten sind Übergangsformen zum *Chaerophyllum hirsutum*-Typ.

### 3.2.3. *Chaerophyllum hirsutum*-Typ

Auch Quellfluren mit einer geschlossenen Hochstaudenschicht von *Chaerophyllum hirsutum* sind im Frankenwald häufig. Zwar dominiert *Chaerophyllum* in jedem Fall die obere Krautschicht, es bietet sich aber dennoch ein recht variables Erscheinungsbild, das von in der oberen Krautschicht einartigen *Chaerophyllum*-Fluren bis zu Beständen mit erheblichen Anteilen (bis jeweils 10 % Deckung) von *Impatiens noli-tangere*, *Athyrium filix-femina* oder *Urtica dioica* reicht. Wie im *Impatiens*-Typ ist auch hier die *Chrysosplenium*-Schicht stark entwickelt, hinzu tritt meist eine gut ausgebildete Moosschicht, an deren Aufbau neben *Brachythecium rivulare* vor allem Mniaceen beteiligt sind.

### 3.2.4. *Petasites hybridus*-Typ

Im Gegensatz zu anderen Typen *Chrysosplenium*-reicher Quellfluren handelt es sich bei den seltenen *Petasites hybridus*-Quellen um eine ausgesprochen heterogene Gruppe, deren Zusammenfassung nur durch das dominante Auftreten von *Petasites hybridus* gerechtfertigt ist. Mit ihrer stattlichen Höhe bis 150 cm und den riesigen Blättern, deren Größe bis Ende August ständig zunimmt und die schließlich 80-100 % der Quellflur überdecken, bestimmt diese Art Physiognomie und Struktur der Quellvegetation in entscheidender Weise. Die *Chrysosplenium*-Schicht ist in der Regel nur lückig ausgebildet, die Moosschicht dagegen stärker entwickelt als in den drei zuvor beschriebenen Strukturtypen. Abweichend von allen anderen Quellfluren kann es im *Petasites hybridus*-Typ durch das Hinzutreten von *Chaerophyllum hirsutum* zu Beständen mit drei Krautschichten kommen.

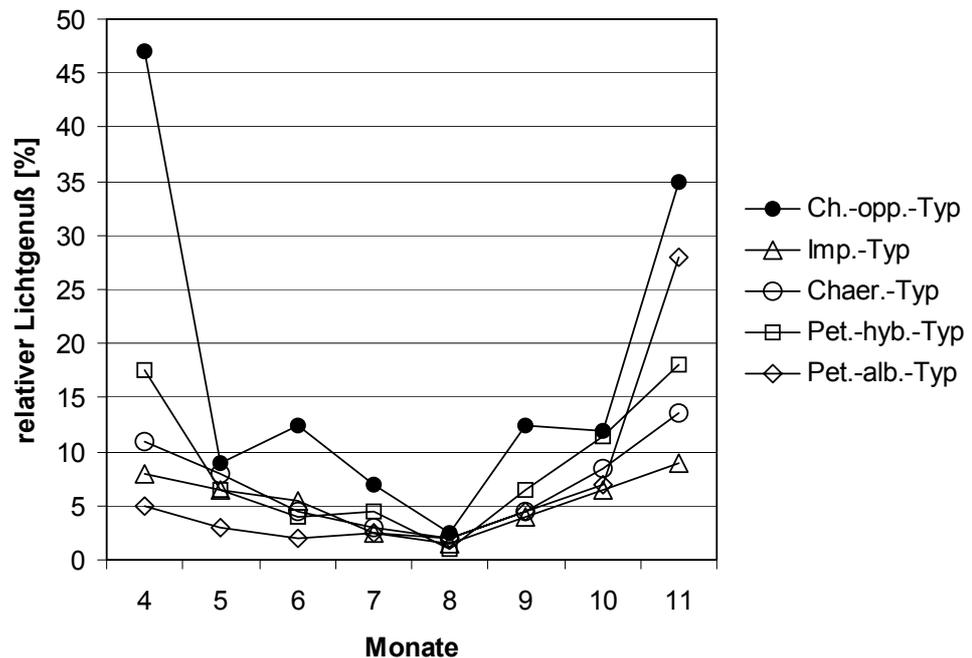
### 3.2.5. *Petasites albus*-Typ

Zwar sind *Petasites albus*-Quellfluren im Frankenwald häufiger als solche des *Petasites hybridus*-Typs, müssen aber dennoch im Vergleich mit den übrigen Strukturtypen als selten eingestuft werden. Neben dem die Fläche meist vollständig deckenden *Petasites albus* gelingt es allenfalls *Urtica dioica*, sich in der oberen Krautschicht zu etablieren. Die *Chrysosplenium*-Schicht ist im allgemeinen nur kümmerlich entwickelt, auch fällt in vielen Fällen auf, dass *Chrysosplenium oppositifolium* nicht so weit in die Randbereiche der Quellflur vorzudringen vermag wie *Petasites albus*, bzw. dass *Petasites* bisweilen in geringem Umfang auf das deutlich trockenere Substrat des umgebenden Waldbodens übertreten kann. Charakteristisch für die Quellfluren des *Petasites albus*-Typs ist eine gut ausgebildete, von *Brachythecium rivulare* dominierte Moosschicht, deren Deckung vielfach diejenige der *Chrysosplenium oppositifolium*-*Cardamine amara*-Grundsicht übertrifft.

## 4. Lichtklima der *Chrysosplenium oppositifolium*-*Cardamine amara*-Schicht

Die meisten Pflanzenarten der Quellfluren gehören nicht der oberen Krautschicht an, sondern entwickeln sich in der *Chrysosplenium oppositifolium*-*Cardamine amara*-Grundsicht. Dort sind sie einem jahreszeitlich stark schwankenden Lichtangebot ausgesetzt, das in Abhängigkeit vom Entwicklungszustand der *Impatiens*- oder Hochstaudenschicht variiert. Im Falle der Quellfluren des *Chrysosplenium*-Typs verursachen die umgebenden Buchenbestände ähnliche Änderungen der relativen Beleuchtungsstärke.

In Abb. 18.1 sind die Jahrgänge des relativen Lichtgenusses der *Chrysosplenium*-Grundsicht, jeweils gemittelt für alle Quellen eines Strukturtyps, dargestellt. Es ist festzustellen, dass das im Sommer höhere Lichtangebot in Quellen des *Impatiens*-, *Chaerophyllum*-, *Petasites hybridus*- und *Petasites albus*-Typs der *Chrysosplenium oppositifolium*-*Cardamine amara*-Grundsicht nicht zugute kommt, sondern infolge der Beschattung durch die *Impatiens*- oder Hochstaudenschicht auf ein Niveau abgesenkt wird, welches noch unter dem Lichtangebot in den *Chrysosplenium oppositifolium*-Quellfluren der Buchenwälder bleibt. Auf dem Höhepunkt der Vegetationsentwicklung im August stehen den Arten der unteren Krautschicht in den meisten dieser Quellen weniger als 2 % des Freilandlichtangebotes zur Verfügung.



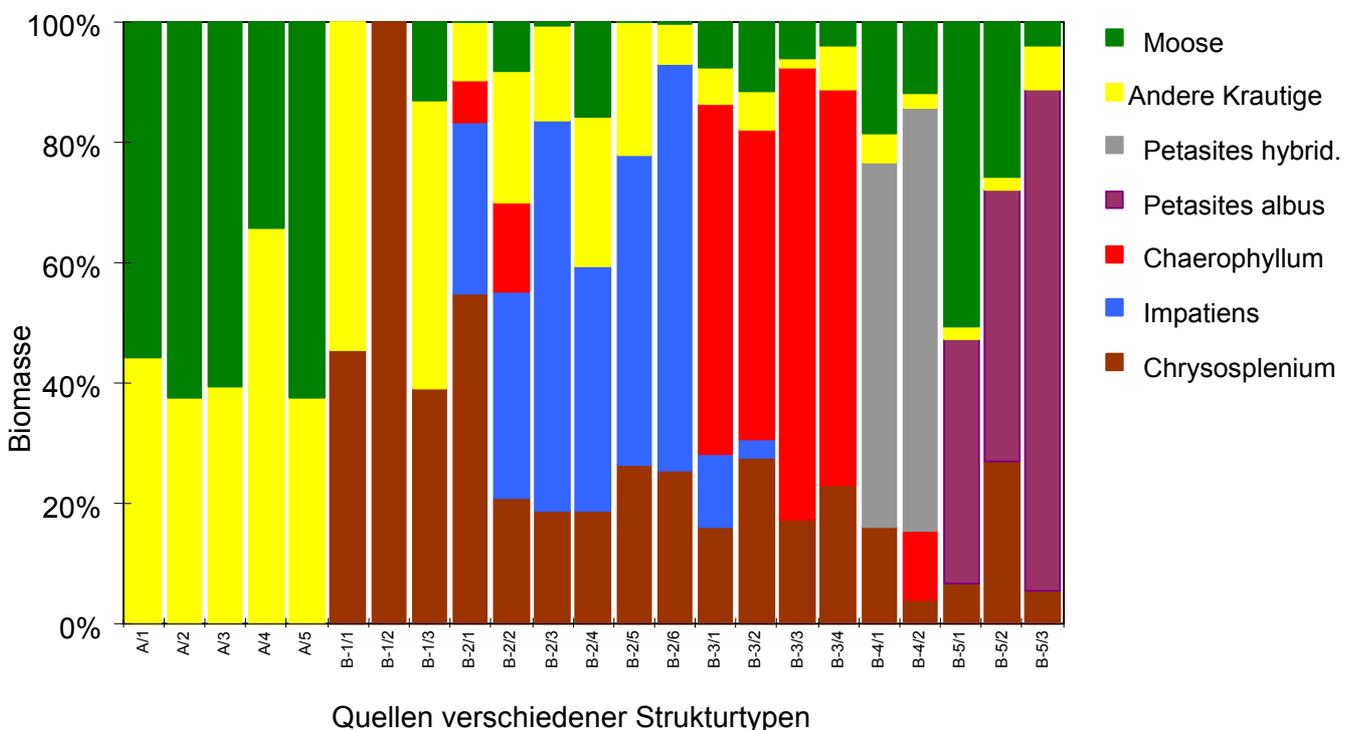
**Abb. 18.1:** Jahrgänge des relativen Lichtgenusses für die *Chrysosplenium oppositifolium*-*Cardamine amara*-Grundsicht in den verschiedenen Strukturtypen *Chrysosplenium*-reicher Quellfluren des Frankenwaldes

In der Zeit von April bis Juni sind die Belichtungsverhältnisse für die untere Krautschicht in *Petasites albus*-Quellfluren besonders ungünstig. Dies ist eine Folge der sehr raschen Frühjahrsentwicklung von *Petasites albus*, dessen Deckung bereits in der zweiten Maihälfte bis zu 90 % erreichen kann. Dieses spärliche Lichtangebot im Frühjahr dürfte zu der geringen Vitalität von *Chrysosplenium oppositifolium* und *Cardamine amara* in *Petasites albus*-Quellen beitragen, da beide Arten während dieser Zeit das stärkste Wachstum zeigen und auch zur Blüte gelangen.

Im Gegensatz zu dem Zeigerwert nach ELLENBERG et al. (1991), welche für *Chrysosplenium oppositifolium* die Lichtzahl 6 angeben, belegen diese Daten die Schattentoleranz und geradezu Schattenförderung dieser Art. Dies zeigen vor allem die sehr vitalen *Chrysosplenium*-Bestände der *Chaerophyllum*- und *Impatiens*-Quellfluren. In letzteren liegt das relative Lichtangebot ganzjährig unter 10 %, von Mitte Juni bis Ende September sogar unter 5 %. Auf das geringe Lichtbedürfnis von *Chrysosplenium oppositifolium* wies bereits SEBALD (1975) hin.

## 5. Stoffproduktion der Quellflurvegetation

Die physiognomisch auffällige Dominanz weniger Arten, die der Klassifikation der Quellfluren in die sechs Strukturtypen zugrunde liegt, kommt auch im Biomassenspektrum (Abb. 18.2) zum Ausdruck (s.a. BEIERKUHNEIN & GRÄSLE 1998). In *Chrysosplenium*-reichen Quellflurtypen entfallen über 50 % der Gesamtphytomasse auf die namensgebende Art. Nimmt man noch die gemessen an ihrer Deckung zweithäufigste Spezies hinzu - im *Chrysosplenium*-Typ ist dies *Cardamine amara*, im *Impatiens*- und *Chaerophyllum*-Typ *Chrysosplenium oppositifolium*, in *Petasites*-reichen Quellfluren *Brachythecium rivulare* - so erfasst man in den meisten Quellen bereits über 75 % der gesamten lebenden Biomasse. In den Quellfluren des *Sphagnum*-Typs entfallen über 50 % der gesamten Biomasse auf die Moose, unter denen *Sphagnum fallax* bei weitem den größten Anteil stellt.



**Abb. 18.2:** Die Biomasseproduktion in den sechs Quellflur-Strukturtypen, aufgeschlüsselt nach Arten bzw. Artengruppen.  
 A = *Sphagnum*-Typ, B = *Chrysosplenium*-Typen verschiedener Ausprägung :  
 B-1 = *Chrysosplenium*-Typ s.str., B-2 = *Impatiens*-Typ, B-3 = *Chaerophyllum*-Typ,  
 B-4 = *Petasites hybridus*-Typ, B-5 = *Petasites albus*-Typ

Dieses Phänomen der ausgeprägten Dominanz von nur ein oder zwei Arten, meist in Verbindung mit geringer Diversität, gilt als allgemeines Kennzeichen von Standorten, die als stress- und störungsarm einzustufen sind (AL-MUFTI et al. 1977, GRIME 1973a), d. h. die über ein ausreichendes Angebot an Wasser, Nährstoffen und Licht verfügen und keinen Phasen vegetationszerstörender Einwirkungen ausgesetzt sind.

Um die Frage zu beantworten, welche abiotischen Faktoren die Produktivität eines Quellstandorts bestimmen, wurden die Korrelationen zwischen der Biomasseproduktion und

abiotischen Standortfaktoren untersucht. Während zum Quellwasser-pH-Wert im September weder für alle untersuchten Quellen ( $r=0.162$ ) noch für die *Chrysosplenium*-reichen Quellfluren ( $r=-0.039$ ) eine signifikante Beziehung festzustellen ist, besteht eine solche zum pH-Wert im Mai ( $r=0.367$ ,  $p=0.047$  bzw.  $r=0.380$ ,  $p=0.066$ ). Dies legt den Schluss nahe, dass das jährliche pH-Wert-Minimum als Phase relativ ungünstiger Bedingungen die Produktivität der Quellvegetation stärker beeinflusst als das jährliche pH-Maximum auf dem Höhepunkt der Vegetationsperiode. Noch etwas enger sind die Korrelationen zwischen Gesamtbiomasse und Nitratkonzentration im Quellwasser ( $r=0.442$ ,  $p=0.017$  bzw.  $r=0.403$ ,  $p=0.048$ ). Diese naheliegende Abhängigkeit der Primärproduktion von der Trophie des Bodenwassers sowie der zuvor genannte Einfluss des pH-Wertes zeigen sich am deutlichsten in der im Mittel geringeren Produktivität der durch sauer-oligotrophes Milieu gekennzeichneten Quellfluren des *Sphagnum*-Typs ( $335 \pm 36 \text{ g TS/m}^2$ ) im Vergleich zu den *Chrysosplenium*-reichen Quellen ( $429 \pm 54 \text{ g TS/m}^2$ ).

Die engste Korrelation mit der Gesamtbiomasse weist der relative Lichtgenuss auf ( $r=0.481$ ,  $p=0.010$  bzw.  $r=0.640$ ,  $p=0.002$ ). Es kann nicht überraschen, dass unter den Bedingungen der untersuchten Quellfluren, mit ihrer fast immer optimalen Wasserversorgung und ihrem - zumindest für die *Chrysosplenium*-reichen Quellen - aufgrund ständiger Nachlieferung durch das Quellwasser ausreichenden Nährstoffangebot, der Lichtfaktor die wichtigste steuernde und limitierende Größe für die Primärproduktion darstellt.

Die vertikale Differenzierung des Lichtangebots innerhalb der Bestände ist einerseits von maßgeblicher für die vertikale Verteilung der Biomasseproduktion und damit für die Anteile der verschiedenen Vegetationsschichten an der Gesamtphytomasse der Bestände; andererseits ist das Lichtklima im Bereich der unteren Krautschicht sowie der Mooschicht seinerseits in hohem Maße vom Bestandaufbau beeinflusst.

Betrachtet man die Schichten der Vegetation der *Chrysosplenium*-reichen Quellfluren, so findet man für die obere Krautschicht eine hochsignifikante Zunahme der Phytomasse mit steigendem Lichtangebot ( $r=0.596$ ,  $p=0.006$ ), während die Produktivität von *Chrysosplenium oppositifolium* keinen Zusammenhang mit der relativen Beleuchtungsstärke der Quellfluren erkennen lässt ( $r=0.048$ ). Für die obere Krautschicht entspricht dieser Befund den Erwartungen, für die *Chrysosplenium*-Schicht wird er verständlich, wenn man bedenkt, dass dieser Schicht nur ein geringer Teil des gesamten Lichtangebots der Quellflur zur Verfügung steht und dass die relative Verringerung des Strahlungsflusses beim Durchgang durch die obere Krautschicht in stärker beschatteten Quellfluren geringer ausfällt, da in diesen die obere Krautschicht schwächer entwickelt ist. In der Tat lässt sich zwischen dem relativen Lichtgenuss an der Obergrenze des Quellvegetationsbestandes und demjenigen in der *Chrysosplenium oppositifolium-Cardamine amara*-Grundsicht kein Zusammenhang nachweisen ( $r=-0.019$ ). Dagegen deutet sich mit steigender relativer Beleuchtungsstärke für die untere Krautschicht sowohl eine Zunahme der Biomasseproduktion ( $r=0.313$ ,  $p=0.10$ ) als auch des mittleren Sproßgewichtes ( $r=0.342$ ,  $p=0.08$ ) von *Chrysosplenium oppositifolium* an.

Untersucht man den Einfluss der oberen Krautschicht auf das Lichtklima in unteren Bestandesschichten, so findet man erwartungsgemäß eine enge Korrelation ( $r=0.708$ ,  $p<0.001$ ) zwischen der Phytomasse der oberen Krautschicht und dem Verhältnis der Beleuchtungsstärke

an der Obergrenze der Quellvegetation zu derjenigen in der *Chrysosplenium oppositifolium-Cardamine amara*-Grundsicht.

Interessant ist, dass die beschattende Wirkung der *Petasites albus*- und *Petasites hybridus*-Beständen im Mittel deutlich stärker ist als diejenige von *Impatiens*- oder *Chaerophyllum*-Schichten mit gleicher Phytomasse. Ausschlaggebend hierfür ist neben der Größe und der relativ geringen Lichtdurchlässigkeit der *Petasites*-Blätter wohl vor allem deren Anordnung als dicht geschlossene Schicht in einem engen Höhenbereich mit fast horizontal ausgerichteten Blattspreiten, während sich die viel kleineren bzw. stark zerteilten Blätter von *Chaerophyllum hirsutum* und vor allem von *Impatiens noli-tangere* in lockerer Staffelung über einen größeren Höhenbereich verteilen.

## 6. Jahreszeitliche Entwicklung der Quellflurvegetation

Die *Chrysosplenium*-reichen Quellfluren stellen nicht nur Standorte mit beständig optimaler Wasserversorgung, sondern auch mit relativ hohem Nährstoffangebot dar. Dass unter solchen Bedingungen die Wuchsleistung und das räumliche und zeitliche Verteilungsmuster der Vegetation sowie die Dominanzverhältnisse vor allem vom Lichtangebot bestimmt werden, ist schon mehrfach beschrieben worden (ANDERSON 1964, EBER 1972). Daraus ergibt sich, dass die Struktur und Zusammensetzung der Quellvegetation in erster Linie Ausdruck der Lichtnutzungsstrategien der beteiligten Arten ist, und dass umgekehrt ein differenziertes Verständnis dieser Lichtnutzungsstrategien am ehesten auf der Grundlage einer detaillierten Analyse der Raumstruktur der Quellflurvegetation und ihrer zeitlichen Entwicklung zu gewinnen ist.

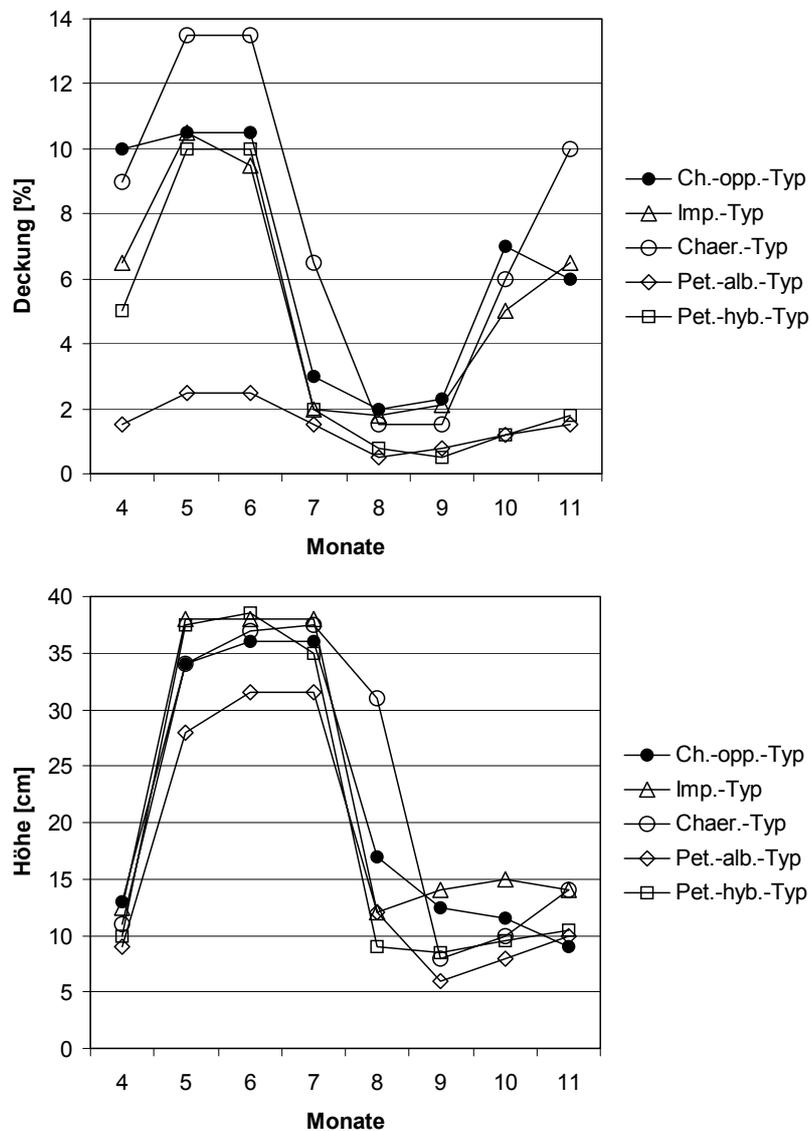
Im Folgenden wird daher zunächst die jahreszeitliche Entwicklung der verschiedenen Straten in den untersuchten *Chrysosplenium*-reichen Quellfluren dargestellt und damit einige Betrachtungen über die Lichtnutzungsstrategien der beteiligten Arten verbunden. Abschließend soll dann der Versuch unternommen werden, diese Strategien vergleichend darzustellen und auf der Grundlage bestehender Konzepte über die Zusammenhänge zwischen standörtlichen Gegebenheiten und Entwicklungsstrategien von Pflanzen zu diskutieren (PIANKA 1970, GADGIL & SOLBRIG 1972, GRIME 1973a, b, 1977, 1979, SMITH & HUSTON 1989, BEIERKUHNLEIN & GRÄSLE 1998).

### 6.1. *Chrysosplenium oppositifolium-Cardamine amara*-Grundsicht

Aufgrund ihres thermisch ausgeglichenen Mikroklimas bieten Quellstandorte wintergrünen Arten wesentliche Vorteile: Das Fehlen einer Schneedecke garantiert im Winter ein ausreichendes Lichtangebot, und da der Boden frostfrei bleibt, ist die Wasserversorgung selbst für flachwurzeln Arten in vollem Umfang gewährleistet. Vor allem aber bietet die im Vergleich zu quellfernen Standorten im Winter deutlich erhöhte Temperatur der bodennahen Luftschicht zumindest niedrigwüchsigen, wintergrünen Pflanzen die Möglichkeit, auch während großer Teile der kalten Jahreszeit noch produktiv Photosynthese zu betreiben. Dies erklärt, warum in der unteren Krautschicht sommergrüne Arten neben den wintergrünen *Chrysosplenium oppositifolium* und *Cardamine amara* nur eine geringe Rolle spielen.

Während Quellfluren im Winter in jeder Hinsicht begünstigte Standorte darstellen, sind die Entwicklungsmöglichkeiten für niedrigwüchsige Arten im Sommer infolge extremer Beschattung durch geschlossene *Impatiens noli-tangere*- oder Hochstaudenschichten bzw. im Fall des *Chrysosplenium oppositifolium*-Typs durch den umgebenden Buchenwald erheblich eingeschränkt. Die damit zwangsläufig einhergehende sommerliche Stagnation im Wachstum der unteren Krautschicht nach einem Entwicklungsoptimum im Frühjahr wurde bereits von verschiedenen Autoren festgestellt (KÄSTNER 1938, HOLDACK 1959).

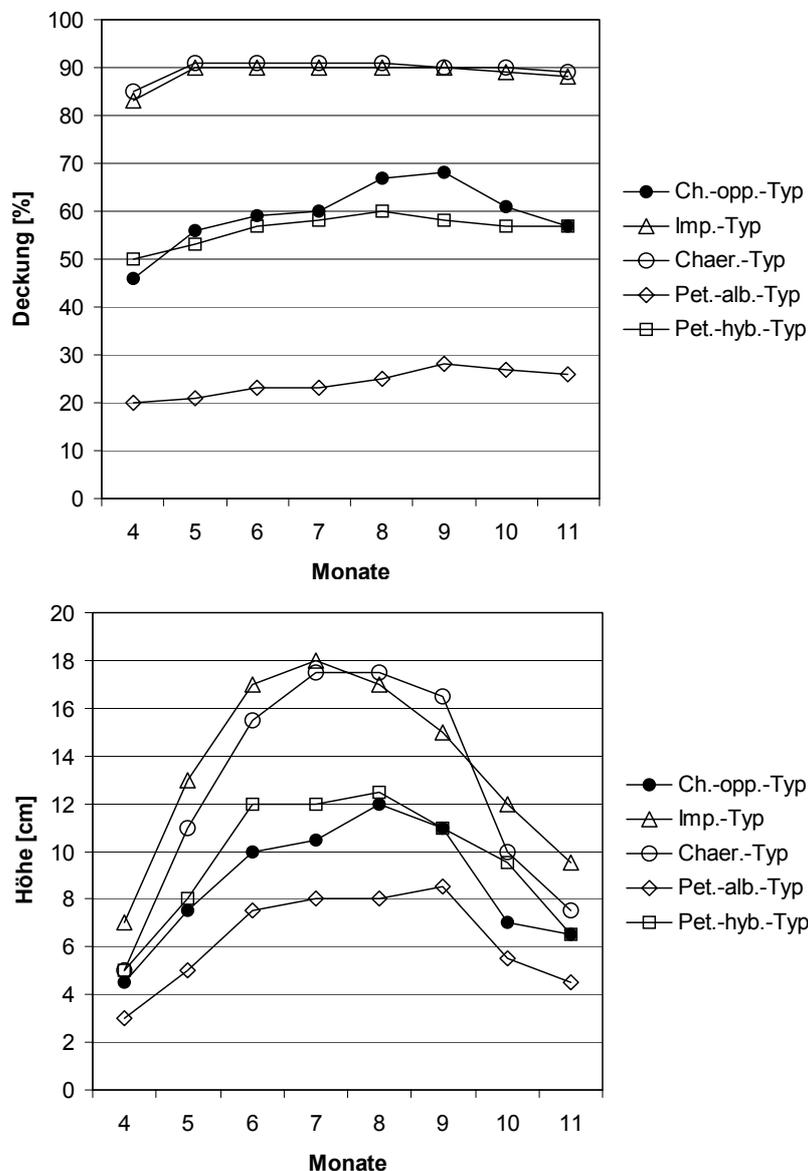
Die ausgeprägteste Anpassung an diese Gegebenheiten weist *Cardamine amara* auf. Die recht lichtbedürftige Spezies (ELLENBERG et al. 1991) zeigt noch im November kräftiges Wachstum mit deutlicher Zunahme des Deckungsgrades (Abb. 18.3). Die dabei entwickelte Blattmasse konzentriert sich in dem im Winter thermisch am stärksten begünstigten bodennahen Bereich bis 10 cm Höhe, so dass die Erhöhung der Deckung nicht mit einer meßbaren Steigerung der Wuchshöhe verbunden ist. Das Höhenwachstum von *Cardamine amara* setzt im Frühjahr zeitig ein und ist mit der Blüte in der ersten Maihälfte bereits abgeschlossen, bevor sich durch den



**Abb. 18.3:** Jahresgänge der mittleren Deckungswerte und Wuchshöhen von *Cardamine amara* in den verschiedenen Strukturtypen *Chrysosplenium*-reicher Quellfluren.

Laubaustrieb der Buche oder die Entwicklung einer oberen Krautschicht das Lichtangebot verschlechtert. Die Zeit der stärksten Beschattung im August und September übersteht sie in einem Ruhestadium mit fast vollständiger Reduktion oberirdischer Organe, verhält sich also in dieser Hinsicht ähnlich wie ein Frühjahrsgeophyt.

Eine andere Strategie der Lichtausnutzung verfolgt das wesentlich schattentolerantere *Chrysosplenium oppositifolium*. Zwar hat diese Art mit *Cardamine amara* die Nutzung des winterlichen Lichtangebots, das rasche Frühjahrswachstum und den Blühtermin gemeinsam, da sie aber selbst bei relativen Lichtgenüssen unter 2 % noch zu einer positiven Stoffwechselbilanz befähigt ist, zeigt sie auch während des gesamten Sommers noch ein geringes Wachstum (Abb. 18.4). Die ab September zu beobachtende Abnahme der Wuchshöhe ist nicht Folge einer Reduzierung oberirdischer Organe, sondern ergibt sich aus dem allmählichen Umsinken der Triebe, verbunden mit Wurzelbildung an den Knoten und dem beginnenden Austrieb blatt-



**Abb. 18.4:** Jahresgänge der mittleren Deckungswerte und Wuchshöhen von *Chrysosplenium oppositifolium* in den verschiedenen Strukturtypen *Chrysosplenium*-reicher Quellfluren.

achselständiger Knospen. Daher zeigt sich im Herbst auch keine Abnahme des Deckungsgrades.

Auffällig ist die unterschiedliche Vitalität von *Chrysosplenium oppositifolium* in den verschiedenen Quellflurtypen. Dabei muss es überraschen, dass die Art offenbar nicht im *Chrysosplenium oppositifolium*-Typ ihr Optimum findet, sondern in *Impatiens*- und *Chaerophyllum*-dominierten Quellen, wo sie über 90 % der Fläche deckt und dabei Wuchshöhen von im Mittel knapp 20 cm erreicht. Dies ist umso bemerkenswerter, als *Chrysosplenium* in den Quellen des *Chrysosplenium oppositifolium*-Typs ja keiner Wurzelkonkurrenz durch Hochstauden ausgesetzt ist und ganzjährig ein höheres Lichtangebot vorfindet als in den anderen genannten Quellflurtypen.

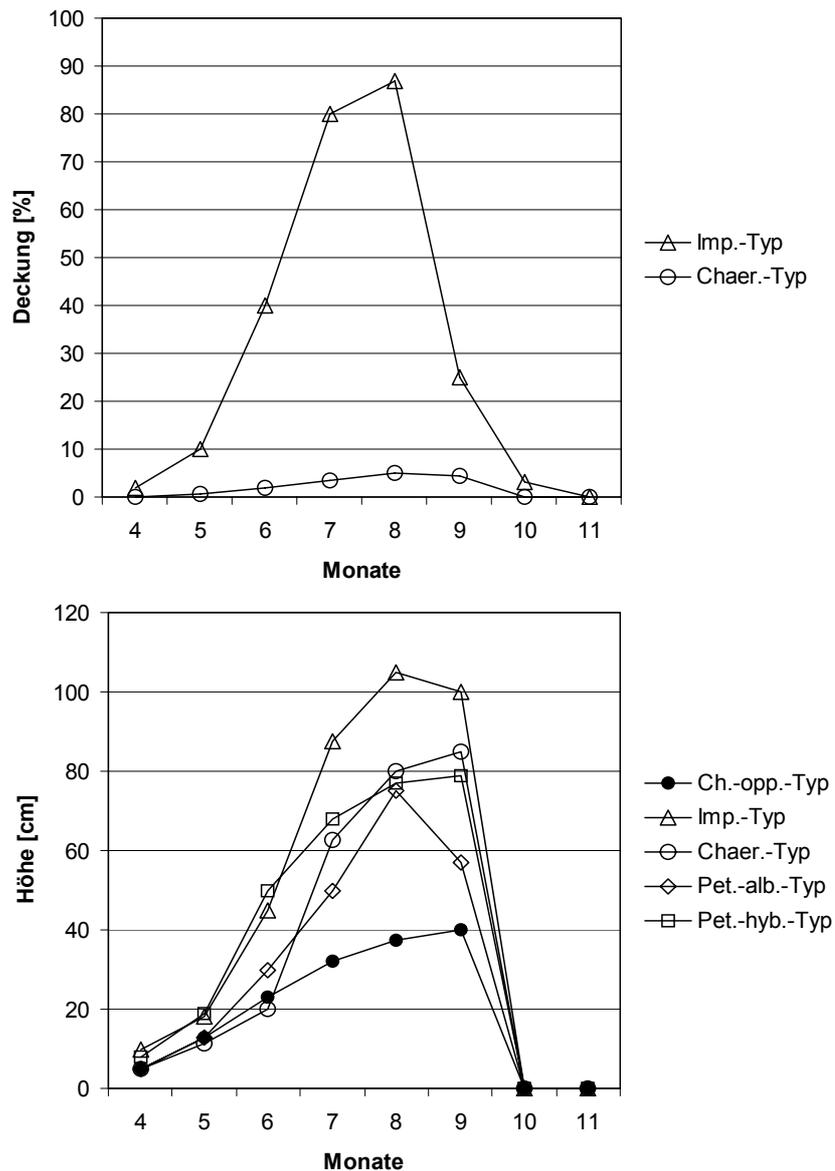
In diesem Zusammenhang wäre noch eine genauere Untersuchung der Auswirkungen potenziell vitalitätsmindernder Einflüsse auf die Entwicklung von *Chrysosplenium oppositifolium* erforderlich. Unter anderem sollten die Folgen der Überdeckung durch Buchenlaubstreu (SYDES & GRIME 1981a, b) sowie Auswirkungen der starken pH-Absenkung im Frühjahr in Quellen unter Buchenbeständen untersucht werden. Die Tatsache, dass kompakte Streulagen, die sich nur langsam zersetzen, für den Austrieb schwachwüchsiger Pflanzen mechanisch ein fast undurchdringliches Hindernis darstellen können, wurde verschiedentlich diskutiert (z. B. GRIME 1973a, AL-MUFTI et al. 1977, SYDES & GRIME 1981a, b) und von HOLDACK (1959) auch für die Quellvegetation unter Laubholzbeständen festgestellt.

Hinweise darauf, dass die Auswirkungen verschiedener Formen von Streu für die beobachteten Vitalitätsunterschiede von *Chrysosplenium oppositifolium* in den einzelnen Quellflurtypen mit oberer Krautschicht von Bedeutung sind, ließen sich zwar nicht quantifizieren, erschienen aber im Gelände als offenkundig. Während die kleinen bzw. fein zerteilten Blätter von *Impatiens noli-tangere* und *Chaerophyllum hirsutum* beim Zusammenbruch der oberen Krautschicht im Herbst weitgehend zwischen die aufsteigenden Sprosse von *Chrysosplenium oppositifolium* sanken, legten sich die großen Blätter der *Petasites*-Arten beim Umsinken oft flächenhaft über die untere Krautschicht und überdeckten zahlreiche *Chrysosplenium*-Pflanzen vollständig. Obwohl der Abbau der *Petasites*-Streu rasch erfolgte, verblieben Reste des zersetzten Pflanzenmaterials noch mehrere Wochen als schwärzlicher Überzug auf Blättern und Sprossen von *Chrysosplenium oppositifolium*. Dass die Photosynthesemöglichkeiten der betroffenen *Chrysosplenium*-Pflanzen dadurch in gravierender Weise beeinträchtigt wurden, liegt auf der Hand und könnte den beobachteten leichten Rückgang der Deckung von *Chrysosplenium oppositifolium* in den Quellfluren mit *Petasites hybridus* ab Mitte September erklären.

## 6.2. Obere Krautschicht

Da der temperaturnausgleichende Einfluss des Quellwassers mit zunehmender Höhe über der Bodenoberfläche rasch abnimmt, wächst für die Pflanzen der Quellfluren mit steigender Wuchshöhe die Zahl der Tage, an denen sie im Winter keine positive Stoffwechselbilanz erzielen können. Dies führt dazu, dass die Konkurrenzvorteile, die sich aus einer Entwicklung wintergrüner Blätter ergeben, mit steigender Wuchshöhe rasch abnehmen, so dass in der oberen Krautschicht ausschließlich sommergrüne Arten dominieren.

In den *Chrysosplenium*-reichen Quellflurtypen stellt das Lichtangebot den limitierenden Faktor für die Entwicklung der strukturell dominierenden Arten der Quellvegetation dar, so dass sich die Artenzusammensetzung der oberen Krautschicht weitgehend aus den Konkurrenzvorteilen und -nachteilen erklärt, die Arten mit unterschiedlichen Lichtnutzungsstrategien bei dem jeweiligen Lichtangebot besitzen. Die Konkurrenzkraft einer Art wird dabei vor allem durch ihre Schattentoleranz, ihre Wuchshöhe und die Geschwindigkeit der Frühjahrsentwicklung bestimmt (GRUBB 1976, GRIME 1977, 1979).



**Abb. 18.5:** Jahrgänge der mittleren Deckungswerte und Wuchshöhen von *Impatiens noli-tangere* in den verschiedenen Strukturtypen *Chrysosplenium*-reicher Quellfluren.

Für *Impatiens noli-tangere* ergibt sich der Nachteil, dass die Art sich als Annuelle im Frühjahr erheblich langsamer entwickelt als die Hemikryptophyten *Chaerophyllum hirsutum* und *Petasites hybridus* und der Geophyt *Petasites albus*, die sich mit Hilfe der Reserven ihrer unterirdischen Speicherorgane sehr rasch entfalten können. *Petasites albus* erreicht bereits im Mai, *Chaerophyllum hirsutum* im Juni bis Juli seine volle Wuchshöhe und Deckung, *Impatiens noli-tangere* dagegen erst im August.

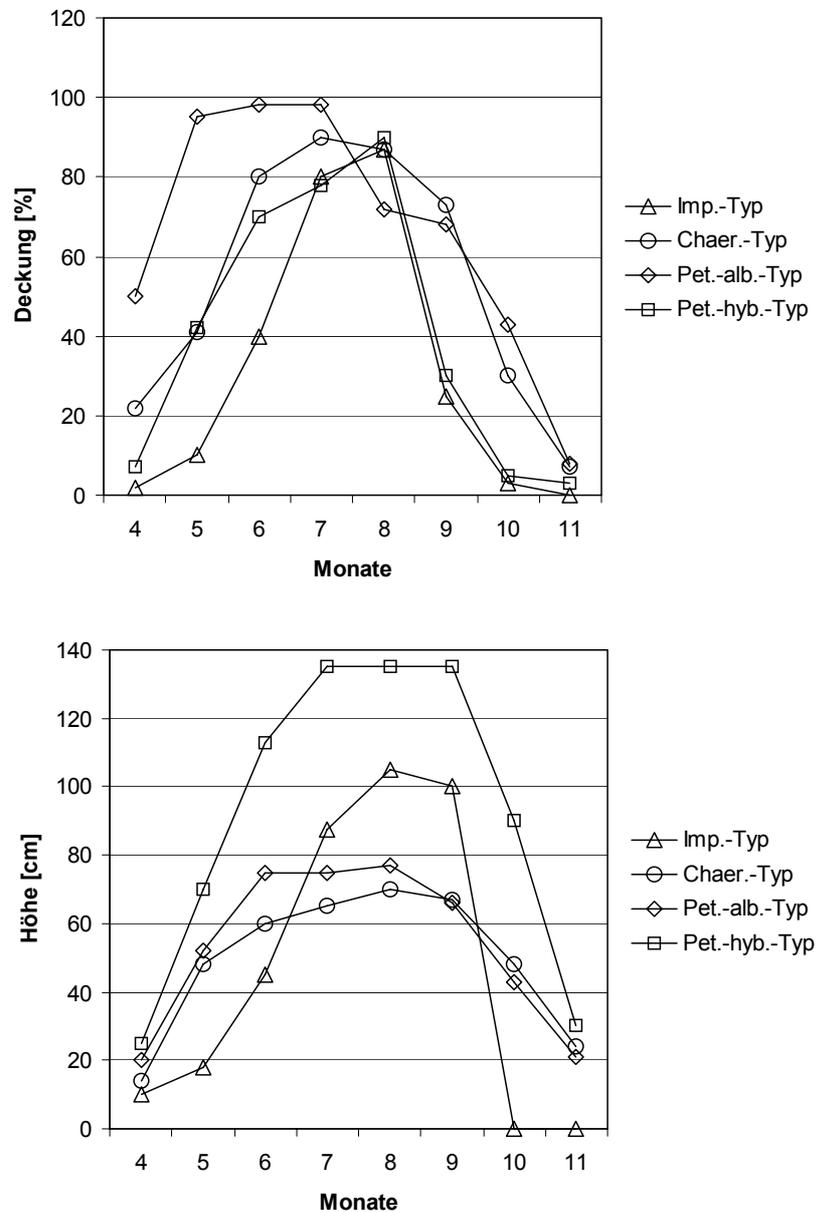
Die daraus resultierende Empfindlichkeit von *Impatiens noli-tangere* gegen Konkurrenzdruck äußert sich nicht nur darin, dass sie in *Chaerophyllum*- und *Petasites*-reichen Quellfluren nur geringe Deckungswerte erreichen kann, sondern auch in der eingeschränkten Vitalität, mit der die Art in diesen Strukturtypen auftritt (Abb. 18.5). Während die Art im *Impatiens*-Typ im Mittel über 1 m Höhe erreicht und in reichem Maße blüht, findet man in anderen Quellflurtypen meist nur Exemplare bis 80 cm Höhe, die sich kaum verzweigen und steril bleiben oder lediglich kleistogame Blüten bilden. Dass *Impatiens noli-tangere* trotz dieser Konkurrenzschwäche in den untersuchten Quellfluren eine so bedeutende Rolle spielt, ist auf ihre Schattentoleranz zurückzuführen, welche die der konkurrierenden Perennen deutlich übertrifft. Dies sichert der Art in einem zwar engen, in den Waldquellfluren aber häufig realisierten Bereich standörtlicher Bedingungen mit relativen Lichtgenüssen zwischen ca. 5 und 10 % eine ungehinderte Entwicklung ohne die Konkurrenz hochwüchsiger Stauden. Zu der hohen Schattentoleranz von *Impatiens noli-tangere* dürfte auch die Tatsache beitragen, dass bei dieser Art ähnlich wie bei dem gleichfalls sehr schattenertragenden *Chrysosplenium oppositifolium* der Anteil nicht assimilierender Biomasse sehr gering ist.

Kennzeichnend für alle *Impatiens*-Quellfluren ist die Kurzlebigkeit ihres Sommeraspekts, da bereits Ende August, kaum drei bis vier Wochen nach Erreichen der optimalen Entwicklung, ein rascher Zerfall der *Impatiens*-Schicht einsetzt. Verantwortlich dafür ist ein Mehltreupilz, der sich in dichten *Impatiens*-Beständen epidemisch ausbreitet und die Blätter zum Absterben bringt. Da die verkahlten Sprosse noch einige Wochen stehen bleiben, ergibt sich ein deutliches Nachhinken des Abfalls der Höhenentwicklungskurve von *Impatiens noli-tangere* gegenüber dem Rückgang der Deckung (Abb. 18.5).

Im Gegensatz zu *Impatiens* ist die variable Artmächtigkeit in verschiedenen Quellflurtypen bei *Chaerophyllum hirsutum* nicht mit sichtbaren Unterschieden der mittleren Vitalität des Einzelindividuums verbunden. Stets erreichen die grundständigen Blätter ca. 60 cm Höhe, auch wenn sie von höherwüchsigen Arten überschirmt werden, was im *Impatiens*-Typ von Anfang Juli bis Mitte September, in *Petasites hybridus*-Quellfluren von Mai bis Oktober der Fall ist.

Schließlich soll noch die Entwicklung von *Petasites albus* betrachtet werden, welcher im Frühjahr das schnellste Wachstum zeigt. Das auffälligste Merkmal der Populationen ist die Entwicklung von zwei Blattgenerationen innerhalb einer Vegetationsperiode, was in allen untersuchten *Petasites albus*-Quellfluren zu beobachten war. Bereits in der zweiten Julihälfte beginnt der schrittweise Zusammenbruch der ersten 60-90 cm hohen Blattgeneration, was zu einem deutlichen Rückgang des Deckungsprozents führt. Gleichzeitig setzt das Wachstum der zweiten Blattgeneration ein, die bis Ende September, wenn über 90 % der im Frühling gebildeten Blätter abgestorben sind, 30-40 cm Höhe und Deckungswerte zwischen 25 und 70 % erreicht. In der Jahresgangkurve führt diese zweite Blattgeneration zu einer auffallenden Verzögerung des Rückgangs der Deckungswerte im September. Dies ist auch der Abb. 18.6 zu

entnehmen, in welcher die Arten der oberen Krautschicht mit den Entwicklungsgängen dargestellt sind, die sie unter optimalen Bedingungen, d. h. in den von ihnen dominierten Strukturtypen zeigen.



**Abb. 18.6:** Die saisonale Entwicklung der Deckungswerte und Wuchshöhen wichtiger Arten der oberen Krautschicht in den jeweils von ihnen dominierten Quellflur-Strukturtypen.

### 6.3. Saisonale Strukturveränderungen als Ausdruck der Lichtnutzungsstrategien der beteiligten Arten

Die Struktur und die zeitliche Entwicklung der Quellflurvegetation ist das Resultat des Zusammenwirkens zahlreicher Standortfaktoren wie Wasser- und Nährstoffangebot, thermische Verhältnisse, Lichtklima. In der Beteiligung von Pflanzen unterschiedlicher Wuchs- und Lebensformen am Aufbau der Quellflurvegetation kommen die Erfolgchancen zum Ausdruck, die unterschiedliche Strategien der Ressourcennutzung unter den gegebenen Standortbedingungen bieten.

Hierbei ist das Lichtangebot mit seinen ausgeprägten vertikalen Gradienten innerhalb der Vegetationsbestände und die möglichen Strategien, diese knappe Ressource zu nutzen, von besonderem Interesse. Die Konzentration auf diesen besonders relevanten Faktor erscheint insofern gerechtfertigt, als bei der Deutung räumlicher und zeitlicher Unterschiede in der Vegetation, seien es nun horizontale Änderungen im Artengefüge oder die vertikale Differenzierung in verschiedene Stratophytozönosen und deren zeitlicher Wandel, stets jenen Standortfaktoren die größte Bedeutung zukommt, die eine entsprechend ausgeprägte räumliche bzw. zeitliche Variabilität aufweisen. Dies legt nahe, in ein Modell zur Erklärung der Struktur und Entwicklung der Quellflurvegetation das thermische Milieu mit einzubeziehen, da die Verfügbarkeit vegetationsfördernder Temperaturverhältnisse gravierenden zeitlichen Schwankungen unterliegt und darüberhinaus eine vertikale Differenzierung aufweist.

Ein Schema zur Kennzeichnung von Entwicklungsstrategien ist die Einteilung in r- und K-Strategen (PIANKA 1970, GADGIL & SOLBRIG 1972) oder die Einordnung in ein r-K-Kontinuum, das sich daran orientiert, welchen Anteil der Primärproduktion eine Pflanze in die Hervorbringung von Nachkommen (Samen, Sporen) bzw. in das Überleben des Individuums investiert. Da ausgesprochene r-Strategen fast ausschließlich in Lebensräumen mit relativ kurzen Perioden günstiger Bedingungen erfolgreich sind, die durch Phasen merklicher Störung (z.B. Pflügen) oder natürlicher außergewöhnlicher Ereignisse (z.B. Dürre) unterbrochen werden, ist verständlich, dass Quellfluren mit ihrem ausgeglichenen Milieu weitgehend solchen Arten vorbehalten sind, die eher als K-Strategen angesprochen werden müssen. Dies macht das Zurücktreten und bisweilen völlige Fehlen von Annuellen in Quellfluren verständlich (vgl. HADAC 1983).

Das System von GRIME (1977 und 1979) unterteilt Pflanzen bezüglich ihrer Anpassung an ungestörte Standorte mit hoher Ressourcenverfügbarkeit, an Standorte geringer Produktivität oder an gestörte, aber potenziell produktive Standorte drei primäre Strategietypen in: "*competitors*", "*stress-tolerators*" und "*ruderals*". Auf eine Übersetzung der englischen Begriffe wird verzichtet, da dies besonders im Fall der "*competitors*" missverständlich wäre. Während in der deutschsprachigen Literatur die "Konkurrenzkraft" einer Art entsprechend dem englischen Begriff der "*competitive ability*" ihr Durchsetzungsvermögen gegenüber anderen Arten unter den jeweiligen Standortbedingungen bezeichnet und derselben Art somit auf verschiedenen Standorten eine unterschiedliche Konkurrenzkraft zuzusprechen ist, orientiert sich GRIME's Terminus des *competitors* am Begriff des "*competitive potential*", das die Fähigkeit einer Pflanze meint, unter den Bedingungen eines in jeder Hinsicht optimalen Ressourcenangebots

diese Ressourcen schneller und wirksamer zu nutzen als benachbarte Individuen. *Competitors* sind Pflanzen, die unter optimalen Standortbedingungen ihren Konkurrenten überlegen sind, deren *competitive ability* jedoch unter Mangelbedingungen (*stress* im Sinne von GRIME) schnell abnimmt.

Die mit Ausnahme des Lichtangebots hohe und beständige Ressourcenverfügbarkeit in den *Chrysosplenium*-reichen Quellfluren begünstigt *competitors*, deren hohe "potenzielle Konkurrenzskraft" auf der Kombination von großer maximaler Wuchshöhe, hoher relativer Wuchsleistung, schneller Entwicklung einer geschlossenen Blattschicht, intensiver Erschließung des zur Verfügung stehenden Wurzelraums sowie der Fähigkeit zur raschen horizontalen Ausbreitung durch vegetative Vermehrung beruht. Dabei führen bereits geringe Unterschiede in der Wuchshöhe, die zwei konkurrierende Arten zur gleichen Zeit erreichen können, zu Unterschieden in der Verfügbarkeit der Ressource Licht und über den Mechanismus positiver Rückkopplung zur Verschärfung der bestehenden Wuchsleistungsunterschiede (GRIME 1979) und damit zum wechselseitigen Ausschluss (*competitive exclusion*). Dies macht verständlich, warum in der oberen Krautschicht der *Chrysosplenium*-reichen Quellfluren häufig eine einzige Art dominiert und diese die genannten Charakteristika eines *competitors* in sehr ausgeprägter Weise besitzt (*Chaerophyllum hirsutum*, *Petasites albus* und *Petasites hybridus*).

Die Notwendigkeit einer raschen Entwicklung im Frühjahr zwingt diese Pflanzen zur Ausbildung unterirdischer Speicherorgane (Rhizome), da auf der Grundlage derartiger Reserven im Frühjahr kurzzeitig eine Rate der Produktion oberirdischer Biomasse erreichbar ist, die erheblich über der zu dieser Zeit zu erwartenden Nettoprimärproduktion liegt. Offenkundig ist diese Strategie mit einem höheren Wurzel/Spross-Verhältnis, d. h. einem größeren Anteil nicht assimilierender Biomasse, verbunden (TILMAN 1988), was eine geringere Schattentoleranz zur Folge hat. Dies erklärt, warum der Erfolg der *competitors* auf Quellfluren mit höherem Lichtangebot beschränkt ist, während bei stärkerer Beschattung Arten mit alternativen Strategien dominieren, z. B. der competitive ruderal *Impatiens noli-tangere* oder bei noch stärkerem Lichtmangel *Chrysosplenium oppositifolium*, das eher als *stress-tolerator* zu bezeichnen ist.

Ein weiteres Merkmal vieler *competitors* ist die Produktion großer Mengen schwer abbaubarer Streu (GRIME 1973a), die zum Ausschluss von Arten mit komplementärer Strategie führt, da die oft wintergrünen, langsamwüchsigen *stress-tolerators* durch unzersetzte Streuauflagen in ihrer Entwicklung am stärksten beeinträchtigt werden (AL-MUFTI et al. 1977). Während dieser Mechanismus bei den *Chrysosplenium*-Quellen in Buchenwäldern wahrscheinlich eine wichtige Rolle spielt, ist die Streu der dominanten Arten der oberen Krautschicht in allen anderen Typen *Chrysosplenium*-reicher Quellfluren leicht abbaubar, was schattentoleranten Arten in der unteren Krautschicht gute Entwicklungsmöglichkeiten einräumt.

*Competitors* reagieren auf Stress, wenn er dauerhaft auftritt, mit starken Vitalitätseinbußen, die zur Verdrängung der Spezies durch angepasstere Arten führt, auf zeitlich begrenzten und regelhaft auftretenden Stress, wie ihn z. B. ungünstige Wintertemperaturen darstellen, dagegen mit einer Strategie der Stressvermeidung, indem sie ihre Biomasseproduktion ausschließlich auf die Perioden mit optimaler Ressourcenverfügbarkeit beschränken.

Das höhere Lichtangebot für niedrigwüchsige Arten im Winterhalbjahr, welches in Falllaubgeprägten Vegetationstypen der gemäßigten Breiten festzustellen ist, kann von diesen Arten jedoch nur während kurzer Phasen vor allem im Frühling genutzt werden, da tiefe Temperaturen oder Überdeckung durch Schnee ihnen über längere Zeit keine positive Photosynthesebilanz erlauben. Ganz anders liegen dagegen die Verhältnisse in den Quellfluren mit ihrer ausgeprägten thermischen Begünstigung im Winter. Während sich z. B. in zahlreichen Laubwaldökosystemen die Strategie der Frühlingsgeophyten bewährt, sind diese in den Quellfluren niedrigwüchsigen, wintergrünen Arten unterlegen und daher kaum vertreten. Die enge Beschränkung der günstigen Temperaturverhältnisse auf den bodennahen Luftraum begrenzt im Winter die Wuchshöhe der Unterschichtarten, was letztlich zu der scharf ausgeprägten Schichtung der Quellflurvegetation beiträgt. In vielen Quellfluren ist der Raum zwischen ca. 20 und 40 cm Höhe im Sommer ausschließlich von den Blattstielen und Sprossachsen der Oberschichtarten erfüllt, während Blattspreiten in diesem Bereich völlig fehlen.

Bei den Arten der unteren Krautschicht lassen sich zwei Strategien der Lichtnutzung unterscheiden: Während *Chrysosplenium oppositifolium*, mit einem extrem niedrigen Wurzel/Spross-Verhältnis, dem relativ schwach ausgeprägten jährlichen Wuchsrhythmus (Abb. 18.4) und der Fähigkeit, mehrere Monate bei starker Beschattung ohne Vitalitätseinbußen zu überdauern, den Typ des *stress-tolerators* repräsentiert, zeigt *Cardamine amara* auch einige Aspekte der *competitor*-Strategie. Diese sind insbesondere der höhere Anteil unterirdischer Biomasse, was der Art im Frühjahr ein deutlich schnelleres Höhenwachstum ermöglicht als *Chrysosplenium oppositifolium* (Abb. 18.3), sowie eine teilweiser Ersatz von Stresstoleranz durch Stressvermeidung, was sich darin äußert, dass sich die Primärproduktion auf die Phase des besten Ressourcenangebots konzentriert, auf das Winterhalbjahr.

Während hier dem sehr geringen Lichtangebot die größte Bedeutung als Stressfaktor beigemessen wird, versteht HINTERLANG (1992) in Anlehnung an GRIME et al. (1988) unter "stress" in erster Linie einen "chronischen Mangel an Nährstoffen". Dies erscheint uns aufgrund der dargelegten Bedeutung des Lichtangebots für die strukturelle Differenzierung der Quellvegetation nicht zweckmäßig, so dass auch der bei HINTERLANG (1992) vorgenommenen Einstufung der meisten Quellflurarten als competitive ruderals nicht gefolgt wird.

## 7. Diskussion

Die Waldquellfluren des Frankenwaldes lassen sich floristisch und strukturell in die Gruppen der *Sphagnum*-reichen Quellen sauer-oligotropher Prägung und der *Chrysosplenium*-reichen Quellfluren auf schwach sauren bis schwach basischen Standorten gliedern. Die zweite Gruppe wiederum umfasst mehrere Typen, die durch die Dominanz je einer Spezies charakterisiert sind (*Chrysosplenium oppositifolium*, *Impatiens noli-tangere*, *Chaerophyllum hirsutum*, *Petasites albus* und *Petasites hybridus*).

Innerhalb der *Chrysosplenium*-reichen Quellfluren wirkt vor allem das Lichtangebot differenzierend auf die strukturelle Ausprägung der Quellvegetation und auf die Dominanzverhältnisse einzelner Arten: Unter Buchenbestockung, wo der relative Lichtgenuss im Sommer unter 5 % absinkt, entwickeln sich einschichtige Bestände von *Chrysosplenium*

*oppositifolium* und *Cardamine amara*. Unter Nadelholzbeständen, unter denen der Quellvegetation auch im Sommer mehr als 5 % des Freilandlichtangebots zur Verfügung steht, kommt es temporär zur Ausbildung einer zweiten Krautschicht, in der bis ca. 10 % relativer Beleuchtungsstärke meist *Impatiens noli-tangere*, bei noch höherem Lichtgenuss *Chaerophyllum hirsutum* dominiert. Die bisweilen beobachtete Verdrängung beider Arten durch *Petasites albus* ist wahrscheinlich die Folge von zeitweiligem Trockenstress bei instabiler Wasserversorgung. In den besser belichteten Quellfluren fände auch *Petasites hybridus* gute Entwicklungsbedingungen, jedoch gelingt der fast ausschließlich auf Rhizomverbreitung angewiesenen Art nur selten die Einwanderung in die Quellfluren, in denen sie dann jedoch faziesbildend mit großer Vitalität auftreten kann (s.a. HEINRICH et al. 1972).

Die Produktivität der Quellvegetation zeigt eine enge Abhängigkeit vom Lichtangebot, darüberhinaus lässt sich auch eine Beeinflussung durch pH und Trophie des Quellwassers nachweisen. Die beobachteten Strukturen der Vegetation *Chrysosplenium*-reicher Quellfluren, ihre Schichtung und jahreszeitliche Entwicklung lassen sich auf der Grundlage der Strategiekonzepte von GRIME (1977, 1979) als Resultat des Zusammenwirkens der spezifischen mikroklimatischen Bedingungen des Quellmilieus mit den unterschiedlichen Lichtnutzungsstrategien der beteiligten Arten erklären.

In der *Chrysosplenium oppositifolium*-*Cardamine amara*-Grundsicht dominieren wintergrüne Arten, die vor allem auf die Nutzung des Lichtangebots im Spätherbst (Oktober und November) und Vorfrühling (März bis Mitte Mai) spezialisiert sind, wenn das Fehlen einer oberen Krautschicht bzw. die Entlaubung der Buche höhere relative Lichtgenüsse zur Folge haben. Grundlage dieser Strategie ist die thermische Begünstigung der Quellbereiche, insbesondere des Wurzelraums und der bodennahesten Luftschicht im Winter, die eine fast ganzjährige Vegetationsperiode ermöglicht. Im Sommer sinkt der relative Lichtgenuss für die *Chrysosplenium oppositifolium*-*Cardamine amara*-Schicht meist unter 2.5 %. Daher besitzen die Arten dieser Schicht entweder eine sehr hohe Schattentoleranz (*Chrysosplenium oppositifolium*) oder überdauern den Sommer in einer Ruhephase bei weitgehender Reduktion oberirdischer Organe (*Cardamine amara*).

Die Strategie der Arten der oberen Krautschicht besteht dagegen in der Nutzung des sommerlichen Lichtangebots durch die Überflügelung von Konkurrenten. Dies erfordert Hochwüchsigkeit und rasche Frühjahrsentwicklung, verbunden mit einem weitgehenden Verzicht auf die Nutzung der thermischen Begünstigung der Quellbereiche im Winter, da diese mit wachsender Höhe über dem Boden rasch abnimmt. Daher sind alle Arten der oberen Krautschicht sommergrün. Die relativ langsame Frühjahrsentwicklung von Therophyten führt zum fast vollständigen Fehlen von Annuellen und zur Dominanz von Rhizompflanzen. Lediglich das geringere Lichtbedürfnis von *Impatiens noli-tangere* garantiert dieser annuellen Art einen schmalen ökologischen Bereich nahezu konkurrenzfreier Entwicklung bei relativen Lichtgenüssen zwischen 5 und 10 %.

## 8. Zusammenfassung

Im Frankenwald (Nordost-Bayern) wurden über die Dauer einer Vegetationsperiode hinweg Untersuchungen zu Struktur und floristischer Zusammensetzung der Quellflurvegetation sowie zu hydrochemischen und mikroklimatischen Bedingungen des Quellmilieus durchgeführt.

Ziel der Untersuchungen war es, die Ausbildung unterschiedlicher Strukturtypen auf Zusammenhänge mit abiotischen Standortfaktoren hin zu analysieren. Hierzu wurden 6 durch die Dominanz einzelner Arten bestimmte Strukturtypen definiert. Darüberhinaus sollte die Struktur und die saisonale Entwicklung der Bestände aus dem Wechselspiel unterschiedlicher Konkurrenz- und Ressourcennutzungsstrategien der wichtigsten Quellflurarten unter den jeweiligen Standortbedingungen erklärt werden.

Jahreszeitliche Änderungen des Lichtangebots werden in verschiedenen Schichten der Quellflurvegetation untersucht und in Beziehung zur Produktivität und floristischen Zusammensetzung dieser Schichten gesetzt. Die wechselseitige Beeinflussung verschiedener Schichten der Quellvegetation wird auf der Grundlage allgemeiner Modelle pflanzlicher Konkurrenzstrategien diskutiert. Der saisonale Entwicklungsrhythmus und die Lebensformen der dominanten Arten der Vegetationsstraten werden als Ausdruck der Anpassung an das jeweilige Lichtangebot und die besonderen thermischen Verhältnisse der Quellstandorte interpretiert.

### Summary

In the area of the Frankenwald during one growing season 23 forest springs were compared according to their vegetation structure and floristic composition. This was related to hydrochemical and microclimatical characteristics. Structure and seasonal development of the vegetation was explained in regard to interspecific relations and competition of the main species. Changes in light supply in different strata were observed and correlated with productivity and floristic composition. Seasonal development and life forms of dominating species were interpreted as adaptations to light supply and specific thermal conditions of springs.

### Literatur

- AL-MUFTI, M. M., C. L. SYDES, S. B. FURNESS, J. P. GRIME, S. R. BAND (1977): A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *J. Ecol.* **65**, 759-791
- ANDERSON, M. C. (1964): Light relations of terrestrial plant communities and their measurement. *Biol. Rev.* **39**, 425-486
- BEIERKUHNEIN, C. (1994): Analyse ökologischer Steuerungsfaktoren der Artenzusammensetzung von Waldquellfluren im Frankenwald. *Bayreuther Forum Ökologie* **10**: 253 S.
- BEIERKUHNEIN, C., W. GRÄSLE (1993): Zum Temperaturverhalten von Waldquellen des Frankenwaldes (Nordost-Bayern). *Crunoecia* **2**, 5-14

- BEIERKUHNLEIN, C., W. GRÄSLE (1998): The influence of light regime and water chemistry on the structure of forest spring vegetation. L. Botosaneanu (Hrsg.): Studies in Crenobiology: 9-22
- EBER, W. (1972): Über das Lichtklima von Wäldern bei Göttingen und seinen Einfluß auf die Bodenvegetation. *Scripta Geobotanica* **3**, 150 S.
- ELLENBERG, H., H. E. WEBER, R. DÜLL, V. WIRTH, W. WERNER, D. PAULIßEN (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* **18**, 248 S., Göttingen
- GADGIL, M., O. T. SOLBRIG (1972): The concept of r- and K-selection: evidence from wildflowers and some theoretical considerations. *Am. Natur.* **106**, 14-31
- GRÄSLE, W. (1992): Waldquellfluren im Frankenwald. Floristische, strukturelle, hydrochemische und mikroklimatische Untersuchungen an ausgewählten Quellen. Diplomarbeit am Lehrstuhl Biogeographie, Universität Bayreuth, 132 S., Bayreuth
- GRIME, J. P. (1973a): Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* **242**, 344-347
- GRIME, J. P. (1973b): Competition and diversity in herbaceous vegetation - a reply. *Nature* **244**, 311
- GRIME, J. P. (1977): Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* **111**, 1169-1194
- GRIME, J. P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. 222 S., Chichester/New York/Brisbane/Toronto
- GRIME, J. P., J. G. HODGSON, R. HUNT (1988): Comparative plant ecology. 742 S., London u. a.
- GRUBB, P. J. (1976): A theoretical background to the conservation of ecologically distinct groups of annuals and biennials in the chalk grassland ecosystem. *Biol. Conserv.* **10**, 53-76
- HADAC, E. (1983): A survey of plant communities of spring and mountain brooks in Czechoslovakia. *Folia geobot. phytotax.* **18**, 339-361
- HEINRICH, W., W. HILBIG, E. NIEMANN (1972): Zur Verbreitung, Ökologie und Soziologie der Roten Pestwurz [*Petasites hybridus* (L.) Gaertn., Meyer et Scherb]. *Wiss. Z. Fr.-Schiller-Univ. Jena, Math.-Nat. R.* **21**(5/6), 1099-1124
- HINTERLANG, D. (1992): Vegetationsökologie der Weichwasserquellgesellschaften zentral-europäischer Mittelgebirge. *Crunoecia* **1**, 5-117
- HOLDACK, H. (1959): Die Pflanzengesellschaften der Quellmoore auf Jasmund (Rügen). *Arch. Freunde Naturg. Mecklenb.* **5**, 285-335
- KÄSTNER, M. (1938): Die Pflanzengesellschaften der Quellfluren und Bachufer und der Verband der Schwarzerlen-Gesellschaften. Veröff. Landesver. sächs. Heimatschutz 1938, 69-118, Dresden.in: KÄSTNER, M., W. FLÖSSNER, J. UHLIG: Die Pflanzengesellschaften des westsächsischen Berg- und Hügellandes. Teil IV
- PIANKA, E. R. (1970): On r- and K-selection. *Amer. Natur.* **104**, 592-597
- SEBALD, O. (1975): Zur Kenntnis der Quellfluren und Waldsümpfe des Schwäbisch-Fränkischen Waldes. *Beitr. naturk. Forsch. Südw.-Dtl.* **34**, 295-327
- SMITH, T. M., M. A. HUSTON (1989): A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio* **83**, 49-69
- SYDES, C., J. P. GRIME (1981a): Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. Part I. Field investigations. *J. Ecol.* **69**, 237-248
- SYDES, C., J. P. GRIME (1981b): Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. Part II. An experimental investigation. *J. Ecol.* **69**, 249-262
- TILMAN, D. (1988): Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. 360 S., Princeton