Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 64 (1954)

Artikel: Ein Diagramm der Stoffproduktion im Buchenwald Von Carl Mar; Möller, D. Maller und Jörgen Nielsen

Autor: Möller, Carl M. / Müller, D. / Nielsen, Jörgen

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-45163

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Ein Diagramm der Stoffproduktion im Buchenwald

Von *Carl Mar: Möller, D. Müller* und *Jörgen Nielsen*

Abteilung für Forstwissenschaft, Kgl. Veterinär- und Landwirtschaftliche Hochschule, Kopenhagen, und Pflanzenphysiologisches Laboratorium der Universität, Kopenhagen

Eingegangen am 22. Juli 1954

Die Stoffproduktion (Nettoproduktion) der lebenden Organismen ist gleich der Bruttoproduktion minus Stoffverlust. Diese Gleichung kann für die Stoffproduktion der Bäume wie folgt formuliert werden:

Jährlicher Zuwachs (Stoffproduktion) gleich Bruttoproduktion minus (Verlust an Wurzeln, Zweigen, Blättern und Früchten plus Verlust durch Atmung in Wurzeln, Stämmen, Zweigen und Blättern).

Diese Gleichung wurde zuerst von Boysen Jensen im Jahre 1910 (Boysen Jensen, 1932) aufgestellt. Um die einzelnen Größen in dieser Stoffproduktionsgleichung anschaulich darzustellen, hat Möller (1946) *Stoffproduktionsdiagramme* für verschiedene Baumarten gezeichnet. Diese sind selbstverständlich mit Fehlern behaftet, da die verschiedenen Größen nicht mit der gleichen Genauigkeit bestimmt werden können. In den Jahren 1947—1949 haben wir einige Größen in der Stoffproduktionsgleichung für die Buche, *Fagus silvatica* L. — mit einem Areal von 85 000 ha die wichtigste Holzart in Dänemark —, genauer analysiert (Möller, Müller und Nielsen, 1954 *a* und *b*, und Müller, 1954 *a*).

Diese Analysen sind in Buchenwäldern durchgeführt worden, welche in der Mitte von Seeland (55° 31′ N, 11° 46′ E) liegen. Die vier untersuchten Bestände waren aus gleichaltrigen Buchen *(Fagus silvatica)* von 8, 25, 46 und 85 Jahren zusammengesetzt, und ihre Bonität war nach Möller (Boniteringstabeller usw., 1933) 2,0, 1,3, 1,5 und 2,0.

Die in der Stoffproduktionsgleichung eingehenden Größen sind für jeden dieser Bestände berechnet, alle pro Hektare und auf die dänische Bonität 2,0 bezogen worden. Die diesbezüglichen Zahlen sind in Tabellen 1 und 3 zusammengestellt. Tabelle 1 enthält die Holzmassenfaktoren für dänischen Buchenwald, Bonität 2,0. Die Zahlen in Tabelle 3 sind für das Stoffproduktionsdiagramm der Buche (Abbildung 1) zugrunde gelegt worden [1].

---

[1] Eine allgemeine Schilderung der dänischen Wälder mit ausführlichen Angaben über dänische Forstliteratur ist von Sabroe (1947) gegeben worden.

Tabelle 1

Die Holzmassefaktoren für dänischen Buchenwald, Bonität 2,0 nach Möller (1933). Stadium zwischen den Durchforstungen. Alle Zahlen pro Hektare

Alter in Jahren	Höhe in m	Durchmesser in 1,3 m Höhe in cm	Anzahl der Stämme	Grundfläche der Stämme in m²	Totalmasse in m³
25	8,2	7,6	3800	17,7	107
46	16,2	17,6	960	23,2	226
85	25,9	36,1	260	26,9	401

Die Bestände, die für die Beschaffung der Zahlen in Tabelle 3 analysiert wurden, sind in der Abhandlung Möller, Müller und Nielsen, 1954 *a*, beschrieben. Nur der Bestand von achtjährigen Buchen ist nicht darin erwähnt, und deshalb folgen ein paar Zeilen an dieser Stelle.

Der achtjährige Buchenbestand war ein dichtstehender Aufwuchs unter 120jährigen Überhälteren, ungefähr 100 bis 120 m³ per Hektare, in Enemärket Skov (55° 31′ N, 11° 36′ E), Sorö 2. Skovdistrikt, in der Mitte von Seeland. Die Höhe des Aufwuchses war 170 cm und die Anzahl der Stämme 510 000 pro Hektare; das Gewicht von Stämmen und Zweigen betrug 31,6 t Frischgewicht (16,75 t Trockengewicht) pro Hektare; die Blätter hatten ein Trockengewicht von 2,1 t pro Hektare. Der Verlust an Trockensubstanz durch die Atmung in Stämmen und Zweigen war im Juli bei 16,1° gleich 0,627 t pro Hektare. Hieraus folgt, daß der jährliche Verlust an Trockensubstanz durch die Atmung in Stämmen und Zweigen 2,27 t pro Hektare oder 13,5 % beträgt.

Wurzelmasse, Wurzelverlust und Wurzelatmung. Die Zahlen für diese drei Größen in Tabellen 2 und 3 beruhen leider auf einer recht vagen Annahme. Die Wurzelmasse ist zu 20 % der oberirdischen Totalmasse (Stamm + Zweige, aber ohne Blätter) angesetzt. Der Stoffverlust bei der Wurzelatmung ist zur gleichen jährlichen prozentualen Größe angenommen wie bei der Respiration in Stämmen und Zweigen [1]. Beide Zahlen sind eher zu klein. Endlich ist der jährliche Wurzelverlust zu 0,8 % der Trockensubstanzmasse der Wurzeln der 46jährigen Buchen berechnet, eine Größe, die dem prozentualen Trockensubstanzverlust

[1] Eidmann (1943) hat sehr hohe Werte für die Atmung von Baumwurzeln gefunden. Allerdings hat er nur ein- bis vierjährige Pflanzen untersucht, von Fagus z. B. nur zweijährige. Darnach weisen die Wurzeln von zweijährigen Buchen eine durchschnittliche Veratmung von 30 mg CO_2 (bezogen auf 20° C und 1 g Trockensubstanz) in 24 Stunden auf. Bei Umrechnung nach der Methode, die bei der Berechnung von Trockengewichtsverlusten in Stämmen und Zweigen zur Anwendung kam, würde diese Veratmung in den Wurzeln einem jährlichen Verlust von 1,27 kg pro 1,00 kg Wurzeltrockensubstanz entsprechen. Diese Respiration ist zirka zehnmal größer als diejenige, welche wir für Zweige unter 1 cm Durchmesser gefunden haben, wobei zu beachten ist, daß solche jungen Zweige schon eine bedeutende Respirationsintensität besitzen. Aber Eidmanns Zahlen gelten, wie schon erwähnt, für das Wurzelsystem von ganz jungen Pflanzen, welche sehr viele dünne Wurzeln besitzen. Auch die dicksten Exemplare sind nur einige Millimeter dick und damit viel dünner als die dünnsten Zweige. Die große Respirationsintensität des jungen Wurzelsystems ist darum verständlich.

der oberirdischen Masse (Stamm + Zweige, ohne Blätter) gleich ist. Die großen Wurzeln sind sozusagen «der Stamm der Wurzeln». Dadurch erhalten wir die Zahlen in Tabelle 2. Diese Zahlen beruhen somit alle auf einer Schätzung und erscheinen in Tabelle 3 wieder.

Tabelle 2

Geschätzte Zahlen für die Wurzelmasse, den Wurzelverlust und den Trockensubstanzverlust durch die Wurzelatmung der Buche (*Fagus silvatica*), Bonität 2,0. Alle Zahlen pro Hektare

	a Wurzelmasse		*b* Verlust an Trockensubstanz pro Jahr durch Wurzelverlust	*c* Verlust an Trockensubstanz pro Jahr durch Atmung der Wurzeln	*d* Jährlicher prozentualer Trockensubstanzverlust durch Atmung
	m³	t Trockenstoff			
8jährige Buchen	6,0	3,4	0,1	0,5	13,5
25jährige Buchen	21,4	12,2	0,2	0,7	5,8
46jährige Buchen	45,2	25,8	0,2	0,9	3,5
85jährige Buchen	80,2	45,6	0,2	0,9	2,0

Der jährliche Verlust an Zweigen in Tabelle 3 ist zu 0,5 bis 1,0 t Trockensubstanz angesetzt. In den Untersuchungen über den Verlust an Zweigen wurde gefunden, daß 45- bis 51jährige Buchen jährlich 1,0 t oder 0,8 % der oberirdischen Masse, Blätter ausgenommen, an Zweigen verlieren. Diese Zahl ist gültig für Buchen, dänische Bonität 1,2 (Möller, Müller und Nielsen, 1954 *b*). Wir behaupten nicht, daß diese Zahl sowohl für jüngere als auch für ältere Bestände Gültigkeit hat. Statt mit einem Verlust von 0,8 % der oberirdischen Masse zu rechnen, haben wir vorgezogen, den Zweigverlust zu 1,0 t Trockensubstanz pro Jahr für 25- bis 85jährige Buchen zu setzen.

Verlust an Blättern. In Übereinstimmung mit Möller (1946) rechnen wir damit, daß 1 ha Buchenwald in Dänemark durchschnittlich 2,7 t Blätter (Trockengewicht) oder 6,8 t Blätter (Frischgewicht) tragen. Die Buchenblätter enthalten durchschnittlich 49,0 g Trockensubstanz pro 1 m² Blattfläche (einseitig gemessen) oder 39,7 %.

Der Trockensubstanzverlust durch die Atmung. Während in der vorhergehenden Darstellung der jährliche geschätzte Trockengewichtsverlust bei der Atmung der Wurzeln erörtert wurde, folgen jetzt einige Angaben über die Berechnung des jährlichen Trockensubstanzverlustes bei der Atmung in Stämmen, Ästen und Blättern.

Die Atmung der Stämme und Äste ist von Möller, Müller und Nielsen (1954 *a*) untersucht worden. Sie fanden, daß der Trockensubstanzverlust pro Hektare jährlich folgendes beträgt: bei 25jährigen Buchen 5,8 % der Trockensubstanz in Stämmen und Zweigen oder 3,5 t/ha; bei 46jährigen Buchen 3,5 % der Trockensubstanz in Stämmen

und Zweigen oder 4,5 t/ha und bei 85jährigen Buchen 2 % der Trockensubstanz in Stämmen und Zweigen oder 4,6 t/ha.

Tabelle 3

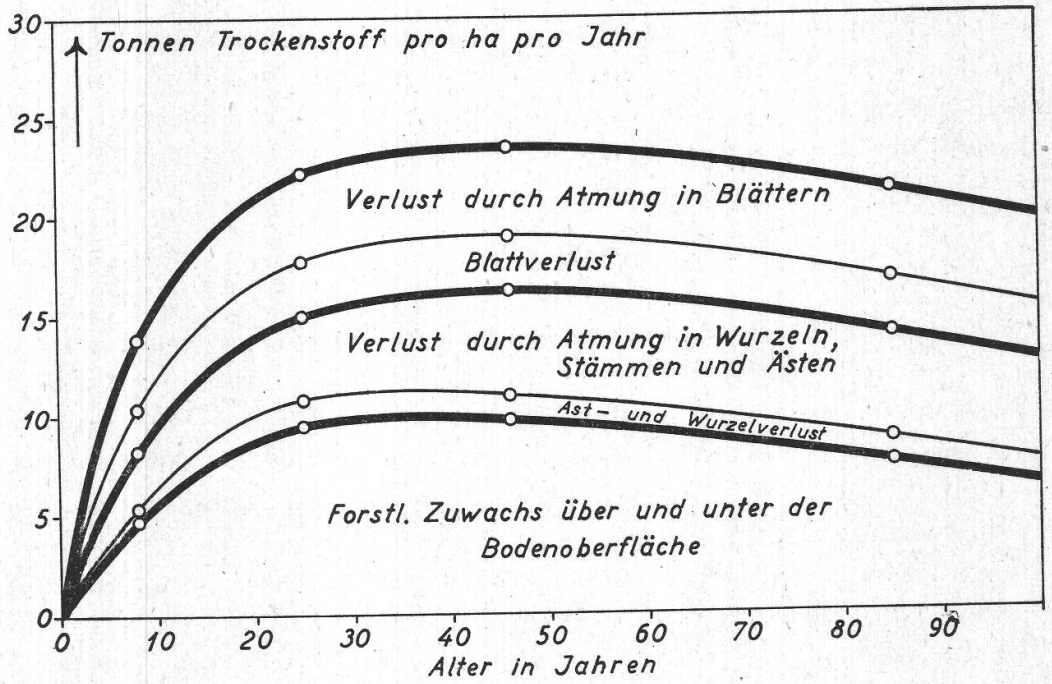
Die einzelnen Größen in der Stoffproduktionsgleichung für den dänischen Buchenwald, Bonität 2,0. Alle Zahlen sind Tonnen Trockenstoff pro Hektare pro Jahr. Eine t Trockenstoff in Wurzel, Stamm oder Zweigen = 1,75 m³. *g* entsteht durch Addition der Zahlen von Kolonnen *a* bis *f*

	a Verlust an Wurzeln	*b* Verlust an Zweigen	*c* Verlust an Blättern	*d* Verlust durch Atmung in Wurzeln	*d* Verlust durch Atmung in Stämmen und Zweigen	*d* Verlust durch Atmung in Blättern	*e* Zuwachs unter der Erde	*f* Zuwachs über der Erde	*g* Bruttoproduktion
Buchen									
8jährige	0,1	0,5	2,1	0,5	2,3	3,6	0,8	4,0	13,9
25jährige	0,2	1,0	2,7	0,7	3,5	4,6	1,6	8,0	22,3
46jährige	0,2	1,0	2,7	0,9	4,5	4,6	1,6	8,0	23,5
85jährige	0,2	1,0	2,7	0,9	4,6	4,6	1,2	6,2	21,4

Die Atmung der Blätter ist nach den Untersuchungen von Müller (1954 *a*) wie folgt: 1 kg Frischgewicht Buchenblätter (397 g Trockensubstanz) haben bei der Atmung in der Zeit von der Laubentfaltung bis zum Laubwurf, d. h. vom 11. Mai bis 21. Oktober, einen Verlust von 683 g Trockensubstanz. Daraus errechnet sich der Trockensubstanzverlust von 2,7 (resp. 2,1) t Blatttrockensubstanz zu 4,6 (resp. 3,6) t pro ha.

Das Stoffproduktionsdiagramm für Buchen (Figur 1) zeigt folgendes: Die oberste kräftig ausgezogene Kurve gibt die Bruttoproduktion an. Sie erreicht ihren Höhepunkt bei Buchen im Alter von 40 bis 60 Jahren mit 23,5 t Trockenstoff pro ha und Jahr. Das Areal zwischen der obersten und mittleren Kurve (beide kräftig gezeichnet) ist ein Ausdruck für den Stoffverlust, verursacht durch die Atmung und durch den Abwurf der Blätter. Man kann sagen, daß die mittlere kräftig gezeichnete Kurve die Nettoproduktion der Blätter zeigt. Diese beträgt jährlich in t Trockensubstanz pro ha: 8,2 für 8jährige, 15,0 für 25jährige, 16,2 für 46jährige und 14,1 für 85jährige Buchen (Bonität 2,0). Die Blätter geben also pro ha 8,2 bis 16,2 t Trockensubstanz an die Bäume ab. Von dieser Nettoproduktion der Blätter gehen ungefähr 40 % (wenig zunehmend mit dem Alter) teils bei der Atmung in Wurzeln, Stämmen und Zweigen, teils durch Wurzel- und Zweigverlust verloren.

Die unterste stark ausgezogene Kurve zeigt den forstlichen Zuwachs, sowohl den über der Erdoberfläche als auch den unter der Erdoberfläche. Es wurde dabei mit einem Zuwachs an Wurzeltrockensubstanz von 20 % der Zunahme in der oberirdischen Masse gerechnet. Der Zuwachs in m³ wurde von Möller (1933) entnommen, und die



Figur 1

Stoffproduktionsdiagramm der Buche, *Fagus silvatica* L. Die Zahlen beziehen sich auf den dänischen Buchenwald, Bonität 2,0, vgl. Tabelle 3. *Ordinate:* t Trockenstoff pro Hektare pro Jahr. *Abszisse:* Alter in Jahren. Die oberste dick gezogene Kurve zeigt die Bruttoproduktion. Die mittlere dick gezogene Kurve zeigt die Nettoproduktion der Blätter. Das Areal zwischen der obersten und mittleren dick gezogenen Kurve zeigt den Stoffverlust durch die Atmung der Blätter und Abwurf der Blätter. Die unterste dick gezogene Kurve zeigt den forstlichen Zuwachs über und unter der Erdoberfläche

Umrechnung in Trockengewicht geschah unter der Annahme, daß 1 m^3 Wurzeln, Stamm und Zweige gleich 0,57 t Trockensubstanz ist.

Von der Bruttoproduktion bleibt als Zuwachs über und unter der Erde nur folgendes zurück: bei 8jährigen Buchen 34 %, bei 25jährigen

Tabelle 4

Die einzelnen Größen in der Stoffproduktionsgleichung für den dänischen Buchenwald, Bonität 2,0, in Prozent der Bruttoproduktion

	a	*b*	*c*	*d* Verlust durch Atmung in			*e*	*f*
	Verlust an Wurzeln	Verlust an Zweigen	Verlust an Blättern	Wurzeln	Stämmen und Zweigen	Blättern	Zuwachs unter der Erde	Zuwachs über der Erde
8jährige Buchen	0,4	3,6	15,1	3,6	16,5	25,6	5,8	28,8
25jährige Buchen	0,9	4,5	12,1	3,1	15,7	20,6	7,2	35,9
46jährige Buchen	0,8	4,3	11,5	3,8	19,2	19,6	6,8	34,0
85jährige Buchen	0,9	4,6	12,6	4,2	21,5	21,5	5,6	29,0

43 %, bei 46jährigen 41 % und bei 85jährigen Buchen 35 %. Der Rest der Bruttoproduktion, also ungefähr 60 %, geht bei der Atmung in Wurzeln, Stämmen, Zweigen und Blättern wie auch durch Verlust an Wurzeln und Zweigen verloren.

Diskussion

Mehr als 50 % der für den Stammzuwachs verwendeten Photosynthate werden in den Blättern der Kurztriebe gebildet (Müller, 1954 *b*). Die Ursache der großen Bruttoproduktion des Buchenwaldes ist teils das große Blattareal des Waldes, teils die fünf Monate lange Arbeitszeit der Blätter. Dagegen ist die Photosynthese bei Buchenblättern pro Arealeinheit je Stunde klein. Es liegen hierüber Versuche von Boysen Jensen (1929 und 1932, S. 44) vor, der eine maximale reelle Photosynthese bei den ausgeprägtesten Lichtblättern der Buche von 3,5 bis 4,0 mg CO_2 pro 50 cm² Blattfläche (einseitig gemessen) pro Stunde bei 20° und 0,228 mm CO_2-Druck fand. Der entsprechende Wert für ausgeprägteste Schattenblätter betrug 1,2 mg CO_2. Die Werte sind wahrscheinlich etwas zu niedrig, besonders die für Lichtblätter. Polster (1950) fand eine reelle Photosynthese von 4,9 mg CO_2 (höchste Tagesleistung) resp. 3,6 mg CO_2 (mittlere Tagesleistung) pro 50 cm² Blattfläche, einseitig gemessen, pro Stunde, bei achtjährigen freistehenden Buchen.

Das Stoffproduktionsdiagramm zeigt deutlich, daß die Abnahme der Stoffproduktion in älteren Beständen teils ihre Ursache in der Abnahme der Bruttoproduktion, teils in einer geringen Zunahme des Stoffverlustes hat. Man sieht, daß die jährlichen Stoffverluste in 25 bis 85 Jahre alten Beständen ansteigen, und zwar mit 12,7 t Trockensubstanz pro ha für 25jährige Buchen, mit 13,9 t/ha für 46jährige und mit 14,0 t/ha für 85jährige Buchen.

Ursache für die Abnahme des Zuwachses sind die beiden Faktoren: zunehmender Stoffverlust und geringere Bruttoproduktion. Die Abnahme der Bruttoproduktion ist auf die verminderte Photosynthese zurückzuführen, welche in älteren Beständen durch eine ständig ungünstiger werdende Wasserbilanz bedingt wird. Es ist bekannt, daß eine günstige Wasserbilanz eine Voraussetzung für eine maximale Photosynthese ist. Im Gegensatz dazu ist es wenig wahrscheinlich, daß es Mangel an Stickstoff oder Aschenbestandteilen ist, welcher die Stoffproduktion in älteren Beständen herabsetzt, weil die Blätter einen Teil der mineralischen Stoffe von den Blättern des Vorjahres erben. Außerdem sind Stämme und Zweige arm an Stickstoff und Aschenbestandteilen, wodurch der Verbrauch an mineralischen Stoffen aus der Erde für ältere Bäume herabgesetzt wird.

Das Stoffproduktionsdiagramm, das Möller (1946) dargestellt hat, ist an mehreren Stellen reproduziert, u. a. bei Baker (1950), Polster (1950) und Walter (1951). Wir hoffen, daß das Diagramm, wie wir es jetzt wiedergeben, das ältere ersetzen wird.

Zusammenfassung

Das Stoffproduktionsdiagramm für die Buche (*Fagus silvatica* L.) ist untersucht worden durch eine erneute Analyse des Trockensubstanzverlustes durch Zweigverlust und durch Atmung in Stamm, Zweigen und Blättern. Auf dieser Grundlage wurde ein Diagramm der Trockensubstanzproduktion der Buche, dänische Bonität 2,0, gezeichnet. Die Bruttoproduktion erreicht mit 23,5 t Trockensubstanz pro ha jährlich ihren Höhepunkt bei 40- bis 60jährigen Buchen.

Die Nettoproduktion der Blätter ist Bruttoproduktion minus (Blattverlust plus Trockensubstanzverlust bei der Atmung der Blätter). Die Nettoproduktion der Blätter erreicht mit 16,2 t Trockenstoff pro ha jährlich ihren Höhepunkt bei 40- bis 60jährigen Buchen.

Von der Bruttoproduktion gehen, rund gerechnet, 60 % durch die Atmung in Wurzeln, Stamm, Zweigen und Blättern und durch Verlust von Wurzeln, Zweigen und Blättern verloren. Der Rest der Bruttoproduktion ist Zuwachs in Wurzeln, Stamm und Zweigen.

Die Abnahme der Stoffproduktion in älteren Beständen hat ihre Ursache teils in der Abnahme der Bruttoproduktion, teils in einer geringen Zunahme des Stoffverlustes.

Literatur

Baker, F., 1950: Principles of silviculture. 414 p. New York.

Boysen Jensen, P., 1910: Studier over Skovträernes Forhold til Lyset. Tidsskr. f. Skovväsen, **22**, 1—116.

— 1929: Studier over Skovträernes Forhold til Lyset. Dansk Skovforen. Tidsskr., **14**, 5—31.

— 1932: Die Stoffproduktion der Pflanzen. 108 S. Jena.

Eidmann, F., 1943: Untersuchungen über die Wurzelatmung und Transpiration unserer Hauptholzarten. Schriftenrh. Akad. Dtsch. Forstw., **5**, 1—144.

Gäumann, E., 1935: Der Stoffhaushalt der Buche (*Fagus silvatica* L.) im Laufe eines Jahres. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **44**, 157—334.

McFadyen, A., 1950: Biologische Produktivität. Arch. Hydrobiol., **43**, 166—170.

Müller, D., 1954 **a**: Die Atmung der Buchenblätter. Det forstlige Forsögsväsen i Danmark, **21**, 303—318.

— 1954 **b**: Die Blätter und Kurztriebe der Buche. Det forstlige Forsögsväsen i Danmark, **21**, 319—326.

Möller, Carl Mar:, 1933: Boniteringstabeller og bonitetsvise Tilväkstoversigter for Bög, Eg og Rödgran i Danmark. Dansk Skovforen. Tidsskr., **18**, 457—513, 537—623.

— 1946. Untersuchungen über Laubmenge, Stoffverlust und Stoffproduktion des Waldes. Vordruck 1945. Det forstlige Forsögsväsen i Danmark, **17**, 1—287.

— und Jörgen Nielsen, 1953: Testing of Danish yield tables of 1933 for beech, oak and Norway spruce. Dansk Skovforen. Tidsskr., **38**, 1—176.

— Müller, D., und Jörgen Nielsen, 1954 *a*: Respiration in stem and branches of beech. Det forstlige Forsögsväsen i Danmark, **21**, 273—301.

— — — 1954 *b*: Loss of branches in European beech. Det forstlige Forsögsväsen i Danmark, **21**, 253—271.

Polster, H., 1950: Die physiologischen Grundlagen der Stofferzeugung im Walde. Untersuchungen über Assimilation, Respiration und Transpiration unserer Hauptholzarten. 96 S. München.

Sabroe, A., 1947: Forestry in Denmark. A guide to our guests. 2nd ed. 114 p. Copenhagen.

Walter, H., 1951: Ökologische Pflanzengeographie. Fortschr. d. Botanik, **13**, 154 bis 172.

Wetzel, K., 1941: Die physiologischen Grundlagen der pflanzlichen Stoffproduktion. Hdb. d. Pflanzenzücht., **1**, 297—359.