

Zeitschrift: Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Herausgeber: Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Band: 35 (1963)

Artikel: Methodische Untersuchungen zur Erfassung der assimilierenden Gesamtoberfläche von Wiesen

Autor: Geyger, Erika

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-377641>

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: 12.01.2026

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

Methodische Untersuchungen zur Erfassung der assimilierenden Gesamtoberflächen von Wiesen

Von Erika GEYGER¹

Inhaltsübersicht

A. Einleitung	42
B. Untersuchungsmethodik	44
I. Oberflächenmessung an pflanzlichen Organen	44
II. Technik der Probenahme und Bearbeitung	57
C. Untersuchungsergebnisse	78
I. Allgemeine ökologische und soziologische Verhältnisse im Untersuchungsgebiet	79
II. Material und allgemeiner Gang der Untersuchungen	80
III. Die Probeflächen	83
IV. Übersicht der Untersuchungsergebnisse	89
D. Diskussion der Ergebnisse	91
I. Abhängigkeit der Gesamtoberflächen vom Standort	91
II. Abhängigkeit der Gesamtoberflächen vom Erntezeitpunkt	92
III. Schwankungen der Oberflächen von Jahr zu Jahr	93
IV. Vergleich der Oberflächen- und Trockensubstanzproduktion	94
V. Vergleich der Oberflächenproduktion bei Wiesen und Wäldern	98
VI. Unabhängigkeit der Oberflächengröße von floristischen und strukturellen Unterschieden	102
VII. Empfehlenswerte Methodik für künftige Oberflächenbestimmungen an Wiesen	107
E. Literatur	109
F. Zusammenfassung	111

¹ Anschrift der Verfasserin: Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Abt. Bodenkunde und Forstökologie, 2057 Reinbek b. Hamburg, Schloss

A. Einleitung

Die Stoffproduktion der Pflanzengesellschaften hängt von der Gesamtheit der Umweltfaktoren – und zwar sowohl der anorganischen Standortsfaktoren als auch der Bewirtschaftungseinflüsse durch den Menschen – in weit stärkerem Masse ab als von der floristischen Zusammensetzung des Bestandes oder den Eigenschaften der einzelnen Arten. HUBER (1937) sagt wörtlich: «Nicht die Assimilationsenergie, sondern Klima und Boden begrenzen die Stoffproduktion.» FILZER (1951) findet sogar bei sehr verschiedenartigen Pflanzengemeinschaften Übereinstimmung der Stoffproduktion unter vergleichbaren Standortsbedingungen: «Wald und Feld liefern ungefähr gleiche Substanzmengen. Wörtlich genommen würde dieses Ergebnis besagen, dass die Trockensubstanzproduktion, unabhängig von der Art der Vegetationsdecke, nur eine Funktion von Klima und Boden sei, und dass ein Wechsel der Bewirtschaftung einer Bodenfläche... keine Änderungen in den absoluten Trockensubstanzmengen mit sich bringe.»

Zu ähnlichen Ergebnissen kommt VARESCHI (1951), der allerdings nicht die Stoffproduktion, sondern die Gesamtoberfläche aller assimilierenden Pflanzenorgane ermittelt, die er als ausschlaggebenden Produktionsfaktor ansieht: «Die gesamte assimilierende Oberfläche... ist für den Leistungsvergleich verschiedener Pflanzengesellschaften gerade deshalb wichtig, weil sie von allen systematischen und morphologischen Eigenheiten absieht und nur die Beziehung Boden : Blattfläche betrifft; damit nämlich spiegelt sie grob, aber im ganzen doch bezeichnend, die Möglichkeiten der Vegetation in bezug auf Wuchs-, Assimilations-, Atmungs- und Transpirationsleistung wider.» Die von VARESCHI an sehr verschiedenartigen Pflanzengemeinschaften gewonnenen Werte zeigen, dass die Oberflächenentwicklung von allen morphologischen und floristischen Unterschieden unabhängig ist und nur vom jeweiligen Standort abhängt. Größenordnungsmässig gleiche Oberflächen fand VARESCHI bei einem montanen *Arrhenatheretum*, einem *Piceetum myrtillorum* und einem *Alnetum adenostylidiosum*, die auf gleicher Höhenstufe optimal entwickelt waren. Dagegen betrugen die Oberflächen von zwei Gesellschaften in grösserer Meereshöhe nur ungefähr den zehnten Teil, waren aber wiederum untereinander fast gleich.

ELLENBERG (1939) machte schon früher die gleichen Beobachtungen, nämlich dass die Oberflächenproduktion deutlich vom Standort abhängt – in den von ihm untersuchten Laubmischwäldern vorwiegend von der am Säuregrad ablesbaren Bodenfruchtbarkeit –, dass sie jedoch unabhängig von floristischen und strukturellen Unterschieden innerhalb der Bestände ist: «Waren die Beziehungen zwischen Standort und Blattflächenproduktion

mehr oder weniger vorauszusehen, so überrascht es, dass sie anscheinend weitgehend unabhängig von der Holzart gelten, vorausgesetzt, dass man sämtliche Schichten des Laubdaches berücksichtigt. Gleichgültig, ob es sich z. B. um einen mit Buchen unterbauten Stieleichenbestand, einen älteren Traubeneichen-Buchen-Mischbestand oder um einen fast reinen Buchenhochwald handelt, die Gesamtblattfläche ist annähernd dieselbe und entspricht damit also ganz der sehr ähnlichen Bodenbeschaffenheit und Krautschicht dieser drei Bestände. – Ebenso ist es ohne nennenswerten Einfluss auf die Gesamtblattfläche, ob die Kronen der Eichen einander fast berühren und sich unter ihnen nur eine lockere Strauchschicht von Hasel oder Hainbuchen angesiedelt hat, oder ob sich ihre Kronen einzelnstehend abgerundet haben und unter ihnen Hainbuchen eine geschlossene zweite Baumschicht bilden. – Wie weit sich in diesen wenigen Beispielen eine allgemeine Gesetzmässigkeit andeutet, lässt sich naturgemäß noch nicht übersehen. Interessant erscheinen sie im Hinblick auf die von WIEDEMANN (1931) ausgewerteten langjährigen Durchforstungsversuche, nach denen die durchschnittliche Holzproduktion der Buche von der arbeitenden Holzmasse und von der Durchforstungsart innerhalb erstaunlich weiter Grenzen unabhängig ist. Die Ursache hierfür wäre möglicherweise darin zu suchen, dass die Gesamtblattfläche eines Bestandes als wichtiger unmittelbarer Produktionsfaktor annähernd dieselbe bleibt, einerlei, ob sie auf ein geschlossenes Kronendach oder auf verschiedene Altersklassen oder gar... auf einzelne kräftig entwickelte Kronen und einen dichten Jungwuchs verteilt ist.»

Es erscheint lohnenswert, die Gültigkeit der von VARESCHI und ELLENBERG angedeuteten Gesetzmässigkeit bei der Erzeugung assimilierender Gesamtoberflächen durch weitere Untersuchungen nachzuprüfen². Für die Blattflächenindizes von Wäldern liegen bereits zahlreiche Angaben vor (EBERMAYER 1882, KNUCHEL 1914, BURGER 1925–1942, TIRÉN 1927, BOYSEN-JENSEN und MÜLLER 1927/30, ELLENBERG 1939, MÖLLER 1945, VARESCHI 1951), für Wiesen dagegen nur wenige (GEIGER 1961, VARESCHI 1951). Deshalb sollen in der vorliegenden Arbeit die assimilierenden Gesamtoberflächen verschiedener Wiesengesellschaften ermittelt werden.

Die Schwierigkeiten bei der Oberflächenerfassung von Wiesen liegen vor allem darin, dass hier Pflanzen von sehr unterschiedlicher Wuchsform und Grösse nebeneinander vorkommen, z. B. grosse Pflanzen mit komplizierten Blattformen (Umbelliferen), Kräuter mit vielen kleinen Blättern (*Galium*)

² Für die Anregung hierzu und für viele wertvolle Hinweise und Ratschläge möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor ELLENBERG, meinen ganz besonderen Dank aussprechen.

und Gräser, deren Blätter z.T. sogar gefaltet oder gerollt sind (*Festuca rubra*). Zudem sind hier im Unterschied zu Untersuchungen an Wäldern auch die Stengel und Blattscheiden als Assimilationsorgane mit zu erfassen. Eine einheitliche Messmethodik für so verschiedenen geformte Oberflächen wurde bisher nicht beschrieben, denn die meisten Autoren untersuchten jeweils für spezielle Zwecke die Blattflächen nur einer oder weniger Pflanzenarten. Deshalb musste bei den vorliegenden Untersuchungen besonderes Gewicht auf die Ausarbeitung einer geeigneten Messmethodik gelegt werden. Die Untersuchungen können als Anwendungsbeispiele dieser neu entwickelten Methodik gelten.

B. Untersuchungsmethodik

I. Oberflächenmessung an pflanzlichen Organen

Der erste Schritt zur Erfassung der assimilierenden Gesamtoberflächen ist die Flächenmessung der verschiedenen grünen Pflanzenteile. Zunächst seien alle mir erreichbaren Angaben in der Literatur zur Messmethodik kurz zusammengestellt.

1. Literaturübersicht

a) Zur Messung der Blattflächen

Verhältnismässig einfach ist die exakte Flächenerfassung der vorwiegend plan ausgebreiteten Pflanzenblätter. Ihre Flächen wurden von den meisten Autoren nicht unmittelbar vermessen, sondern zunächst als Abbildungen festgehalten, entweder durch Zeichnung (DIETRICH 1925, SCHEIBE 1927, ELLENBERG 1939) oder durch Lichtpause (HENRICI 1918, MAXIMOV 1929, STOCKER 1929, WALTER 1962). Die anschliessende Flächenmessung erfolgte (jedoch z.T. nur an Teilproben des Untersuchungsmaterials) durch Planimetrieren (SCHEIBE 1927, STOCKER 1929, GRAF-MARIN 1934, ELLENBERG 1939, POLSTER und REICHENBACH 1958) oder durch Ausschneiden und Wägen (RAMANN 1911, HENRICI 1918, LÜDIN 1927). MAXIMOV (1929), VARESCHI (1951) und WALTER (1962) gaben beide Messverfahren an. MÖLLER (1945) stellte die Blattabbildungen durch Farbabdruck her (Aufdrücken der Blätter auf ein Stempelkissen) und ermittelte die Fläche der auf weissem Bogen spiralförmig angeordneten Blattabdrücke durch eine einzige Planimetrierung; auch ELLENBERG (1939) planimetrierte viele dicht zusammengelegte Blätter auf einmal. MEYER (1961) verzichtete auf jede Abbildung; er stanzte mit einem Locheisen Blattstücke bestimmter Fläche aus und verglich deren Trockengewichte mit dem Gesamtgewicht der Blätter.

b) Zur Messung der Oberflächen gewölbter Organe

Für gewölbte Organe sind die Messverfahren komplizierter. STOCKER (1923) forderte die Berücksichtigung der Wölbung schon bei den Blättern «erikoider Formen». *Sempervivum tectorum* z.B. hat gewölbte Blattunterseiten mit etwa 20% Flächenvergrösserung; diese wären also bei der Einbeziehung der Blattunterseiten in die Messung (besonders für Transpirationsuntersuchungen) zu der plan gemessenen Blattfläche zuzuschlagen. Bei den dreikantigen Sprossen von *Calluna vulgaris* wurde entweder die Fläche einer Seite ermittelt und dreimal in Rechnung gesetzt oder nach vorsichtiger Quetschung die neu entstandene ebene Fläche doppelt in Rechnung gesetzt. (Durch Vergleich der beiden am gleichen Objekt nacheinander angewandten Verfahren ergaben sich gleiche Flächengrössen.) Bei *Empetrum nigrum* wurden die Rollblätter nach Quetschung als ebene Fläche vermessen, wobei naturgemäß beide Seiten in Rechnung gesetzt wurden. (Die völlig abgeschlossene Innenseite der Rollblätter darf ja weder für Assimilations- noch für Transpirationsuntersuchungen in die Messung einbezogen werden, ebenso wenig die Blattrinnen bei *Calluna* und *Erica*, die von Haaren versperrt sind.) Bei *Sedum album* wurde die Fläche der als «Rotationsellipsoide» ausgebildeten Blätter nach Messung von Längs- und Querdurchmesser errechnet. Für Sprosse von *Sarothamnus*, *Eriophorum* und *Cereus* wurde nach Zerschneiden in Abschnitte der Umfang derselben am Mikroskop mit Hilfe eines Zeichenapparates festgehalten und seine Länge gemessen; hieraus liess sich unter Berücksichtigung der beiden Sprosseiten und der Länge der Abschnitte die Oberfläche errechnen. Ähnlich verfuhr MÖLLER (1945) bei Oberflächenmessungen an Fichtennadeln.

DIETRICH (1925) ermittelte die Oberfläche von *Opuntia* durch Umwickeln der ganzen Pflanze mit Papierstreifen nach Art eines Verbandes. Die äussere Oberfläche wurde dann geschwärzt; nach Abwickeln des Papierstreifens wurden die schwarzen Flächen desselben, die der Pflanzenoberfläche entsprachen, ausgeschnitten und gewogen und zum Gesamtgewicht und der bekannten Gesamtfläche des Papierstreifens ins prozentuale Verhältnis gesetzt.

HARDER, FILZER und LORENZ (1931) ermittelten die Oberflächen von Wüstenpflanzen durch «Abschälen» der Aussenschicht, deren Fläche als Lichtpause festgehalten und planimetriert wurde.

BEILER (1938) benutzte zur Messung der Sprossdurchmesser von *Salicornia* die Mikrometerschraube und errechnete aus Durchmesser und Länge die Oberfläche der Sprosse. Ähnlich verfuhr SPANING (1941) bei Stengeln von *Sinapis*, *Calendula* und *Solanum*.

c) Vereinfachung der Messoperationen

Für die Erfassung grösserer Mengen von Pflanzenmaterial sind die genannten Messverfahren zu zeitraubend. Deshalb wurde nach Möglichkeiten gesucht, z. B. Flächenmessungen durch Längenmessungen zu ersetzen.

GRAF-MARIN (1934) ermittelte zunächst an einigen Blättern der von ihm untersuchten Art (*Hordeum vulgare*) planimetrisch die Fläche, sodann die Länge und Breite der Blätter. Der aus diesen Werten gebildete Quotient Fläche : Länge × Breite soll für alle Blätter der gleichen Art im gesamten Untersuchungsmaterial konstant sein. Der gefundene Zahlenwert wurde also benutzt, um an den übrigen Blättern aus den Messwerten von Länge und Breite die Fläche zu berechnen.

JOHNSTON und MILLER (1940) verwendeten die Methode zur Untersuchung von Weizenblättern; hier wird angegeben, dass als Breite die maximale Breite in die Rechnung eingesetzt wurde.

BISTRUP (1943) bildete den gleichen Quotienten, er bezeichnete den errechneten Zahlenwert als «Blattformzahl». Für zehn Baumarten mit wenig gelappten Blättern lagen die Werte zwischen 0,65 und 0,70. Bei der Eiche wurde die Blattformzahl nicht aus Länge × Breite errechnet, sondern aus dem Quadrat der Länge, hier ergab sich ein Wert von 0,36. Bei der Buche (Blattformzahl = 0,675) zeigte sich, dass der Flächeninhalt der Blätter auch anders berechnet werden konnte, da er stets annähernd gleich dem Quadrat über der grössten Breite war.

LAL und SUBBA RAO (1951) bildeten ebenfalls einen Quotienten, den sog. «Blattfaktor», bei dem das Produkt aus Länge und Breite im Zähler, die Fläche im Nenner erscheint. Sie gaben für einige Kulturgräser die durchschnittliche Streuung dieses Faktors bei verschiedenen Blättern derselben Art an: Gerste 2,9%, Reis 3,3%, Mais 6,6% und Weizen 1%.

TIRÉN (1927) stellte sogar für die Kiefernadeln eine sog. «Oberflächenformzahl» auf.

MÖLLER (1945) fand für Fichtennadeln ein konstantes Verhältnis von Oberfläche, Länge und «Umkreis», so dass es möglich war, die Nadeloberfläche aus der allein gemessenen Nadellänge zu berechnen. Bei der Buche benutzte MÖLLER das grösste Quermass der Blattfläche; dieses sollte von einer bestimmten Blattgrösse an in konstantem Verhältnis zur Fläche stehen.

POLSTER und REICHENBACH (1958) bildeten aus Länge, Breite (in halber Länge der Blätter gemessen) und planimetrisch ermittelter Blattfläche einen Summenkoeffizienten. Dieser hatte bei gleichzeitiger Erfassung von 22 Blättern je Probe bei den untersuchten Baumarten Birke und Pappel eine Streuung von ca. 1%.

d) Flächen-Gewichts-Relation und andere Umrechnungsverfahren

Zur Verminderung des Zeitaufwandes bei Auswertung von umfangreichem Untersuchungsmaterial wird von einer Reihe von Autoren eine konstante Relation zwischen Oberfläche und Gewicht vorausgesetzt, zumindest bei den Blättern derselben Pflanzenart auf dem gleichen Standort. Hat man von repräsentativen Proben die Oberflächen und die Trockengewichte exakt ermittelt, so lässt sich durch blosse Wägung des übrigen Pflanzenmaterials die Oberfläche des Bestandes berechnen.

BURGER (1942) benutzte eine solche Relation zur Ermittlung der Nadeloberflächen von Tannen- und Fichtenbeständen; MÖLLER (1945) ebenfalls bei Fichtenforsten und ausserdem bei Buchen- und Eichenwäldern. VARESCHI (1951) ermittelte aus jeweils hundert vermessenen Blättern aller von ihm untersuchten Pflanzen (Waldbäume, Gräser, Kräuter und gar Moose) durch Flächen-Gewichts-Relation die Oberflächen ganzer Pflanzenbestände.

ELLENBERG (1939) ging dagegen von der Blattzahl aus. Er ermittelte bei Untersuchungen gemischter Waldbestände die Blattflächen von je hundert Blättern aller in den Probeflächen vorkommenden Baumarten; durch Multiplikation mit der Blattzahl ergab sich die Gesamtblattfläche der Probeflächen.

2. Eigene Messmethodik

Die genannten Mess- und Umrechnungsverfahren sind in den meisten Fällen jeweils nur für eine einzige Pflanzenart entwickelt worden, beziehen sich also auf eine ganz bestimmte Blattform. Für die Untersuchung von Wiesen ist jedoch eine Methodik wünschenswert, die die Oberflächen von Pflanzen mit unterschiedlicher Blattmorphologie auf eine einheitliche Weise zu erfassen gestattet, die also von den Umrissformen der Blätter unabhängig ist.

a) Ermittlung der Blattflächen

Besonders gross ist die gestaltliche Mannigfaltigkeit bei den flächenhaft ausgebreiteten Blättern der Wiesenkräuter. Ihre Flächen können am besten als Lichtpausen festgehalten werden. Das hat zudem den Vorteil, dass von den vergänglichen Untersuchungsobjekten haltbare «Dokumente» geschaffen werden, so dass die Flächenmessung auf die Zeit zwischen den Vegetationsperioden verschoben werden kann.

Die Herstellung der Lichtpausen mit Hilfe des natürlichen Sonnenlichtes wurde in einer früheren Arbeit ausführlich geschildert (GEYGER 1960). Da das Lichtpausverfahren selbst weitgehend bekannt ist, sei hier nur die Hilfsvorrichtung zur getreuen Abbildung der nicht immer ganz ebenen Pflanzenblätter beschrieben: Die Blätter werden mit

Wasser benetzt und haften dadurch auf einer Glasplatte, so dass man sie möglichst dicht und gleichmäßig auf ihr verteilen kann. Darüber wird eine Plastikfolie gelegt, die das Lichtpauspapier gegen Nässe schützt. Dieses wird mit der lichtempfindlichen Seite zum Objekt orientiert; darauf folgt zum Ausgleich der Unebenheiten eine Schaumgummiplatte von 2 cm Dicke und zuletzt eine Holzplatte. Glas- und Holzplatte werden an den überstehenden Längskanten durch kräftige Gummiringe zusammengehalten und so die Blätter an das Lichtpauspapier elastisch angepresst. Nun dreht man die Glasplatte nach oben und lässt das direkte Sonnenlicht senkrecht auffallen, bis die Blätter als Schattenrisse auf dem Lichtpauspapier abgebildet sind. Bei kräftigem Sonnenschein genügen 10–30 Sekunden. Das Papier wird wie üblich mit Ammoniakdämpfen entwickelt.

Für diese Art der Abbildung sind sowohl die Blätter der Kräuter als auch die nach Länge und Breite stark variierenden Grasblätter geeignet. Für die späteren Messungen ist es ratsam, auf einer Abbildung jeweils nur Blätter einer einzigen Pflanzenart festzuhalten.

b) Photometrie der Blattabbildungen

Zur Flächenmessung der auf den Lichtpausen abgebildeten Pflanzenblätter steht neuerdings eine von KUBIËNA, BECKMANN und GEYGER (1961) entwickelte Methode zur Verfügung, bei der der Deckungsgrad unregelmäßig geformter schwarzer Flächen auf weissem Grund gemessen wird. Die dort verwendeten sog. «Strukturphotogramme» sind auf hartem Photokopierpapier hergestellt und enthalten nur rein weiße und rein schwarze Flächen. Ihr jeweiliger Gesamtgehalt wird photometrisch erfasst. Das dazu benutzte Gerät ist auf Abb. 1 wiedergegeben.

Abb. 1 zeigt den zum Einblick geöffneten Messschrank. Das Licht des Lampenkranzes (A) tritt durch eine Opalscheibe (B) und durchleuchtet dann als diffuses Licht gleichmäßig das Strukturphotogramm (C). Oben befindet sich ein Photoelement (D). Hierin gelangt um so weniger Licht, je grösser der Anteil an schwarzen Flächen auf dem Photogramm ist. Das Messgerät (E) wird mit einem völlig weißen, aber sonst gleichartigen Testpapier auf 100% geeicht und gestattet so, den Anteil an weissen und schwarzen Flächen unmittelbar in Prozent abzulesen.

Das Gerät gestattet die photometrische Erfassung von Kreisflächen mit maximal 20 cm Durchmesser. Es kann für die Lichtpausen der vorliegenden Arbeit, die im DIN A4-Format hergestellt wurden, nur unter der Voraussetzung benutzt werden, dass die auf der Lichtpause schwarz wiedergegebenen Flächen gleichmäßig auf der ganzen Abbildung verteilt sind und der ermittelte Prozentgehalt eines Kreisflächenausschnittes von 20 cm Durchmesser für die ganze Fläche gültig ist.

Trifft diese Voraussetzung nicht zu, so ist die Benutzung eines anderen, von W. BECKMANN (KUBIËNA, BECKMANN und GEYGER 1963) entwickelten sog. Detailphotometers angebracht, wenn auch etwas zeitraubender. Das Gerät ist in Abb. 2 gezeigt.

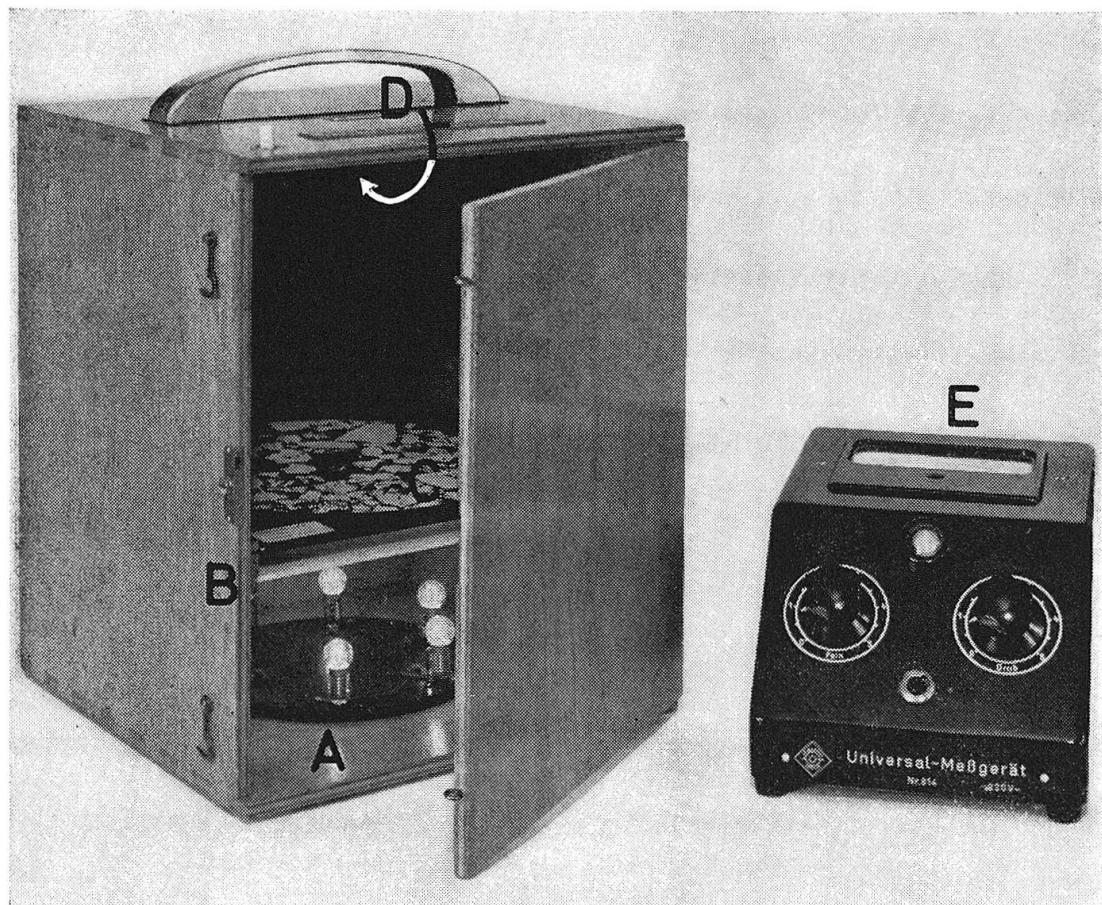


Abb. 1. Gesamtphotometer (Hersteller Dr. B. Lange, Berlin). A Lampenkranz, B Opalscheibe, C Photogramm, D Photoelement, E Messgerät.

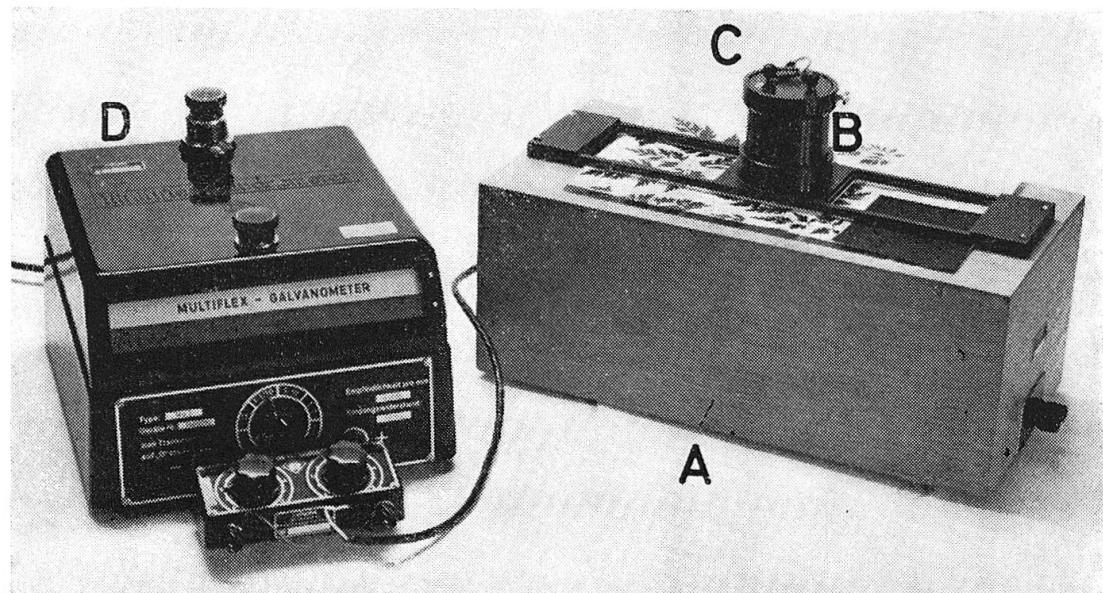


Abb. 2. Detailphotometer (Hersteller Dr. B. Lange, Berlin). A Lichtkasten, innen der Lampenkranz, B Messtibus, C Photoelement, D Messgerät.

Rechts ist der Lichtkasten (A) mit dem aufgesetzten Messtibus (B) zu sehen, links das Messgerät. Das Licht fällt von unten aus einer Öffnung des Lichtkastens, die mit einer Opalscheibe bedeckt ist, durch einen Ausschnitt der Abbildung von 6 cm Durchmesser hindurch und dann durch den Messtibus (B) auf das Photoelement (C).

Die Lichtpause wird hier nicht mit einer Messung erfasst, sondern in gleichmässigen Längs- und Querschritten unter dem Messtibus entlanggeführt, also «abgetastet». Jede Messung ergibt einen bestimmten Prozentanteil schwarzer Flächen. Der Mittelwert aus den Werten aller Messausschnitte dient zur Berechnung der Gesamtfläche der auf der Lichtpause abgebildeten Pflanzenblätter. Je nachdem, wie ungleichmässig schwarze und weisse Flächen verteilt sind, kann die Dichte der Messschritte variiert werden. Im allgemeinen genügen 25–30 Messungen je Abbildung, wie sich aus erheblich dichter gelegten Kontrollmessungen ergeben hat.

Die Messmethode wurde für Photokopierpapier entwickelt. Sie kann jedoch auch bei Lichtpausen verwendet werden, wenn gewisse Unterschiede berücksichtigt werden. Bei Lichtpausen sind die schwarzen Flächen nicht völlig lichtundurchlässig. Ebenso kann der Weisston der Zwischenräume wegen der wechselnden Intensität des Sonnenlichtes nicht immer ganz einheitlich erreicht werden. Deshalb ist es zweckmäßig, auf jeder Lichtpause eine Test-

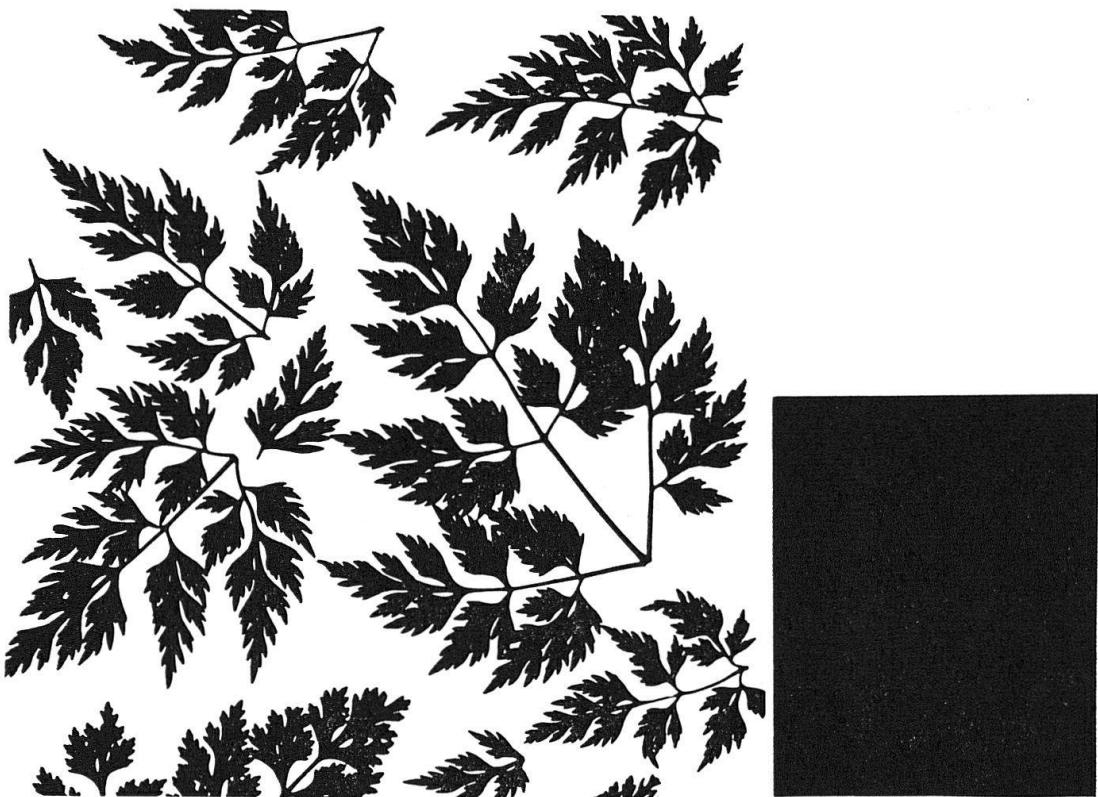


Abb. 3 Muster einer Lichtpause zur photometrischen Flächenerfassung. (ca. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.)

fläche sowohl für den Schwarzton wie für den Weisston auszusparen. Die Abb. 3 zeigt eine solche Lichtpause.

Der Zeitaufwand bei der photometrischen Flächenerfassung ist gegenüber den Methoden der Messung einzelner Flächen gering. Jedoch fällt er bei der Bearbeitung von Hunderten bis Tausenden von Lichtpausen, wie sie bei der Oberflächenermittlung mehrerer Wiesenbestände anfallen, immerhin ins Gewicht, denn mit 10–15 Minuten muss einschliesslich der Mittelwerts- und Flächenberechnung für eine Lichtpause gerechnet werden.

c) Schätzskala

Für vergleichende Untersuchungen ist also ein noch schnelleres Auswertungsverfahren wünschenswert. Ein solches wurde während der Arbeiten anhand des anfallenden Bildmaterials entwickelt. Da jede Lichtpause nur die Blattabbildungen einer einzigen Pflanzenart enthielt, konnte durch möglichst gleichmässige Verteilung der Blätter auf der gesamten Abbildungsfläche ein einheitlicher Deckungsgrad erzielt werden. Dieser wurde auf photometrischem Wege für alle Lichtpausen ermittelt. Dadurch gewinnt man von den vorkommenden Pflanzenarten Abbildungen verschieden dicht zusammengefügter Blätter, deren Deckungsgrad bekannt ist. Diese Bilder können dazu dienen, an anderen Lichtpausen durch visuellen Vergleich den unbekannten Deckungsgrad abzuschätzen. Dazu muss nicht unbedingt auf der Schätzvorlage die gleiche Pflanzenart abgebildet sein, die man schätzen will. Auch Blätter oder Pflanzenteile anderer Arten, die als zusammengefügte «Schattenrisse» eine ähnliche optische Wirkung haben, können in ihrer Gesamtdeckung abgeschätzt werden.

Wählt man eine Reihe von Arten aus, deren Lichtpausbilder sowohl bezüglich der Form der abgebildeten Einzelblätter als auch durch die Ineinanderfügung der oftmals gezackten oder tief eingeschnittenen Ränder zu bestimmten Schwarz-Weiss-Mustern sich stark unterscheiden, so kann eine Abbildungsserie mit abgestuften Deckungsgraden hergestellt werden, die zur Schätzung für alle vorkommenden Arten verwendet werden kann. Aus dem vorliegenden Untersuchungsmaterial wurden folgende Pflanzenarten als Beispielhaft für besondere Blattformen ausgewählt:

<i>Filipendula ulmaria</i>	(grosse Flächen mit leicht ausgerandeten Umrissen)
<i>Taraxacum officinale</i>	(stark gelappte oder gezähnte Umrisse)
<i>Ranunculus repens</i>	(kleinere handförmige Blätter mit tief eingeschnittenen gezackten Rändern)
<i>Trifolium repens</i>	(kleine rundliche Blattformen mit glatten Rändern)
<i>Lathyrus pratensis</i>	(kleine Blättchen, noch mit Stengelteilen verbunden)
<i>Anthriscus silvestris</i>	(weit ausgebreitete gefiederte Blätter ohne grosse Flächen-deckung)

Phalaris arundinacea (breitblättriges Gras, auch für lanzettliche Kräuterblätter gültig)
Arrhenatherum elatius (mittelbreites Grasblatt)
Poa trivialis (schmales Grasblatt)

Die jeweils ausgewählten Deckungsgrade für die Schätzskalen entsprechen der natürlichen Verteilungsmöglichkeit der Pflanzenblätter auf den Lichtpausen; sie sind naturgemäß bei den verschiedenen Arten unterschiedlich. Vier bis fünf von 5% zu 5% abgestufte Deckungsgrade wurden für jede Serie hergestellt. Die Schätzskalen sind in Abb. 4 in verkleinertem Massstab wiedergegeben³.

Zur Schätzung wird die Serie ausgewählt, die entweder die zu untersuchende Art enthält oder ihr im Gesamteindruck am besten entspricht. Leicht lassen sich anhand der Skalen die beiden Deckungsgrade erkennen, zwischen denen das gesuchte Bild liegt. Bei entsprechender Einübung ist eine Interpolation zwischen diesen Werten sehr wohl möglich. Daraus ergibt sich, dass der Genauigkeitsgrad dieser Schätzmethode relativ hoch liegt. Die Abweichungen von exakt gemessenen Werten betragen im allgemeinen weniger als 3%.

Die Schätzungen wurden probeweise auch von anderen Personen vorgenommen. Dabei ergaben sich schon nach kurzer Übung recht gute Genauigkeitsgrade: Die Abweichungen von den exakten Messwerten betragen in mehr als 50% der Fälle weniger als 1%. Nur 10% der Fälle brachten Abweichungen von 4–6%. Es spielte auch keine Rolle, ob die gleichen oder andere Arten, als auf der Serie abgebildet sind, zur Schätzung vorlagen, wenn nur Form und Größe der abgebildeten Pflanzenblätter und das damit verbundene «Muster» der Zwischenräume eine ähnliche optische Wirkung hatten wie die Vorlagen. Ein solches Schätzverfahren ist offenbar ohne Bedenken den exakten Messmethoden an die Seite zu stellen und hat ihnen gegenüber den Vorteil eines unvergleichlich geringeren Zeit- und Apparate-Aufwandes.

Ist das zu bewältigende Untersuchungsmaterial noch umfangreicher und können die Genauigkeitsansprüche etwas geringer gehalten werden, so lässt sich das Schätzverfahren sogar an frischen Pflanzenblättern statt an Abbildungen anwenden. Die Blätter müssen in ähnlicher Anordnung wie auf den Schätzvorlagen auf weißem Untergrund ausgebreitet und – falls sie sich rollen oder wellen sollten – mit einer Glasplatte bedeckt werden. Besonders grosse Blätter wie die von *Cirsium oleraceum* oder *Phragmites communis* können auf diese Weise geschätzt werden, während man sie zur Abbildung auf DIN A4-Format teilweise zerschneiden müsste. Jedoch ist eine gründlichere Einübung – am besten durch Vergleich von Schätzungen an frischem und an Lichtpausenmaterial von demselben Objekt – erforderlich. Da die Blattflächen der Objekte grün, die der Schätzvorlagen hingegen schwarz sind, ist es günstig, sich beim Schätzen mehr auf die weißen Zwischenräume zu konzentrieren. Am leichtesten gelingt die Schätzung bei einem Deckungsgrad von annähernd 50%, d.h. wenn die weißen Zwischenräume etwa die Hälfte ausmachen.

³ Wer das Schätzverfahren selbst anwenden möchte, kann die Schätzskalen als Lichtpause (100 × 190 cm), auf der die Pflanzenblätter in natürlicher Größe abgebildet sind, beim Geobotanischen Institut der ETH in Zürich, Zürichbergstr. 38, gegen Erstattung der Selbstkosten beziehen.

d) Messung der Stengeloberflächen

Für die Messung der Oberflächen gewölbter Pflanzenorgane – in der Hauptsache der Stengel oder der die Stengel umhüllenden Blattscheiden bei Gräsern – konnte auf das Ausmessen der Durchmesser nicht verzichtet werden. Jedoch wurde die Längenmessung und vor allem die aufwendige Berechnung der Oberflächen durch ein Ableseverfahren ersetzt. Von der zu diesem Zweck hergestellten Tabelle ist in Abb. 5 ein Ausschnitt gezeigt, um die Ablesetechnik zu demonstrieren⁴.

Durch-messer in mm	Kanten-abstand in mm		O b e r f l ä c h e n in mm ²							
	○	△	□	120	240	360	480	600	720	
	4,00	3,80	3,60	3,40	3,20	3,00	2,80	2,60	2,40	
3,82	4,00	3,80	3,60	3,40	3,20	3,00	2,80	2,60	2,40	
3,63	3,80	3,60	3,40	3,20	3,00	2,80	2,60	2,40	2,20	
3,44	3,60	3,40	3,20	3,00	2,80	2,60	2,40	2,20	2,00	
3,25	3,40	3,20	3,00	2,80	2,60	2,40	2,20	2,00	1,80	
3,06	3,20	3,00	2,80	2,60	2,40	2,20	2,00	1,80	1,60	
2,86	3,00	2,80	2,60	2,40	2,20	2,00	1,80	1,60	1,40	
2,67	2,80	2,60	2,40	2,20	2,00	1,80	1,60	1,40	1,20	
2,48	2,60	2,40	2,20	2,00	1,80	1,60	1,40	1,20	1,00	
2,29	2,40	2,20	2,00	1,80	1,60	1,40	1,20	1,00	0,80	
2,10	2,20	2,00	1,80	1,60	1,40	1,20	1,00	0,80	0,60	
1,91	2,00	1,80	1,60	1,40	1,20	1,00	0,80	0,60	0,40	
1,72	1,80	1,60	1,40	1,20	1,00	0,80	0,60	0,40	0,20	
1,53	1,60	1,40	1,20	1,00	0,80	0,60	0,40	0,20	0,00	
1,34	1,40	1,20	1,00	0,80	0,60	0,40	0,20	0,00	0,00	
1,15	1,20	1,00	0,80	0,60	0,40	0,20	0,00	0,00	0,00	
0,95	1,00	0,80	0,60	0,40	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	
0,76	0,80	0,60	0,40	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
0,57	0,60	0,40	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
0,38	0,40	0,30	0,20	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
0,19	0,20	0,15	0,10	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
				1	2	3	4	5	6	
				Länge in cm im Maßstab 1 : 1						

Abb. 5. Ausschnitt aus der Ablesetabelle für die Oberflächen runder, drei- und vierkantiger Stengel. Das abgebildete Stück eines runden Stengels hat eine Oberfläche von etwa 150 mm

Am linken Rand der Tabelle sind in senkrechter Kolonne die Durchmesser aufgeführt. Die Längen sind im Massstab 1 : 1 horizontal aufgetragen. Die Stengeldurchmesser werden zuvor mit einer Schublehre bestimmt. Bei kleinen und gleichmäßig dicken Stengeln genügt es, den mittleren Durchmesser für den ganzen Stengel zu ermitteln; längere Stengel werden in entsprechende Abschnitte zerlegt. Jeder Stengel oder Stengelabschnitt wird in der dem mittleren Durchmesser zugehörigen Zeile auf die Tabelle gelegt (diese ist zweckmäßig durch aufgeklebte Landkartenfolie gegen Feuchtigkeit geschützt).

⁴ Wer das Messverfahren anwenden möchte, kann eine Lichtpause der vollständigen Tabelle beim Geobotanischen Institut in Zürich gegen Erstattung der Selbstkosten beziehen.

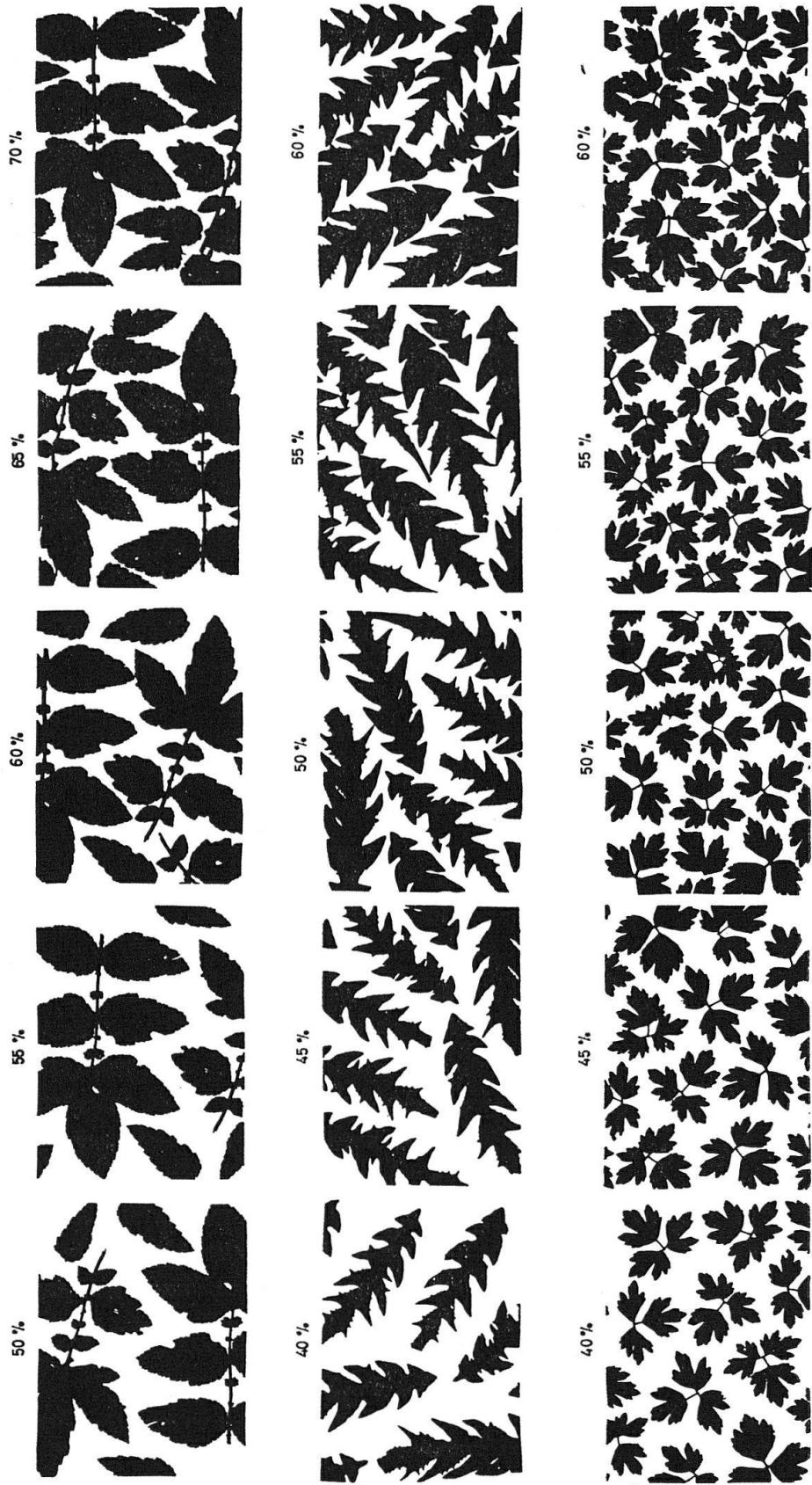


Abb. 4. Schätzskalen zur Erfassung der Blattflächen (Deckungsgrade in %, ca. $1/5$ nat. Gr.)
Oben: *Filiipendula ulmaria*, Mitte: *Taraxacum officinale*, Unten: *Ranunculus repens*.

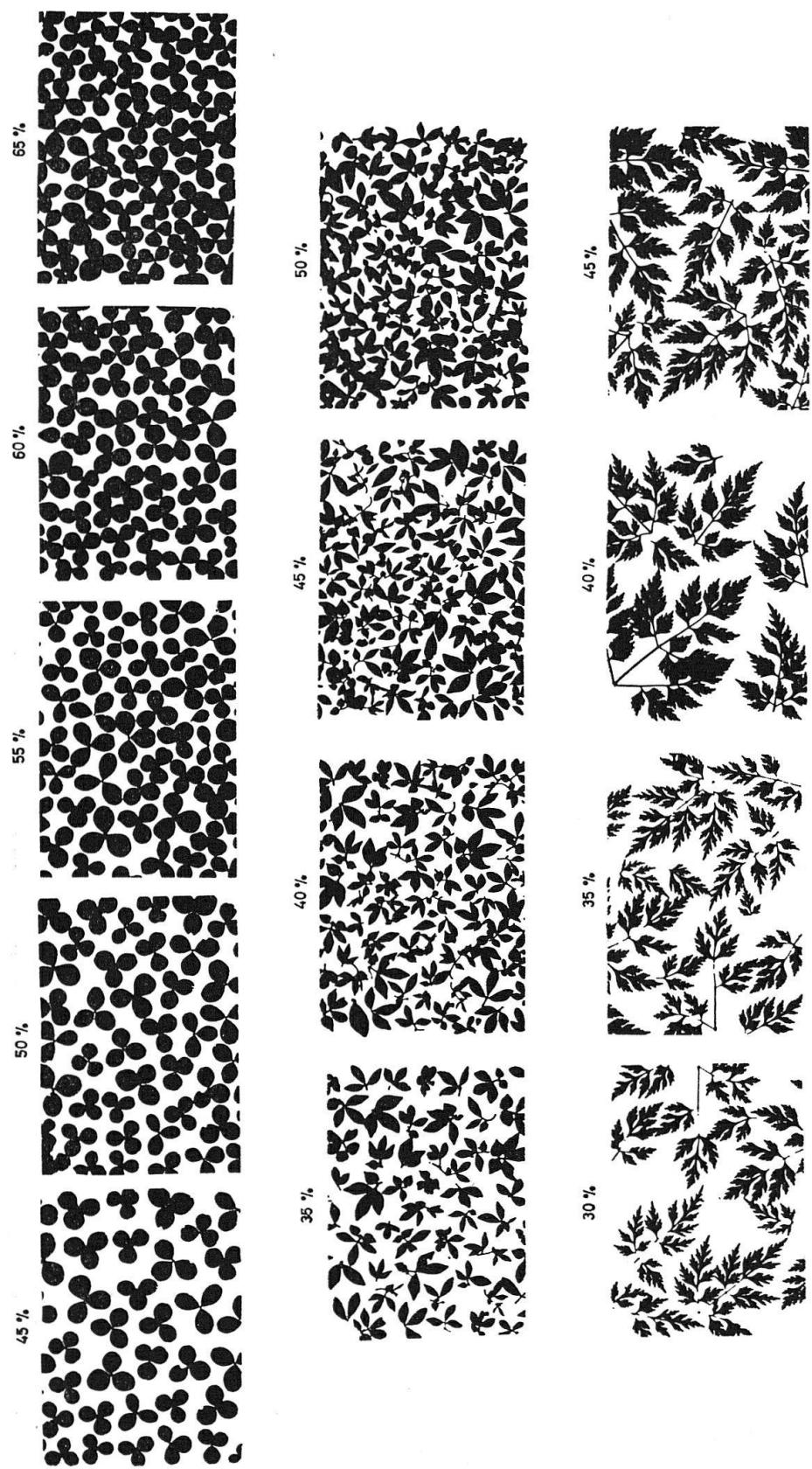


Abb. 4 b. Schätzskalen
Oben: *Trifolium repens*, Mitte: *Lathyrus pratensis*, Unten: *Anthriscus silvestris*.

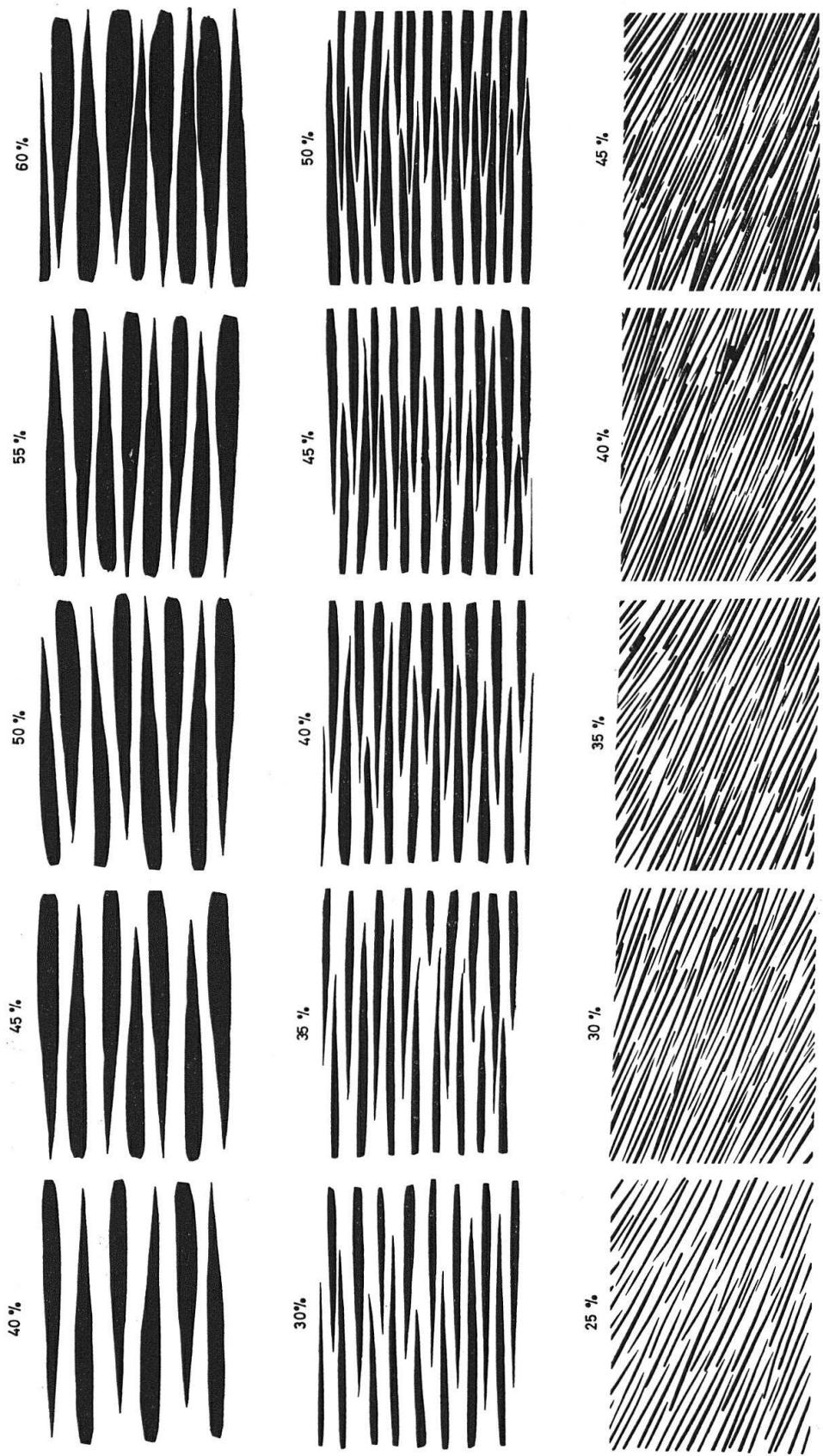


Abb. 4c. Schätzskalen
Oben: *Phalaris arundinacea*, Mitte: *Arrhenatherum elatius*, Unten: *Poa trivialis*.

Die Oberfläche lässt sich nun unmittelbar ablesen (vgl. Abb. 5). Der Tabellenwert gilt jeweils für volle Zentimeter; ist, wie auf der Skizze, der Stengel etwas kürzer, so muss mit Hilfe des nächstniedrigeren Wertes (links davon) interpoliert werden.

Um die Tabelle auch für drei- oder vierkantige Stengel nutzbar zu machen, sind diejenigen Kartenabstände, die den Längen und Oberflächen jeder Zeile zuzuordnen sind, in zusätzlichen Kolonnen am linken Rand aufgeführt. Auch die Oberflächen von Blattscheiden und anderen langgestreckten gewölbten Organen können mit Hilfe der Tabelle erfasst werden, sogar solche mit ovalen Querschnitten, indem man zuvor zwischen dem längeren und dem kürzeren Durchmesser interpoliert.

II. Technik der Probenahme und Bearbeitung

Die in Abschn. B I ausführlich dargestellte Messmethodik ist geeignet, die Oberflächen der Assimilationsorgane von Pflanzengemeinschaften, in denen viele Arten in unterschiedlichem und innerhalb desselben Bestandes oft wechselndem Mengenverhältnis vorkommen, einheitlich und rationell zu ermitteln. Naturgemäß können aber selbst mit der rationellsten Methode nicht die Blatt- und Stengeloberflächen ganzer Wiesenbestände vermessen werden; dazu ist die Beschränkung auf repräsentative Probenanteile notwendig.

Die Entscheidung über die notwendige Mindestgrösse dieser Proben ist nicht leicht zu treffen. Für Produktivitätsermittlungen von Wiesen ist der Bewuchs über 1 m² Bodenfläche die Mindestprobe, die als repräsentativ für den ganzen Bestand gelten kann; meist werden mehrere Parallelproben dieser Grösse an verschiedenen Stellen entnommen. Entsprechend wäre hier die Aufgabe, von jedem Bestand mehrere Proben über je 1 m² Bodenfläche zu entnehmen und ihre Oberflächen zu vermessen. Wegen der Vergleichbarkeit müsste die Entnahme an einem und demselben Tage geschehen. Sollen darüber hinaus die für mehrere Bestände ermittelten Werte miteinander vergleichbar sein, so muss die Probenahme im gleichen, und zwar möglichst im optimalen Entwicklungszustand der Wiesen erfolgen; das bedeutet, dass alle Probeflächen ungefähr zum gleichen Zeitpunkt kurz vor der Mahd zu bearbeiten wären. Dafür ist die völlige Vermessung der Oberflächen, die über mehreren m² Bodenfläche entwickelt wurden, zu zeitraubend. Der Umweg über gewichtsmässige Bestimmungen ausser den Messungen ist also unvermeidlich. Er kann auf drei verschiedenen Wegen erfolgen:

1. Man entnimmt die gesamte Pflanzenmasse über 1 m² Bodenfläche, bestimmt sofort das Frischgewicht und trennt dann mehrere gewichtsgleiche Proben ab, deren Mindestgrösse experimentell zu ermitteln ist. Ihre Oberflächen werden gemessen. Aus den Gewichten der vermessenen Proben und dem Gesamtgewicht des Schnittes errechnet sich die Gesamtoberfläche.
2. Die gesamte Pflanzenmasse über 1 m² Bodenfläche wird nach dem Schnitt in Arten sortiert. Von jeder Art werden mehrere kleinere Anteile in Blätter und Stengel getrennt und deren Flächen gemessen. Die Gewichte der gemessenen und der übrigen Anteile jeder Art dienen zur Errechnung der Gesamtoberflächen.
3. Man entnimmt in mehreren Parallelen an verschiedenen Stellen des Bestandes den Bewuchs über kleineren Einheiten der Bodenfläche (etwa 1/10, 1/50 oder 1/100 m²) und misst dessen Oberflächen und Trockengewichte. Ausserdem entnimmt man mehrere grössere Proben nur zum Wägen, etwa 4 Proben über je 1/4 m², besser 4 Proben über je 1 m² Bodenfläche an verschiedenen Stellen des Bestandes. Der Gewichtsvergleich dient zur Ermittlung der Gesamtoberflächen.

Jeder der genannten Wege hat Vorzüge und Nachteile, die zum Teil schon theoretisch vorauszusehen sind, sich zum Teil erst bei der Bearbeitung ergeben. Da in der Literatur vor allem für Wiesen kaum Angaben methodischer Art bezüglich der Oberflächenermittlung ganzer Bestände vorliegen, konnte vor Beginn der Untersuchung nicht entschieden werden, welcher Weg der beste ist. Deshalb wurden die verschiedenen Möglichkeiten der Probennahme nebeneinander angewandt und von jeder die Genauigkeitsgrenzen experimentell ermittelt.

1. Gewichtsgleiche Proben

Die Prüfung der Brauchbarkeit dieser Entnahmetechnik erfolgte bei der Untersuchung von fünf Gräser-Monokulturen, die aus einem anderen Versuch im Anzuchtgarten Hamburg-Alsterdorf zur Verfügung standen. Es handelte sich um die Arten *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis*, *Bromus erectus* und *Poa trivialis*. Sie waren unmittelbar nebeneinander in zwei Serien mit unterschiedlichem Humusanteil in der Bodenaufschüttung ausgesät und wurden im Juni 1956 untersucht. Von jeder Art jeder Serie wurde der Bewuchs über 1/2 m² Bodenfläche geschnitten. Die davon zur Messung abgezweigten Proben (je 4 Parallelen) enthielten je 1/100 des Gesamtfrischgewichtes. Die Messergebnisse der Oberflächenermittlung zeigt die Tab. 1.

Die Streuung der Werte, ausgedrückt als Maximalabweichung vom Mittelwert der vier Parallelen, ist zum Teil recht erheblich. Die Anzahl oder Grösse der Proben war also zu gering für gültige Aussagen über die Gesamtoberflächen. Deshalb wurde an einem anderen Beispiel eine grössere Zahl von Proben ausgewertet, nämlich zwölf Proben von je 1/100 des Gesamtfrischgewichtes von einem Schnitt über 1/2 m² Boden. Es handelt sich um die Art *Arrhenatherum elatius* aus Serie B. In Tab. 2 sind zunächst die Oberflächen

Tab.1. Oberflächen von 36 gewichtsgleichen Proben von je $1/200$ des Bewuchses über 1 m^2 Bodenfläche.

1 Fläche der Stengel	2 Fläche der Blätter	Serie A			Serie B		
		3 Flächen- summe	4 Durchschnitt der Flächen- summen in cm^2 (und Maximal- abweichung) in %	1 Fläche der Stengel	2 Fläche der Blätter	3 Flächen- summe	4 Durchschnitt der Flächen- summen in cm^2 (und Maximal- abweichung) in %
<i>Arrhenatherum elatius</i>	164 194 206 224	164 170 170 159	328 364 376 383	363 (9%)	300 328 358 407	150 139 164 204	450 467 522 614
<i>Dactylis glomerata</i>	100 99 112 130	145 176 176 201	245 275 288 331	285 (16%)	129 129 150 167	214 220 208 281	343 349 358 448
<i>Alopecurus pratensis</i>	184 218 200 172	181 164 277 327	365 382 477 499	431 (16%)	141 166 160 208	120 121 144 153	375 (19%)
<i>Bromus erectus</i>	274 273 259 238	140 319 467 502	414 592 726 740	618 (33%)	248 207 223 230	264 288 318 334	261 287 304 361
<i>Poa trivialis</i>	356 441 498 453	153 278 244 307	509 719 742 760	682 (25%)	*		482 495 541 564

* Die Oberflächen von *Poa trivialis* in Serie B konnten nicht mehr ermittelt werden, da der Bestand sein Optimum bereits überschritten hatte. So konnten die zarten *Poa*-Blätter in vergilbtem Zustand nicht mehr einwandfrei abgebildet werden.

Tab.2. Oberflächen von 12 gewichtsgleichen Proben von je $1/200$ des Bewuchs über 1 m^2 Bodenfläche.

	1 Fläche der Stengel in cm^2	2 Fläche der Blätter in cm^2	3 Flächen- summe in cm^2	4 Zusammen- fassung von je 3 Proben Flächen- summe in cm^2	5 Zusammen- fassung von je 6 Proben Flächen- summe in cm^2
<i>Arrhenatherum elatius</i>	407	204	611		
	328	139	467	1528	
	300	150	450		
	358	164	522		2935
	305	90	395	1407	
	345	145	490		
	294	195	489		
	385	103	488	1377	
	306	94	400		
	360	108	468		2847
	342	120	462	1470	
	376	164	540		
Durchschnitt der Flächensummen in cm^2 : (Maximalabweichung in %):		482 (27%)	1445 (5,7%)	2891 (1,5%)	

jeder Einzelprobe angeführt, dann aber zusätzlich die Flächensummen von je drei bzw. je sechs Proben zusammengefasst.

Es zeigt sich deutlich eine Abnahme der Streuung bzw. der Maximalabweichungen bei Erhöhung der Probengröße. Damit konnte für dieses Beispiel nachgewiesen werden, dass gewichtsgleiche Proben von $1/30$ des Gesamtbewuchs über 1 m^2 Bodenfläche sich untereinander bezüglich der Oberflächen kaum noch unterscheiden.

Wenn hieraus jedoch geschlossen werden soll, dass die ermittelten Oberflächen für den Gesamtbewuchs repräsentativ sind, so muss ausserdem in den Proben das Verhältnis zwischen Stengelanteil und Blattanteil konstant und für den gesamten Bestand repräsentativ sein. Eine Verschiebung dieses Verhältnisses kann sich bei der Entnahme gewichtsgleicher Kleinproben erheblich auswirken, weil die Blätter im Vergleich zur Fläche viel weniger wiegen als die meisten Stengel. Für die Proben der Tab.2 wurden die prozentualen Gewichtsanteile an Stengeln und Blättern berechnet, sie sind in Tab.3 zusammengestellt.

An der Abnahme der Streuung bzw. Maximalabweichung (vgl. unterste Zeile der Tab.3) zeigt sich, dass erst bei den grösseren Probenmengen der

Tab.3. Gewichtsverhältnis von Stengel- und Blattanteilen der Proben aus Tab.2.

	Einzelproben		Zusammenfassung von je 3 Proben		Zusammenfassung von je 6 Proben	
	Stengel- anteil in %	Blatt- anteil in %	Stengel- anteil in %	Blatt- anteil in %	Stengel- anteil in %	Blatt- anteil in %
<i>Arrhenatherum elatius</i>	85,0	15,0				
	87,5	12,5	87,0	13,0		
	88,5	11,5				
	89,4	10,6			88,2	11,8
	91,6	8,4	89,4	10,6		
	86,9	13,4				
	81,6	18,4				
	90,0	10,0	87,4	12,6		
	91,9	8,1				
	90,9	9,1			88,6	11,4
	90,8	9,2	89,8	10,2		
	87,7	12,3				
Durchschnitt	88,4	11,6	88,4	11,6	88,4	11,6
Maximal- abweichung (%)	7,8	59,5	1,6	12,1	0,2	1,7

jeweilige Anteil an Blatt- und Stengelsubstanz sich den Mittelwerten genügend annähert. Es ist also notwendig, entweder solche grösseren Proben auszumessen oder das für den gesamten Bewuchs gültige Verhältnis zwischen Blattanteil und Stengelanteil vorher durch Gewichtsvergleich grösserer Proben zu ermitteln.

Will man die gleiche Entnahmetechnik bei Mischbeständen anwenden, so ergibt sich eine neue Schwierigkeit durch die Grössenunterschiede zwischen den vorkommenden Arten. Unter Umständen ist eine einzelne Pflanze schon um vieles grösser als die Proben in den gezeigten Beispielen. Wie sich dies schon in artenarmen Pflanzengemeinschaften auswirkt, konnte an einem Schlankseggenried in der Bille-Niederung bei Wohltorf festgestellt werden. Hier bestritten zwei Arten nahezu 100% des Artenbestandes: *Carex gracilis* und *Filipendula ulmaria*. An zwei Stellen des Bestandes mit fast ausschliesslichem Bewuchs von *Carex gracilis* und an zwei anderen mit etwa 50% Massenanteil von *Filipendula* wurde der Schnitt über je $1/2$ m² Bodenfläche entnommen. Daraus wurden je vier gewichtsgleiche Teilproben von $1/50$ des Frischgewichtes abgezweigt. Da die Einzelindividuen von *Filipendula ulmaria* erheblich mehr wogen, wurden jeweils kleinere Zweige mit einem Teil des Hauptstengels vereinigt. Die prozentuale Gewichtsverteilung von Blatt- und Stengelanteilen der Proben sind in Tab.4 aufgeführt.

Tab. 4. Gewichtsverhältnis von Stengel- und Blattanteilen von Proben aus einem Schlankseggenried, je 1/100 des Bewuchses über 1 m² Bodenfläche.

1. Kleinfazies		<i>Carex gracilis</i>				<i>Filipendula ulmaria</i>			
2. Schnitprobe	A	A	a	a	B	B	b	b	
	Stengel- anteil in %	Blatt- anteil in %	Stengel- anteil in %	Blatt- anteil in %	Stengel- anteil in %	Blatt- anteil in %	Stengel- anteil in %	Blatt- anteil in %	
3. Einzelproben von je 1/100 des Bewuchses über 1 m ² Bodenfläche	32,7 22,2 34,0 27,5 29,1 24,1	67,3 77,8 66,0 72,5 70,9 9,7	31,0 34,2 24,7 34,2 31,0 20,3	69,0 65,8 75,3 65,8 69,0 9,1	47,8 41,3 31,5 37,4 39,5 21,0	52,2 58,7 68,5 62,6 60,5 13,7	50,5 55,2 51,4 18,5 43,9 58,0	49,5 44,8 48,6 81,5 56,1 45,2	
4. Durchschnitt der 4 Proben									
5. Maximalabweichung vom Durchschnitt in %									
6. Mittelwerte für jede Fazies	30,1 3,0		69,9 1,3		41,7 5,5		58,3 3,8		
7. Mittlere Abweichung in %									

Wie zu erwarten war, sind die Abweichungen von den Mittelwerten bei der *Filipendula*-Fazies grösser, vor allem bei den Einzelproben des Schnittes b. Aber auch nach Zusammenfassung von vier Proben streuen die Werte noch um etwa 5 %. Das Verhältnis von Stengel- und Blattanteil ist (zumindest bei *Filipendula*) bei Proben von $1/25$ des Bewuchses über 1 m^2 Bodenfläche noch nicht repräsentativ, vermutlich auch dann nicht, wenn die Proben von vornherein in dieser Grösse entnommen würden.

Ob die gleichen Proben auch bezüglich ihrer Oberflächen in ähnlicher Weise streuen, ist aus Tab. 5 zu ersehen.

Die grösste Abweichung findet sich wiederum im Schnitt b der *Filipendula*-Fazies. Es handelt sich um die Probe, deren Gewichtsanteil an Blattsubstanz (vgl. Tab. 4) abweichend hoch war, sie zeigt in Tab. 5 naturgemäss die grösste

Tab. 5. Oberflächen von 16 gewichtsgleichen Proben von je $1/100$ des Bewuchses über 1 m^2 Bodenfläche. Schlankseggenried, Bille-Niederung.

1	2	3	4	5	6	7
Einzelproben, je $1/100$ des Bewuchses über 1 m^2 Bodenfläche						
Kleinfazies	Schnitt- probe	Stengel- flächen in cm^2	Blatt- flächen in cm^2	Flächen- summe in cm^2	Durch- schnitt der Flächen- summen	Maximal- ab- weichung in %
<i>Carex gracilis</i>	A	288	574	862		
		164	755	919		
		104	895	999	946	8,9
		216	788	1004		
	a	216	615	831		
		198	702	900		
		130	826	956	915	9,2
		126	847	973		
<i>Filipendula ulmaria</i>	B	152	731	883		
		116	862	978		
		100	893	993	971	9,1
		94	926	1020		
	b	88	867	955		
		88	872	960		
		56	975	1031	1054	20,7
		62	1210	1272		
Zusammengefasste Proben, je $1/25$ des Bewuchses über 1 m^2 Bodenfläche						
<i>Carex gracilis</i>	A	772	3012	3784	3722	1,7
	a	670	2990	3660		
<i>Filipendula ulmaria</i>	B	462	3412	3874	4046	4,3
	b	294	3924	4218		

Oberfläche. Bei *Filipendula* ist auch für die Oberflächenbestimmung die benutzte Probengrösse zu gering im Verhältnis zur Grösse der Einzelpflanzen.

Solche floristisch bedingten Schwierigkeiten treten in verstärktem Masse bei gemischten Beständen mit grösserem Artenreichtum auf, besonders dann, wenn die Grösse der Pflanzenindividuen sehr unterschiedlich ist, wenn z.B. *Cirsium oleraceum* oder *Angelica silvestris* neben *Festuca rubra* oder *Poa trivialis* vorkommen. Bei den hier notwendigen Probenmengen wäre das Ausmessen der Oberflächen von gewichtsgleichen Grasanteilen viel zu zeitraubend. So wurden z.B. in einer Probe über $1/8 \text{ m}^2$ Bodenfläche neben einzelnen Exemplaren von *Cirsium oleraceum* und 135 Trieben breitblättriger Gräserarten 471 Triebe von *Festuca rubra* gezählt. Für solche Fälle ist eine andere Methode der Probenahme vorzuziehen.

2. Proben von jeder vorkommenden Pflanzenart

Um die Genauigkeitsgrenzen dieser Methode zu prüfen, wurden bei den vorliegenden Untersuchungen zu allen ausgemessenen Blatt- und Stengelanteilen die zugehörigen Trockengewichte ermittelt. Die Proben wurden nach der Messung zunächst luftgetrocknet, anschliessend 48 Std. lang bei 105 °C im Trockenschrank nachgetrocknet und unmittelbar nach Herausnahme gewogen. Aus Oberflächen und Trockengewichten wurde für jede Probe die Relation errechnet, sie wird ausgedrückt in cm^2 Oberfläche je g Trocken Gewicht. Für Blätter wurde das einseitige Flächenmass genommen, für alle gewölbten Organe die gesamte äussere Oberfläche. So wurden bei den Grasartigen die den Stengel umhüllenden Blattscheiden voll bewertet, ihr Gewicht wurde allerdings bei den Stengelgewichten mit erfasst. Alle Werte für jede Art in den verschiedenen Untersuchungsbeständen sind in Tab. 6 zusammengestellt.

Die Flächen-Gewichts-Relationen für die verschiedenen Arten sind sehr unterschiedlich, vor allem bei den Blättern. Die Werteskala beginnt sowohl bei den Gräsern als auch bei den Kräutern in etwa gleicher Höhe, sie reicht aber bei den Kräuterblättern erheblich höher. Die höchsten Werte werden von den hygromorphen Schattenpflanzen im Unterwuchs erreicht. Bei Gräsern wurden in mehreren Fällen (sie sind in Tab. 6 nicht gesondert aufgeführt) abweichend niedrige Werte bei den Blättern der Blüten sprosse gefunden; diese sind stärker dem Licht ausgesetzt und dürften daher mehr xeromorphen Charakter haben.

Aus methodischen Gründen wichtig ist die Beobachtung, dass die Werte bei derselben Art in verschiedenen Beständen teilweise recht unterschiedlich sind. Dies ergibt sich möglicherweise aus den verschiedenen Erntezeitpunkten der Probeflächen (andere Monate, verschiedene Jahre). Aber auch die Stand-

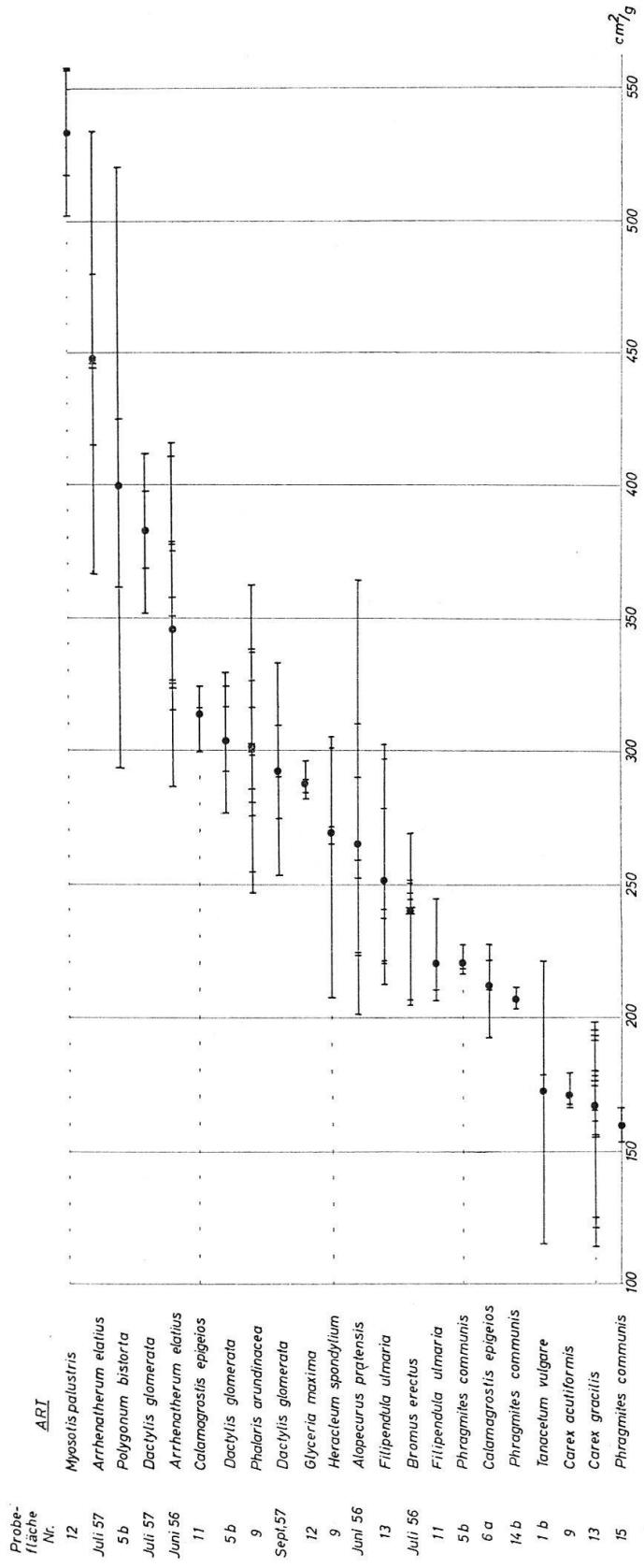


Abb. 6. Flächen-Gewichts-Relationen von Blättern einiger Wiesenpflanzen.

Tab. 6. Flächen-Gewichts-Relationen der untersuchten Arten in cm² je g Trockengewicht

Art	Probe- fläche Nr.	Ernte- datum	Blätter cm ² /g	Stengel cm ² /g
Riedgräser				
<i>Carex fusca</i>	10	2.9.56	152	
<i>Carex gracilis</i>	13	3.8.56	166	
<i>Carex acutiformis</i>	9	16.8.63	171	
Gräser				
<i>Phragmites communis</i>	15	13.8.63	160	45
	14/2	3.9.63	207	38
	5 b	17.7.63	220	37
<i>Calamagrostis epigeios</i>	6 b	9.8.63	166	65
	6 a	30.7.60	212	61
	5 b	17.7.63	224	54
	3	3.9.63	231	54
	2	24.6.60	271	80
<i>Bromus erectus</i>	Monokultur	12.7.56	231	68
<i>Alopecurus pratensis</i>	Monokultur	5.7.56	239	100
<i>Phalaris arundinacea</i>	15	13.8.63	257	55
	9	16.8.63	301	65
	6 b	9.8.63	272	51
<i>Glyceria maxima</i>	12	16.8.56	288	72
<i>Arrhenatherum elatius</i>	4 I	23.6.59	226	104
	8/2	25.8.59	228	102
	8/1	12.6.59	235	118
	3	3.9.63	244	137
	2	24.6.60	309	135
	Monokultur	15.6.56	345	108
			359	86
	5 b	17.7.63	354	192
<i>Calamagrostis canescens</i>	11/1	20.7.63	313	196
<i>Dactylis glomerata</i>	Monokultur	30.6.56	256	121
		30.7.57	382	197
		5.9.57	292	141
	5 b	17.7.63	303	139
	3	3.9.63	335	251
<i>Agrostis alba</i>	12	16.8.56	350	180
<i>Poa trivialis</i>	Monokultur	20.7.56	388	129
	3	3.9.63	390	155
<i>Festuca rubra</i> var. <i>fallax</i>	8/1	12.6.59	383	
	8/2	25.8.59	440	

Art	Probe- fläche Nr.	Ernte- datum	Blätter cm /g	Stengel cm /g
Kräuter				
<i>Tanacetum vulgare</i>	1 b	9.8.63	172	41
	1 a	27.8.60	220	100
<i>Veronica longifolia</i>	6 b	9.8.63	192	29
	5 b	17.7.63	249	99
<i>Filipendula ulmaria</i>	11/2	16.8.63	220	37
	13	3.8.56	251	43
	9	16.8.63	265	51
<i>Heracleum sphondylium</i>	5 b	17.7.63	247	105
	9	16.8.63	268	81
<i>Trifolium repens</i>	3	3.9.63	367	
<i>Vicia cracca</i>	3	3.9.63	300	239
<i>Cirsium oleraceum</i>	9	16.8.63	317	144
	17	3.8.63	327	150
	5 b	17.7.63	336	
<i>Plantago lanceolata</i>	3	3.9.63	337	
<i>Achillea millefolium</i>	3	3.9.63	378	
<i>Polygonum bistorta</i>	5 b	17.7.63	399	
<i>Taraxacum officinale</i>	3	3.9.63	402	
<i>Anthriscus silvestris</i>	3	3.9.63	435	
<i>Ranunculus repens</i>	3	3.9.63	420	
	12	16.8.56	501	
<i>Angelica silvestris</i>	9	16.8.63	498	
<i>Myosotis palustris</i>	12	16.8.56	550	
<i>Equisetum arvense</i>	9	16.8.63	533	
	5 b	17.7.63	546	
	3	3.9.63	564	
	8/2	25.8.59	640	
<i>Glechoma hederacea</i>	3	3.9.63	624	
<i>Galium palustre</i>	12	16.8.56	660	
<i>Rumex acetosa</i>	3	3.9.63	662	

ortsgüte und der Lichtgenuss beeinflussen offenbar die Flächen-Gewichts-Relation. Bei der Art *Arrhenatherum elatius* z.B. haben die besseren Standorte im Heuckenlock (Probeflächen Nr. 2, 3 und 5) gegenüber den anderen Wiesen die höheren Werte. Keinesfalls dürfen also die bei einem Bestand ermittelten Zahlenwerte zur Berechnung der Oberflächen anderer Bestände benutzt werden.

Aber auch verschiedene Teilproben derselben Art im gleichen Bestand ergeben nicht immer die gleiche Relation. Dies sei für die Blätter einiger Arten an Hand einer graphischen Darstellung gezeigt (Abb. 6).

Die Grösse der Streuung – sichtbar am Abstand der Einzelpunkte von einander und vom Mittelwert – ist bei den gezeigten Arten sehr verschieden. Dabei hängt sie nicht etwa von der Grösse der benutzten Proben ab, deren Trockengewichte meist einige g betragen. Die besonders grosse Streuung bei *Polygonum bistorta* z.B. ist an Proben von je 7–8 g Trockengewicht ermittelt worden. Dagegen wurden bei *Phragmites communis* in der Probefläche 5b nur Proben von 1–2 g benutzt; trotzdem ist die Streuung ebenso gering wie bei den Proben der beiden anderen Probeflächen, die etwa 20 g Blattmaterial von *Phragmites* enthielten.

Es muss also vermutet werden, dass die Blätter mancher Arten einen relativ gleichmässigen Bau haben, der konstante Flächen-Gewichts-Relationen ermöglicht, während für andere Arten eine solche Relation kaum aufgestellt werden darf. Dies muss bei der Verwendung solcher Relationen stets zuvor an mehreren Teilproben geprüft werden.

Bei dieser Methode ist der Zeitaufwand, besonders in artenreichen Pflanzengemeinschaften, schon durch die Trennung des gesamten Schnittmaterials in einzelne Arten erheblich. Ausserdem ist die Trennung von Blatt- und Stengelanteil für manche Arten sehr mühsam. Deshalb wurde versucht, zusätzlich auch die Relation zu ermitteln, die sich ergibt, wenn man Blattflächen und Stengeloberflächen zusammen zu dem gesamten Trockengewicht der Probe in Beziehung setzt. Die auf diese Weise ermittelten Flächen-Gewichts-Relationen für einige Gräserarten sind in Tab. 7 gezeigt.

Hier ist ebenfalls die Streuung bei den einzelnen Arten recht unterschiedlich. Es fragt sich, inwieweit daran die Streuung der Einzelanteile oder das wechselnde Verhältnis von Stengel- und Blattanteil beteiligt sind. Dies konnte an einem Beispiel mit zwölf Proben von *Arrhenatherum elatius* geprüft werden; es wurden die Relationen der Blätter und der Stengel jeder Probe einzeln und ausserdem die Relationen der gesamten Proben errechnet. Zusätzlich wurden je drei bzw. sechs Proben zusammengefasst und die Relationen dieser grösseren Proben errechnet. Die Werte sind in Tab. 8 aufgeführt.

Die Tabelle bringt in der letzten Zeile die Mittelwerte mit Maximalabweichungen. Die Streuung der Werte von Spalte 3c (Relationen der Gesamtproben) ist nicht grösser als die der Spalten 1c und 2c. Die Gesamtrelation wird also von den wechselnden Gewichtsanteilen von Blättern und Stengeln in jeder Probe (vgl. Tab. 3) nicht beeinflusst. In den Spalten 4 und 5 zeigt sich wiederum der Vorteil grösserer Probenmengen. Bei Zusammen-

fassung von sechs Proben, d.h. bei Anteilen von etwa $1/30$ des Bewuchses über 1 m^2 Bodenfläche, ist die Abweichung vom Mittelwert in diesem Beispiel nur noch 0,7%. Messproben in dieser Größenordnung dürften also bei *Arrhenatherum elatius* genügen, um eine Flächen-Gewichts-Relation aufzustellen, bei der Blatt- und Stengelanteil zusammen erfasst werden können.

Ob für andere Arten eine ähnliche Größenordnung in Betracht kommt oder ob kleinere Proben genügen, kann an den Maximalabweichungen der Tab. 7 für vier andere Gräserarten abgeschätzt werden. Auch dort zeigt sich, dass die Streuung der Gesamtproben eher niedriger liegt als die der Blätter und der Stengel für sich. Die Zusammenfassung wirkt in gewisser Weise ausgleichend.

3. Proben über kleinen Bodenflächen

Diese Art der Entnahmetechnik geht von der Überlegung aus, dass die über einer bestimmten Bodenfläche entnommenen und völlig ausgewerteten Proben als der reale Bewuchs an dieser Stelle anzusprechen sind. Allerdings ist bei kleinen Flächen die durch die Wuchsform der Einzelpflanzen bedingte Variabilität der Bewuchsdichte besonders gross. So bilden Horst- und Rosettenpflanzen an den Stellen, wo sie wurzeln, besonders grosse Proben je Flächeneinheit Boden, während die Schnittproben in der Nachbarschaft kleiner sind. Ähnliches gilt für besonders grosse Einzelpflanzen wie *Cirsium oleraceum* oder *Angelica*; in solchen Fällen muss die Bodenfläche so gross gewählt werden, dass die Pflanzen nicht über sie hinausragen; die Proben werden dann besonders gross.

Der Vorteil dieser Entnahmetechnik liegt nun darin, dass nicht alle Proben die gleiche Grösse haben müssen. An grasreichen Stellen genügen meist sehr viel kleinere Bodenflächen zur Erzielung von Repräsentativproben. Die floristischen Unterschiede innerhalb der Wiesenbestände können also bei der Auswahl der Probenstellen und der Probengrössen weitgehend berücksichtigt werden. Die Umrechnung auf den Gesamtbestand erfolgt stets durch den Gewichtsvergleich der gemessenen Proben mit grossen Schnittproben, die zusammenhängend über 1 m^2 Bodenfläche entnommen werden. Auch von letzteren sind mehrere Parallelen an verschiedenen Stellen des Bestandes zweckmässig.

Zur Feststellung der notwendigen Mindestgrösse der Proben mag zunächst ein Vergleich der Trockengewichte von Proben über einer Bodenfläche von je 100 cm^2 dienen. In Tab. 9 sind die Trockengewichte der gemessenen Proben von fünf untersuchten Wiesen zusammengestellt. In jedem Bestand wurden Stellen mit Dominanz verschiedener Kräuter oder Grasartiger als sog. «Kleinfazies» gesondert entnommen. Dabei wurden besonders die

Tab. 7. Flächen-Gewichts-Relationen von 5 Gräserarten.

		1			
		a Fläche der Stengel in cm ²	b Trocken- gewicht in g	c Fläche pro g Trocken- gewicht in cm ²	d Durchschnitt der Relationen (Spalte c) (u. Maximal- abweich. in %)
<i>Arrhenatherum elatius</i>	A	164	2,18	75	
		194	2,13	91	86
		206	2,68	77	(16%)
		224	2,24	100	
	B	300	3,21	94	
		328	3,03	108	111
		358	3,26	110	(19%)
		407	3,07	132	
<i>Dactylis glomerata</i>	A	100	1,08	93	
		99	1,01	98	121
		112	0,67	167	(38%)
		130	1,03	126	
	B	129	1,57	82	
		129	2,19	59	83
		150	2,07	73	(43%)
		167	1,40	119	
<i>Alopecurus pratensis</i>	A	184	1,45	127	
		218	1,81	120	137
		200	1,30	154	(12%)
		172	1,16	148	
	B	141	1,34	105	
		166	2,38	70	100
		160	1,30	123	(30%)
		208	2,03	102	
<i>Bromus erectus</i>	A	274	3,84	71	
		273	3,18	86	89
		259	2,85	91	(21%)
		238	2,25	106	
	B	218	3,04	72	
		207	3,51	59	68
		223	3,49	64	(13%)
		230	2,98	77	
<i>Poa trivialis</i>	A	356	3,12	114	
		441	3,48	127	129
		498	3,76	132	(12%)
		453	3,11	146	

2				3			
a Fläche der Blätter in cm ²	b Trocken- gewicht in g	c Fläche pro g Trocken- gewicht in cm ²	d Durchschnitt der Relationen (Spalte c) (u. Maximal- abweichung in %)	a Flächen- summe in cm ²	b Trocken- gewicht in g	c Fläche pro g Trocken- gewicht in cm ²	d Durchschnitt der Relationen (Spalte c) (u. Maximal- abweichung in %)
164	0,39	420		328	2,57	128	
170	0,51	333	359	364	2,64	138	132
170	0,54	315	(17%)	376	3,22	117	
159	0,43	370		383	2,67	143	
150	0,42	357		450	3,63	124	
139	0,43	323	372	467	3,46	135	142
164	0,38	432	(16%)	522	3,64	143	
204	0,54	378		611	3,61	169	
145	0,48	302		245	1,56	157	
176	0,74	238	256	275	1,75	157	174
176	0,87	202	(24%)	288	1,54	187	
201	0,71	283		331	1,74	190	
214	0,72	297		343	2,29	150	
220	0,94	234	254	349	3,13	111	134
208	0,65	321	(36%)	358	2,72	132	
281	1,72	163		448	3,12	144	
181	0,72	252		365	2,17	168	
164	0,45	364	299	382	2,26	168	191
277	0,95	291	(22%)	477	2,25	212	
327	1,13	289		499	2,29	218	
120	0,54	222		261	1,88	139	
121	0,39	310	241	287	2,77	104	132
144	0,62	232	(29%)	304	1,92	158	
153	0,76	201		361	2,79	129	
140	0,57	246		414	4,41	94	
319	1,27	251	246	592	4,45	133	138
467	1,94	241	(2%)	726	4,79	151	
502	2,04	247		740	4,29	173	
264	0,98	269		482	4,02	120	
288	1,41	204	231	495	4,92	101	114
318	1,30	245	(16%)	541	4,79	113	
334	1,62	206		564	4,60	123	
153	0,43	355		509	3,55	143	
278	1,21	230	391	719	4,69	153	168
244	0,49	500	(41%)	742	4,25	175	
307	0,64	479		760	3,75	202	

Tab.8. Flächen-Gewichts-Relation von *Arrhenatherum elatius* bei 12 Proben von je $1/200$ des Bewuchses über 1 m^2 Bodenfläche.

1 Stengel			2 Blätter			3 Flächensumme		
a Fläche der Stengel in cm ²	b Trocken- gewicht pro g Trocken- gewicht in cm ²	c Fläche pro g Trocken- gewicht in cm ²	a Fläche der Blätter in cm ²	b Trocken- gewicht pro g Trocken- gewicht in cm ²	c Fläche pro g Trocken- gewicht in cm ²	a Flächen- summe in cm ²	b Trocken- gewicht pro g Trocken- gewicht in cm ²	c Fläche pro g Trocken- gewicht in cm ²
407	3,07	132	204	0,54	378	611	3,61	169
328	3,03	108	139	0,43	323	467	3,46	135
300	3,21	94	150	0,42	357	450	3,63	124
358	3,26	110	164	0,38	432	522	3,64	143
305	3,48	87	90	0,32	286	395	3,80	104
345	3,03	114	145	0,46	315	490	3,49	140
294	3,09	95	195	0,70	279	489	3,69	133
385	3,30	116	103	0,37	279	488	3,37	145
306	3,07	100	94	0,27	349	400	3,34	120
360	3,08	117	108	0,31	349	468	3,39	138
342	3,14	108	120	0,32	375	462	3,46	133
376	2,86	131	164	0,40	410	540	3,26	166
Durchschnitt der Relationen (Spalte c) (und Maximal- abweichung in %)	109			344			137	
					(16%)			(24%)

gestaltlichen Unterschiede der dominierenden Arten berücksichtigt, so dass jeweils grossblättrige und kleinblättrige Kräuter sowie breit- und schmalblättrige Grasartige getrennt untersucht wurden, soweit sie im Artenmosaik hervortraten. Von jeder Kleinfazies wurden vier Proben vermessen. Die einzelnen Trockengewichte der Kleinproben und die Mittelwerte jeder Fazies sind in den Spalten 1–4 der Tab.9 aufgeführt. Spalte 5 enthält die Trockengewichtsdurchschnitte von Schnittproben über 1 m^2 Bodenfläche.

Dem kritischen Leser wird auffallen, dass diese Werte gegenüber den bekannten Heuerträgen ähnlicher Wiesengesellschaften (KLAPP und STÄHLIN 1936, KLAPP 1956, ELLENBERG 1963) zu hoch liegen. Für Glatthafer- und Kohldistelwiesen werden Erträge zwischen 30 und 80 dz/ha angegeben (das entspricht 300–800 g/m²); dabei sind im allgemeinen zwei Schnitte erfasst. Bei den vorliegenden Untersuchungen konnten leider nur die Trockengewichte kleinflächiger Schnittproben ermittelt werden. Es ist eine bekannte Tatsache, dass solche kleinen Flächen sorgfältiger und tiefer am Boden ab-

4 Zusammenfassung von je 3 Proben			5 Zusammenfassung von je 6 Proben		
a Flächen- summe in cm ²	b Trocken- gewicht in g	c Fläche pro g Trocken- gewicht in cm ²	a Flächen- summe in cm ²	b Trocken- gewicht in g	c Fläche pro g Trocken- gewicht in cm ²
1528	10,70	143	2935	21,63	136
1407	10,93	129			
1377	10,40	132	2847	20,51	138
1470	10,11	145			
		137 (5,9%)			137 (0,7%)

geschnitten werden, zumal mit der Schere von Hand. Dagegen bleibt beim Mähen oft in Bodendellen mehr Pflanzensubstanz stehen. So ergaben sich trotz des völligen Wasserentzuges beim Trocknen mit 105 °C gegenüber den Heuerträgen zu hohe Erntegewichte.

Noch grösser im Verhältnis zur Bodenfläche sind die über 10 × 10 cm entnommenen Einzelproben. Dies zeigt sich beim Vergleich der Mittelwerte jeder Kleinfazies mit dem Gewichtsdurchschnitt der 1-m²-Proben, der dazu durch 100 zu dividieren ist. Besonders gross ist die Abweichung im ersten Beispiel. Die Glatthaferwiese liegt im Aussendeichsland der Süderelbe; dort sind die Verhältnisse besonders ungünstig für kleinflächige Proben, weil dort durch die häufigen Überflutungen angeschwemmtes altes Laub von *Calamagrostis epigeios* zwischen den diesjährigen Trieben abgelagert wird. So wird ein gleichmässiger Bewuchs verhindert, und bei der Probenahme werden unwillkürlich die Stellen konzentrierten Bewuchses bevorzugt. In den übrigen

Tab.9. Vergleich der Trockengewichte von 80 Schnittproben über je 100 cm² Bodenfläche untereinander und mit 1-m²-Proben.

Bestand	Nr.	Trockengewichte der Einzelproben in g je 100 cm ² Bodenfläche aus verschiedenen Kleinfazies				Trockengewichte in g von Schnittproben über 1 m ² Bodenfläche
		1	2	3	4	
Frische Glatthaferwiese mit Flutrasenpflanzen	2	<i>Heracleum sphondylium</i>	<i>Lathyrus pratensis</i>	<i>Calamagrostis epigeios</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i>	
		10,70	7,08	12,30	8,85	
		12,25	7,61	12,47	9,56	
		17,91	9,02	13,11	12,80	
		18,02	10,71	14,13	13,49	
Heuckenlock						
24.6.1960	Ø	14,72	8,61	13,00	11,18	672
Glatthafer-Kohldistelwiese	4 I	<i>Filipendula ulmaria</i>	<i>Festuca rubra genuina</i>	<i>Glyceria maxima</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i>	
		3,70	3,72	5,44	7,84	
		4,22	3,80	6,56	8,27	
		4,67	3,98	6,95	8,56	
		5,12	4,01	9,38	8,62	
Ufer Gose-Elbe						
23.6.1959	Ø	4,43	3,88	7,01	8,32	473
Glatthafer-Kohldistelwiese	4 II	<i>Filipendula ulmaria</i>	<i>Festuca rubra genuina</i>	<i>Glyceria maxima</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i>	
		4,04	3,05	5,15	2,36	
		4,33	3,50	5,87	4,60	
		4,66	3,89	6,08	4,83	
		6,16	3,91	9,01	4,89	
Ufer Gose-Elbe						
1.9.1959	Ø	4,80	3,59	6,53	4,17	330
Mässig nasse Kohldistelwiese	8/1	<i>Polygonum bistorta</i>	<i>Lotus uliginosus</i>	<i>Holcus lanatus</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i>	
		1,63	1,45	2,06	2,94	
		2,04	1,85	2,34	3,41	
		2,41	2,18	3,37	4,91	
		3,85	2,26	3,56	6,54	
Billetal Aumühle						
12.6.1959	Ø	2,48	1,93	2,83	4,45	296
Mässig nasse Kohldistelwiese	8/2	<i>Cirsium oleraceum</i>	<i>Ranunculus repens</i>	<i>Scirpus silvaticus</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i>	
		3,17	3,87	7,34	4,21	
		3,61	5,18	8,54	7,44	
		5,08	5,90	8,59	7,84	
		5,11	6,13	10,12	8,79	
Billetal Aumühle						
25.8.1959	Ø	4,24	5,27	8,65	7,07	405

Wiesen sind es vor allem breitblättrige Arten wie *Scirpus silvaticus* und *Glyceria maxima*, die durch stärkere Abweichungen der Kleinproben vom Gewichtsdurchschnitt grösserer Proben auffallen. In solchen Fällen dürfte die Ursache vor allem im Grössenverhältnis zwischen Probe und Einzelpflanze liegen; hier ist eine Bodenfläche von 10×10 cm zu klein für die Entnahme repräsentativer Proben.

Da jedoch auch bei grösseren Schnittproben oft Pflanzenteile über die vorgesehene Bodenfläche hinausragen oder Blätter von ausserhalb wurzelnden Pflanzenindividuen in den Wuchsraum über dieser Fläche hineinragen, verwenden LIETH (mündliche Mitteilung an Prof. Ellenberg) und in Einzelfällen auch MÖLLER (1945) eine etwas andere Entnahmetechnik. Sie schneiden mit Hilfe eines Drahtrahmens bestimmten Flächeninhaltes senkrecht von oben nach unten ein «Prisma» aus dem Bestand aus. Die in die Fläche hineinragenden Pflanzenteile von ausserhalb wurzelnden Pflanzen werden mit erfasst; die über den Rahmen hinausragenden Teile der innerhalb wurzelnden Pflanzen werden ausgesondert. Dadurch erhält man nur die pflanzlichen Oberflächen, die senkrecht über einer durch die Rahmengrösse bestimmten Bodenfläche vorhanden sind. LIETH benutzte diese Technik bisher vorwiegend an Macchien und wählte als Flächeneinheit 1 m^2 . Die gleiche Grösse benutzte MÖLLER, um Prismen aus der Krone gefällter junger Laubbäume auszuschneiden und die darin vorhandenen Blattflächen zu messen.

Für Wiesen wäre das Ausmessen des gesamten Bewuchses über 1 m^2 zu zeitraubend bei vergleichenden Untersuchungen. Je kleiner jedoch die Flächen gewählt werden, desto schwieriger erscheint diese Art der Probennahme, besonders, wenn Wind die schwankenden Grashalme in Bewegung hält. Bei einer Wuchshöhe der Bestände von 150–180 cm ist es kaum vorstellbar, dass Prismen mit der Grundfläche von 10×10 cm noch exakt entnommen werden können. Grössere Proben können aber auch mit genügender Genauigkeit unmittelbar über einer bestimmten Bodenfläche abgeschnitten werden, weil sich dann die Wuchsunterschiede der vorkommenden Arten durch ihre Verflechtung miteinander weitgehend ausgeglichen haben und an den Rändern der Fläche vermutlich ebenso viele Pflanzenteile hinaus- wie hineinragen.

Unabhängig von der Bodenfläche ist jedoch für jede – wie auch immer entnommene – Probe das Verhältnis von Oberfläche und Trockengewicht. Dieses wird also als wichtiger Zwischenwert für die Ermittlung der Gesamt-oberflächen benutzt. Aus den Flächen-Gewichts-Relationen der Einzelproben lässt sich zunächst die durchschnittliche grüne Oberfläche je g Trocken-gewicht für jede Kleinfazies errechnen. Hieraus ergibt sich unter Berück-sichtigung des geschätzten Anteils der verschiedenen Kleinfazies im Gesamt-bestand eine Gesamtrelation Oberfläche : Trockengewicht, die nun für den ganzen Bestand gültig ist. In der vorliegenden Arbeit wurde hieraus durch Multiplikation mit dem durchschnittlichen Trockengewicht der Schnitt-proben über 1 m^2 Bodenfläche die grüne Gesamtoberfläche errechnet. Tab. 10 bringt ein Beispiel mit allen Zwischenergebnissen.

Tab.10. Oberflächenermittlung aus Proben über kleinen Bodenflächen. (Beispiel: Frische Glatthaferwiese Nr. 2).

1. Kleinfazies	<i>Heracleum sphondylium</i>	<i>Lathyrus pratensis</i>	<i>Calamagrostis epigeios</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i>
2. Oberflächen in cm ²	1911	1740	2022	2003
über Bodenflächen	2438	1949	2083	2195
von 10 × 10 cm	3408	2121	2211	2227
	3519	2317	2220	2504
Durchschnitt	2819	2032	2134	2232
3. Trockengewichte in g	10,70	7,61	12,47	8,85
	12,25	9,02	12,30	9,56
	17,91	7,08	13,11	12,80
	18,02	10,71	14,13	13,49
Durchschnitt	14,72	8,61	13,00	11,18
4. Flächen-Gewichts-Relation in cm ² /g	192	236	164	199
5. Anteile der Fazies im Gesamtbestand	15 %	15 %	30 %	40 %
6. Gewogenes Mittel aus Zeile 4		192 cm ² /g		
7. Trockengewicht einer Schnittprobe über 1 m ² Bodenfläche		672 g/m ²		
8. Gesamtoberfläche in m ² je m ² Bodenfläche errechnet aus 6 und 7		12,92 m ² /m ²		

Es handelt sich um das erste Beispiel der Tab. 9. Wie schon dort erörtert, sind die Einzelproben zu gross gegenüber dem Gewichtsdurchschnitt (vgl. Zeilen 3 und 7). Dies spielt aber keine Rolle für die Werte der Zeile 4, die von jeder Fazies die Flächen-Gewichts-Relation zeigt. Die Werte sind durch die Dominanz verschiedener Arten unterschiedlich gross: Bei xeromorphen Arten wie *Calamagrostis epigeios* ist die Relation Fläche : Trockengewicht niedrig, bei Dominanz der meso- bis hygromorphen Art *Lathyrus pratensis* um ca. 30 % höher. Die Gesamtrelation (Zeile 6 der Tab. 10) ergab sich als gewogenes Mittel unter Berücksichtigung der verschiedenen Prozentanteile der Kleinfazies im Gesamtbestand (Zeile 5) und kennzeichnet den Gesamtbewuchs als etwa mesomorph. Dieser Wert kann als durchaus repräsentativ angesprochen werden, während der Durchschnitt der oberirdischen Trockensubstanzproduktion (Zeile 7) noch zu hoch ist; deshalb hat die Angabe über

die Gesamtoberfläche (Zeile 8) vorwiegend relativen Wert für den Vergleich solcher Ermittlungen, die ebenfalls auf Proben über 1 m² Bodenfläche basieren.

Jedoch ist die auf die beschriebene Weise ermittelte Flächen-Gewichts-Relation des Gesamtbestandes von besonderem Vorteil, wenn außerdem der Heuertrag des Bestandes je ha ermittelt wird. Durch Nachtrocknen einiger grösserer Heuproben im Trockenschrank bei 105 °C ist der zu berücksichtigende Gewichtsunterschied leicht zu ermitteln. Dann sind die Fehler vermieden, die durch die Probenahme über kleinen Bodenflächen entstehen. Erst so gewonnene Oberflächenwerte erlauben allgemein gültige Aussagen.

4. Vergleich der drei Methoden der Probenahme

Abschliessend sollen die besprochenen Methoden der Entnahme repräsentativer Proben und ihr Anwendungsbereich zusammenfassend betrachtet und miteinander verglichen werden.

1. Gewichtsgleiche Proben. Die Übereinstimmung der Werte nimmt mit wachsender Probengrösse zu. Bei Einzelarten genügen oft Messproben von etwa 1/30 des Bewuchses über 1 m² Bodenfläche; bei Mischbeständen mit grossen Pflanzenindividuen ist 1/20 oft noch zu wenig. Auch das Verhältnis von Blattanteil und Stengelanteil wird mit grösseren Probenmengen einheitlicher, ist aber auch sehr von den Arteigentümlichkeiten abhängig. Bei grossen Einzelpflanzen sind erst grosse Gewichtsanteile des Gesamtschnittes repräsentativ. Darin liegt der Nachteil gewichtsgleicher Proben, denn in solchen Fällen müssen auch die grasreichen Proben die gleiche Grösse haben; ihre Vermessung ist besonders zeitraubend.

2. Proben von jeder Pflanzenart. Die Streuung der Flächen-Gewichts-Relationen ist für die einzelnen Arten sehr verschieden. Deshalb ist es zweckmässig, die Mindestmengen für die Proben darauf abzustimmen: bei manchen Arten genügt 1/30 des Bewuchses über 1 m², bei anderen Arten ist die Relation auch bei weit grösseren Proben inkonstant. Demzufolge ist die Genauigkeit der umgerechneten Oberflächenangaben unterschiedlich. Zudem ist der Arbeitsaufwand allein durch das Trennen in einzelne Pflanzenarten ziemlich hoch.

3. Proben über kleinen Bodenflächen. Ein Vorzug der Methode liegt darin, dass die pflanzlichen Oberflächen für bestimmte – wenn auch begrenzte – Stellen des Bestandes unmittelbar bestimmt werden. Ihr Nachteil liegt in den oftmals zu grossen Proben im Verhältnis zur Bodenfläche. Dieser wird aber durch die Berechnung der davon unabhängigen Gesamtrelation Oberfläche : Trockengewicht wieder aufgehoben. Außerdem kann die stark

wechselnde Mengenverteilung morphologisch unterschiedlicher Arten oder Artengruppen berücksichtigt werden, selbst wenn sie in grösseren Abständen innerhalb des Bestandes vorkommen.

Die Genauigkeit aller genannten Methoden wächst naturgemäss mit der Grösse der exakt ausgemessenen Proben. Jedoch ist der Zeitaufwand bis zur Erreichung von repräsentativen Werten verschieden. Bei der ersten Methode müssen dem Gesamtschnitt möglichst grosse Gewichtsanteile entnommen und unabhängig davon, ob es sich um einzelne grosse und/oder sehr viele kleine Pflanzenindividuen handelt, insgesamt in gleicher Probengrösse vermessen werden. Bei der zweiten Methode erfordert die Bestimmung von genügend genauen Relationswerten für alle vorkommenden Arten schon erhebliche Zeit. Zusätzlich ist noch die Sortierung in Arten, die für das gesamte Untersuchungsmaterial nötig ist, sehr zeitraubend. Bei der dritten Methode ist zwar zunächst eine sorgfältige Ermittlung der Relation Oberfläche : Trockengewicht notwendig; sie kann aber je nach Grösse der Einzelpflanzen auch an verschiedenen grossen Proben erfolgen. Anschliessend genügt dann die gewichtsmässige Bestimmung der Gesamtproduktion des Bestandes, um mit recht grosser Genauigkeit Aussagen über die Gesamtoberflächen machen zu können.

Die Wahl unter den verschiedenen Methoden sollte sich nach den jeweiligen Objekten richten. Bei artenarmen Beständen mit nicht zu grossen Einzelpflanzen ist die Entnahme von gewichtsgleichen Proben zweckmässig. Liegen Mischbestände von relativ grossen Einzelpflanzen vor, bei denen die Artentrennung nicht allzu mühsam ist, und kann für die vorkommenden Arten eine konstante Flächen-Gewichts-Relation angenommen werden, so führt die zweite Methode zu recht genauen Ergebnissen. Bei unterschiedlicher Grösse und Gestalt der vorkommenden Pflanzen, grossem Artenreichtum der Bestände und kleinräumigem Wechsel der Artenkombinationen ist die dritte Methode vorzuziehen.

C. Untersuchungsergebnisse

Da die assimilierenden Gesamtoberflächen ganzer Wiesenbestände bisher noch kaum durch Zahlenangaben belegt sind, sollen durch die vorgelegte Arbeit erste Anhaltspunkte über die Grössenordnung dieses Wertes gewonnen werden. Die Probeflächen wurden so ausgewählt, dass ausserdem die Abhängigkeit der Oberflächenerzeugung vom Standort vergleichend betrachtet werden konnte. Hierzu war die Kenntnis der wichtigsten Standortsbedin-

gungen, wie sie aus zwei ausführlichen Arbeiten von F. H. MEYER (1954, 1957) vermittelt wird, eine gute Grundlage.

I. Allgemeine ökologische und soziologische Verhältnisse im Untersuchungsgebiet

Die untersuchten Wiesenflächen liegen im Stromspaltungsgebiet der Elbe bei Hamburg, die Mehrzahl in unmittelbarer Nähe von Flussarmen, die noch dem Tideeinfluss unterworfen sind. Daher sind die Standorte durch mehr oder weniger häufige Überflutungen gekennzeichnet, die eine stets erneute natürliche Düngung bedeuten (MEYER 1957). So ist die Nährstoffversorgung von der Häufigkeit der Überflutungen abhängig, die mit zunehmender Höhe über dem Fluss abnimmt. Auch der Wasserhaushalt hängt eng mit der Höhenlage der Standorte zusammen: bei den am niedrigsten gelegenen steht der Boden bei jeder Flut unter Wasser; oft werden die Pflanzenstengel der hier allein lebensfähigen Röhrichte mehrere Dezimeter hoch überflutet. Die etwas höher gelegenen Wiesen sind während des ganzen Jahres optimal mit Wasser versorgt. Die Güte der Standorte wird außerdem durch den Boden differenziert: Sand begünstigt selbst bei zeitweilig hohem Wasserstand die Durchlüftung der oberen Bodenschichten in den Zwischenperioden; Schlick bringt jedoch die Gefahr anhaltender Staunässe mit sich.

Die genannten Standortseigenschaften bestimmen im wesentlichen die Ausprägung der Vegetation: Alle nicht täglich überfluteten Wiesen gehören zur Klasse der *Molinio-Arrhenatheretea* und sind durch die Bewirtschaftung erzeugte Folgegesellschaften des ursprünglichen Auenwaldes. Die Differenzierung in Assoziationen folgt der Höhenlage der Standorte; innerhalb der Gesellschaften gibt es je nach dem Ernährungszustand reichere und ärmere Varianten.

Eine Anzahl von soziologisch unterschiedlichen, aber mit Nährstoffen ähnlich gut versorgten Gesellschaften wurde im Naturschutzgebiet Heuckenlock im Aussendeichsland der Süderelbe bei Moorwerder untersucht. Die Probeflächen befinden sich auf dem sog. «Grossen Sand» zwischen der Süderelbe und einem als «Heuckenloch» bezeichneten Priell. An beiden Ufern erstrecken sich Röhrichte, sie gehen über Zwischenstufen in Kohldistelwiesen über (*Cirsio-Polygonetum*). An diese schliessen sich auf dem noch höher gelegenen Mittelstreifen zu beiden Seiten eines Weges Glatthaferwiesen an (*Arrhenatheretum*), diese sind aber noch durchsetzt mit Flutrasenpflanzen (*Agropyro-Rumicion*).

Eine andere Gruppe von Untersuchungsflächen liegt im Bille-Tal bei Wohltorf. Hier wird die Differenzierung der Vegetation vor allem durch das

Kleinrelief und die Bodenart bewirkt: Im unmittelbaren Überschwemmungsbereich der Bille findet sich am rechten Ufer auf Sandboden ein Schlankseggenried, am linken Ufer auf zähem Schlick eine Wasserschwadenherde⁵. Von beiden Standorten nur durch eine Strasse und Brücke getrennt, liegt einedürftige nasse Kohldistelwiese mit Moosbewuchs zwischen den höheren Pflanzen. Sie besiedelt einen leicht erhöhten und von Entwässerungsgräben abgegrenzten Standort, der von Überschwemmungen meist ausgespart bleibt und deshalb nur mangelhaft mit Nährstoffen versorgt wird.

Weitere Kohldistelwiesen in verschiedenem Ernährungs- und Feuchtezustand wurden an der Gose-Elbe bei Achterdeich und in der Bille-Niederung bei Aumühle vorgefunden.

II. Material und allgemeiner Gang der Untersuchungen

In den Jahren 1956 bis 1963 wurden ausser den im methodischen Teil angeführten Untersuchungen an Monokulturen von Gräsern die Gesamtoberflächen von natürlichen Pflanzengemeinschaften an 24 Probeflächen ermittelt. Sie lagen in 13 verschiedenen Feuchtwiesen; ausserdem wurden einige Schilfherden und zwei Herden grossblättriger Kräuter einbezogen. In sechs Fällen wurde dieselbe Wiese, und zwar entweder im gleichen Jahre zweimal oder in mehreren Jahren je einmal untersucht. Bei 10 Probeflächen wurden die im gleichen Bestand mosaikartig verteilten Fazies, in denen morphologisch unterschiedliche Arten oder Artengruppen dominierten, getrennt ausgewertet. Ihre geschätzte Mengenverteilung im Gesamtbestand wurde bei der Berechnung der Gesamtoberflächen berücksichtigt.

Die Probenahme erfolgte möglichst zum Zeitpunkt der optimalen Entwicklung der Bestände. Jedoch wurde, um die Zahl der Vergleichswerte zu erhöhen, von einigen Wiesen auch der zweite Schnitt oder in Einzelfällen ein zu früher Schnitt ausgewertet. Einige Bestände im Naturschutzgebiet, die nicht mehr gemäht werden, konnten noch gegen Ende der Vegetationsperiode vermessen werden. Die Erntedaten und die erreichten Wuchshöhen der Bestände geben Anhaltspunkte zum Vergleich der verschiedenen Proben.

Drei Möglichkeiten der Entnahme- und Bearbeitungstechnik repräsentativer Proben sind im Abschn. B II ausführlich dargestellt worden. Bei den Untersuchungen wurde entweder eine der beschriebenen Methoden oder in mehreren Jahren verschiedene Methoden an der gleichen Wiese angewandt.

⁵ Als «Herden» werden artenarme Bestände bezeichnet, in denen eine Art mehr als 50% Massenanteil erreicht (MEYER 1957).

Gemeinsam ist der allgemeine Gang der Untersuchungen: Von jedem Bestand wurde zuerst eine pflanzensoziologische Bestandesaufnahme gemacht. Die Aufnahmen der Untersuchungsbestände sind in Tab. 11 zusammengefasst. In der Tabelle sind die Arten nach soziologischen Gesichtspunkten gruppiert, innerhalb jeder Gruppe sind sie nach der Stetigkeit geordnet.

Der Schnitt erfolgte mit der Schere dicht über der Bodenoberfläche. Das entnommene Untersuchungsmaterial wurde bis zur Messung durch Plastikhüllen gegen Austrocknung geschützt. Die Oberflächen der Stengel und übrigen dreidimensionalen Pflanzenteile wurden möglichst sofort in frischem Zustand gemessen, da sie bei Austrocknung artspezifisch unterschiedlich schrumpfen. Die Oberflächen der Blätter wurden zunächst als Lichtpausen festgehalten (vgl. Abschn. B I 2). Anschliessend wurden alle gemessenen oder abgebildeten Probenanteile getrennt in offenen Briefumschlägen luftgetrocknet, später 48 Std. bei 105 °C im Trockenschrank nachgetrocknet. Dasselbe geschah mit den zum Gewichtsvergleich bestimmten grösseren Proben. Die Trockengewichte wurden unmittelbar nach Entnahme aus dem Trockenschrank mit der Mettler-Waage bestimmt. Nach Ende der Feldarbeiten wurden an den Lichtpausen die Blattflächen ermittelt (vgl. Abschn. B I 2).

Für die Berechnung der Gesamtoberflächen wurden die Blattflächen mit ihrem einseitigen Mass gewertet, da die Assimilation ja vorwiegend an der dem Licht zugewandten Seite der Blätter stattfindet. An den Stengeln und anderen gewölbten Organen (Blattscheiden der Gräser, Knospen, Rollblätter von *Festuca rubra*, Binse etc.) wurde bei der Messung die gesamte äussere Oberfläche erfasst. Es ist schwierig festzulegen, in welchem Umfange diese Oberflächen während des vom Morgen zum Abend wechselnden Sonnenstandes voll assimilieren oder im Schatten liegen. Im allgemeinen darf jedoch nach Angaben zahlreicher Autoren die assimilatorische Wirksamkeit dieser Organe nicht unterschätzt werden. STOCKER (1956) empfiehlt z. B. bei Rutesprossen die volle Bewertung der Oberfläche; STÅLFELT (1935) und BOONSTRA (1937) messen der Assimilation der Halme, Blattscheiden und Ähren eine grosse Bedeutung zu; LARSEN (1936) hat sogar Assimilationstätigkeit in der grünen Rinde von Eschenästen festgestellt, die 30% des Atmungsverlustes zurückgewinnt.

Da bei den hier vorliegenden summarischen Ermittlungen unmöglich die physiologischen Unterschiede der einzelnen Arten quantitativ berücksichtigt werden können, sind die Oberflächen der dreidimensionalen Pflanzenteile voll in Rechnung gesetzt. Dabei wurden jedoch nur die grünen Teile erfasst, nicht etwa die verholzten (*Filipendula*) oder durch tägliche Überschwem-

Tab. 11 Pflanzensoziologische Bestandsaufnahmen

mung braunen Stengelabschnitte (*Phragmites*) oder die chlorophyllarmen Stengel mancher Kräuterblätter. An Hand der Artenliste der betreffenden Bestände kann abgeschätzt werden, ob und in welchem Masse die eine oder andere Art eine Gleichsetzung von «grüner» und «assimilierender» Oberfläche problematisch macht.

III. Die Probeflächen

Im folgenden werden Lage, Standort, soziologische Zuordnung, floristische Differenzierung und angewandte Bearbeitungsweise der einzelnen Probeflächen geschildert. Die Reihenfolge ist die der Tab. 11. Sie führt von Glatthaferwiesen relativ trockener Standorte über Kohldistelwiesen verschiedener Feuchtestufen bis zu Schilfherden auf nassen Standorten. Zwei Herden mit trockeneren Standortsbedingungen werden ergänzend hinzugefügt. Alle aus den Untersuchungen gewonnenen Daten sind in der Tab. 12 zusammengestellt. In dem hier folgenden Textteil sollen die in der Tabelle nicht angegebenen Besonderheiten der einzelnen Probeflächen gebracht werden.

1. Frische Glatthaferwiesen mit Flutrasenpflanzen

Drei Beispiele wurden bearbeitet, die sich in enger Nachbarschaft an den höchsten Stellen des Grossen Sandes im Naturschutzgebiet Heuckenlock befinden.

Beispiel Nr. 1 liegt von allen am höchsten, es ist gekennzeichnet durch das Auftreten von reichlich *Tanacetum vulgare*. Hier wurde während des ganzen Jahres nicht gemäht; die Probefläche konnte deshalb noch am 27. August 1960 untersucht werden. Die maximale Wuchshöhe mit *Calamagrostis epigeios* und *Arrhenatherum elatius* war 170 cm, *Tanacetum vulgare* erreichte 150 cm, und der Durchschnitt des Bestandes betrug 110 cm. Hier wurden die folgenden Kleinfazies getrennt behandelt:

<i>Tanacetum vulgare</i>	25%	Mengenanteil im Bestand
<i>Galium aparine</i>	5%	Mengenanteil im Bestand
<i>Vicia cracca</i>	5%	Mengenanteil im Bestand
<i>Arrhenatherum elatius</i> ...	40%	Mengenanteil im Bestand
<i>Calamagrostis epigeios</i> ...	25%	Mengenanteil im Bestand

In dem genannten Jahre wurde die Bearbeitungstechnik 3 (vgl. Abschn. B II 3) angewandt. Im Jahre 1963 wurde dieselbe Wiese noch einmal bearbeitet. Diesmal wurden vier Schnittproben über je $1/8\text{ m}^2$ Bodenfläche entnommen, die den Kleinfazies von *Tanacetum vulgare*, *Heracleum sphondylium*, *Arrhenatherum elatius* und *Calamagrostis epigeios* entstammten. Eine fünfte Probe wurde an einer besonders dünn bewachsenen Stelle abgeschnitten. Die Proben wurden nach Arten getrennt und nach Methode 2 (Abschn. B II 2) ausgewertet.

Beispiel Nr. 2 liegt auf einem etwas feuchteren Standort ein wenig tiefer als Beispiel Nr. 1. Als Kleinfazies traten hervor:

<i>Heracleum sphondylium</i>	15%
<i>Lathyrus pratensis</i>	15%
<i>Arrhenatherum elatius</i>	40%
<i>Calamagrostis epigeios</i>	30%

Sie wurden gemäss Methode 3 (Abschn. B II3) getrennt ausgewertet. Die Errechnung der Gesamtoberfläche aus den Messergebnissen wurde als Beispiel im methodischen Teil verwandt (Tab. 10).

Beispiel Nr. 3 stellt den zweiten Schnitt einer Ende Mai zum erstenmal gemähten Wiese dar. Die Probenahme erfolgte am 3. September 1963. Die Wuchshöhe betrug durchschnittlich 80 cm, einzelne Blüten von *Heracleum sphondylium* ragten bis zu 120 cm auf. Von diesem Bestand wurden unmittelbar nebeneinander zwei Schnitte über je 0,5 × 1 m Bodenfläche entnommen und nach Arten getrennt ausgewertet (vgl. Abschn. B II2).

Diese Wiese liegt von den drei Glatthaferwiesen am tiefsten. Einzelne Flecke mit *Lychnis flos-cuculi* stellten sich nach der zweiten Mahd als Bodendellen heraus.

2. Kohldistelwiesen

Die aus dieser Gesellschaft untersuchten Bestände befinden sich an verschiedenen Stellen des Untersuchungsgebietes. Sie lassen sich am besten nach der Feuchtigkeit der Standorte ordnen.

Beispiel Nr. 4 ist eine Glatthafer-Kohldistelwiese, d. h. eine trockenere Subassoziation der genannten Gesellschaft. Sie befindet sich im Uferbereich der Gose-Elbe in Achterdeich bei Kirchwärder. Hier wurden in demselben Jahr zwei Schnitte ausgewertet, der erste am 23. Juni, der zweite am 1. September 1959. Folgende Arten dominierten in mosaikartigem Wechsel:

<i>Filipendula ulmaria</i>	20%
<i>Festuca rubra</i> var. <i>genuina</i>	20%
<i>Arrhenatherum elatius</i>	45%
<i>Glyceria maxima</i>	15%

Die genannten Kleinfazies wurden in beiden Schnitten mit je 4 Parallelen getrennt bearbeitet (vgl. Abschn. B II3).

Beispiel Nr. 5 ist eine Kohldistelwiese im Naturschutzgebiet Heuckenlock. Sie schliesst sich parallel dem Priel an eine Schilfherde an und geht auf der anderen Seite gleitend in die höher gelegene Glatthaferwiese Nr. 1 über. Die Dominanz verschiedener grossblättriger Kräuter in kleinräumigem Wechsel gab der Wiese bei der ersten Probenahme am 17. Juli 1960 das Aussehen eines Mosaikteppichs verschiedener Grünschattierung. Leicht konnten vier Kleinfazies ausgewählt werden, in denen folgende Arten dominierten:

<i>Cirsium oleraceum</i>	25%
<i>Angelica silvestris</i>	25%
<i>Polygonum bistorta</i>	20%
<i>Calamagrostis epigeios</i>	30%

Die Bearbeitung erfolgte nach der Methode 3 (Abschn. B II3). Zum gleichen Zeitpunkt des Jahres 1963 wurde die Wiese noch einmal untersucht, diesmal nach der Methode 2 (Abschn. B II2). Der Massenanteil an grossblättrigen Kräutern hat gegenüber 1960 abgenommen; Gräser, vor allem *Dactylis glomerata* und *Alopecurus pratensis*, sind reicher vertreten.

Beispiel Nr. 6 ist charakterisiert durch reichliches Auftreten von *Veronica longifolia*, einer lokalen Charakterart der Kohldistelwiesen an der Süderelbe (MEYER 1957); die Wiese wird als Ehrenpreisreiche Kohldistelwiese bezeichnet. Sie wird, wie sich aus mehrjährigen Beobachtungen ergab, durch Überflutungen stärker niedergedrückt als die übrigen Wiesen der Nachbarschaft. Artenverteilung und Wuchshöhe waren zum Zeitpunkt der ersten Probenahme am 30. Juli 1960 ziemlich gleichmässig, hier war die

Entnahme von Proben aus verschiedenen Kleinfazies nur kleinflächig möglich; es handelte sich um:

<i>Veronica longifolia</i>	30%
<i>Filipendula ulmaria</i>	20%
<i>Galium aparine</i>	15%
<i>Calamagrostis epigeios</i>	35%

Die Bearbeitung geschah nach der Methode 3 (Abschn. B II 3).

Die gleiche Wiese wurde am 9. August 1963 noch einmal untersucht. Der Grasanteil, besonders an *Calamagrostis epigeios* und *Phalaris arundinacea*, hatte gegenüber 1960 zugenommen, der aller Kräuter ausser *Veronica longifolia* war geringer. Diesmal wurden vier Proben über je $1/8 \text{ m}^2$ Bodenfläche an typischen Stellen des Bestandes und (zum Gewichtsvergleich) vier weitere solche Proben an einer Stelle entnommen, wo *Phalaris arundinacea* dominierte. Die ersten wurden in Arten getrennt und gemäss Methode 2 (Abschn. B II 2) ausgewertet.

Beispiel Nr. 7 ist eine gut gedüngte feuchte Kohldistelwiese im Uferbereich der Bille bei Aumühle. Hier musste die Probenahme bereits am 28. Mai 1957 erfolgen, da dieser Bestand sukzessive für Grünfütterung abgeerntet wurde. Die Wuchshöhe betrug durchschnittlich nur ca. 50 cm, jedoch war der Bestand sehr dicht und sehr kräuterreich. Die folgenden Fazies konnten kleinräumig getrennt werden:

<i>Cirsium oleraceum</i>	25%
<i>Ranunculus acer</i>	25%
<i>Trifolium pratense</i>	25%
<i>Holcus lanatus</i>	25%

Hier wurden von jeder Fazies Proben über $20 \times 20 \text{ cm}$ Bodenfläche entnommen und (ausser bei *Cirsium oleraceum*) in vier frischgewichtsgleichen Anteilen getrennt vermessen. Die Streuung der Einzelwerte war sowohl bezüglich der Trockengewichte als auch bezüglich der Oberflächen gering, ebenfalls die Streuung zwischen den Gesamt-oberflächen jeder Fazies. Die Gesamtoberfläche des Bestandes wurde in diesem Falle durch einfache Addition der Faziesdurchschnitte und Umrechnung auf 1 m^2 Bodenfläche ermittelt. Da der Bestand in keiner Weise ausgewachsen war, hat die ermittelte Gesamt-oberfläche keinen grossen Vergleichswert, es sollte lediglich gezeigt werden, dass auf solchen günstigen Standorten und bei derartig guter Pflege schon nach kurzer Wachsdauer eine ziemlich grosse Pflanzenoberfläche erzeugt werden kann.

Beispiel Nr. 8 ist eine mässig nasse Kohldistelwiese im Uferbereich der Bille zwischen Wohltorf und Aumühle. Der Standort ist durch häufige schlickbringende Überschwemmungen in gutem Ernährungszustand. Die erste Probenahme erfolgte, da die Mahd erwartet wurde, am 12. Juni 1959. Folgende Kleinfazies wurden getrennt bearbeitet:

<i>Polygonum bistorta</i>	25%
<i>Lotus uliginosus</i>	25%
<i>Arrhenatherum elatius</i>	25%
<i>Holcus lanatus</i>	25%

Der gleiche Bestand wurde am 25. August 1959 noch einmal untersucht. Es zeigte sich, dass er überhaupt nicht gemäht worden war; deshalb konnten nun die in der gesamten Vegetationsperiode erzeugten Pflanzenoberflächen erfasst werden. Die Artendominanz hatte sich etwas verschoben; jetzt traten hervor:

<i>Cirsium oleraceum</i>	25%
<i>Ranunculus repens</i>	20%
<i>Arrhenatherum elatius</i>	25%
<i>Scirpus sylvaticus</i>	30%

Diese Wiesenfläche veränderte sich in den folgenden Jahren. Eine Ursache mag in der schlechten Pflege liegen, eine andere in länger andauernden Überschwemmungszeiten, die sich hier durch den Lehmboden ungünstig auswirkten. Der Standort wurde nasser; *Arrhenatherum elatius* verschwand fast völlig, ganz allgemein wurden die Gräser weitgehend durch Riedgräser abgelöst. Innerhalb dieser Wiesenfläche, jedoch an einer anderen Stelle als 1959, wurde vier Jahre später eine neue Probefläche bearbeitet:

Beispiel Nr. 9 muss jetzt als nasse Kohldistelwiese bezeichnet werden. Die Wiese war wiederum bis August nicht gemäht worden. Etwa ein Drittel des Gesamtbewuchses bestand aus *Carex acutiformis*; im übrigen waren grossblättrige Kräuter wie *Angelica silvestris*, *Cirsium oleraceum* und *Filipendula ulmaria* in ungefähr gleicher Menge und gleichmäßig im Bestand verteilt. Hier war es zweckmäßig, die Bearbeitungsmethode 2 (Abschn. B II 2) zu benutzen, und zwar an einem Schnitt über $\frac{1}{2} \text{ m}^2$ Bodenfläche.

Beispiel Nr. 10 ist ebenfalls eine nasse Kohldistelwiese, aber in besonders schlechtem Ernährungszustand (vgl. Abschn. C I), sie liegt im Bille-Tal bei Wohltorf. Der Bestand war bis zum Zeitpunkt der Probenahme am 2. September 1956 nicht gemäht worden, er hatte selbst dann nur eine durchschnittliche Wuchshöhe von 70 cm. Der Bestand war so locker, dass unter den höheren Pflanzen Moose verbreitet waren; ihre Oberflächen wurden nicht mit erfasst. Drei durch die Form der Blätter unterschiedene Kleinfazies wurden getrennt:

<i>Angelica silvestris</i>	20%
Breitblättrige Gräser und Seggen	40%
Schmalblättrige Gräser und Binsen ...	40%

Von jeder Fazies wurden zwei Parallelproben über je $\frac{1}{10} \text{ m}^2$ Bodenfläche abgeschnitten und nach einzelnen Arten getrennt, die Weiterbearbeitung geschah nach Methode 2 (Abschn. B II 2).

3. «Herden» verschiedener Pflanzenarten

Beispiel Nr. 11 ist eine Lanzettreitgrasherde. Sie besiedelt einen Streifen zwischen der nassen Kohldistelwiese (Nr. 9) und einem mit Erlenbüschchen gesäumten Entwässerungsgraben und verbreitert sich am Anfang des Grabens zu einer Fläche mit fast ausschliesslichem Bewuchs von *Calamagrostis canescens*, das vorwiegend in Erlenbruchwäldern verbreitet ist. In geringer Menge kommen *Filipendula ulmaria*, *Polygonum bistorta*, *Caltha palustris* und *Scirpus sylvaticus* vor. Die erste Probenahme erfolgte am 20. Juli 1963 durch einen Schnitt über 1 m^2 Bodenfläche, der nach Arten getrennt vermessen wurde (Abschn. B II 2). Eine zweite Probenahme erfolgte vier Wochen später. Der Bestand erschien dünner, er hatte sein Optimum überschritten. Diesmal wurden zwei Schnittproben über je $\frac{1}{2} \text{ m}^2$ Bodenfläche entnommen, die eine bestand fast ausschliesslich aus *Calamagrostis canescens*, die andere hatte einen relativ grossen Anteil an *Filipendula ulmaria*. Die Bearbeitungsmethode war die gleiche.

Beispiel Nr. 12 ist eine Wasserschwadenherde auf staunassem Schlick im Billetal bei Wohltorf. Drei Kleinfazies konnten unterschieden werden:

<i>Myosotis palustris</i>	15%
<i>Galium palustre</i> und <i>Agrostis alba</i>	25%
<i>Glyceria maxima</i>	60%

Von jeder Kleinfazies wurden zwei Schnitte über je $\frac{1}{4} \text{ m}^2$ Bodenfläche entnommen. Die Weiterbearbeitung erfolgte über gewichtsgleiche Proben gemäss Methode 1 (B II 1).

Beispiel Nr. 13 ist ein Schlankseggenried auf dem der Wasserschwadenherde gegenüberliegenden Bille-Ufer. Der Grundwasserspiegel ist hier recht hoch – im August stand Wasser oft einige cm über dem Boden-, aber durch den Sandboden wird hier Staunässe

vermieden. Die Wuchshöhe war zum Zeitpunkt der Probenahme am 3. August 1956 durchschnittlich 160 cm, jedoch ragten einige Blütenrispen von *Phragmites communis* bis zu 340 cm auf. Stellen mit fast ausschliesslichem Bewuchs von *Carex gracilis* wechselten ab mit solchen, bei denen *Filipendula ulmaria* ungefähr 50% Massenanteil erreichte. Von jeder Fazies wurden zwei Schnittproben über $1/2 \text{ m}^2$ Bodenfläche entnommen; von jeder Schnittprobe wurden vier gewichtsgleiche Proben zur Messung abgetrennt. Die Ermittlung der Gesamtflächen geschah nach der im Abschn. B II 1 beschriebenen Methode; dort sind auch die Messergebnisse dieses Bestandes als Beispiel in den Tab. 4 und 5 aufgeführt.

Beispiel Nr. 14 ist eine Schilfherde im Naturschutzgebiet Heuckenlock, die sich an die Kohldistelwiese (Nr. 5) anschliesst und grossflächig am Ufer des Priels erstreckt. An mehreren Stichproben wurden die Stengel von *Phragmites communis* über 1 m^2 Bodenfläche ausgezählt; es waren durchschnittlich 100 Stengel mit grünen Blättern, davon etwa 15 Blütenstengel. Dazwischen befanden sich noch ungefähr ebenso viele trockene Stengel, vermutlich vom Vorjahr. Die frischen Stengel waren ab 20 cm über dem Boden grün, die sie umhüllenden Blattscheiden jedoch bis zu 90 cm (d. h. so hoch, wie die täglichen Überflutungen reichen), braun. Zum Zeitpunkt der ersten, mehr orientierenden Probenahme am 30. Juni 1963 war die maximale Wuchshöhe 275 cm. Von einer über 1 m^2 Bodenfläche abgeschnittenen Probe wurden die Blätter an jedem einzelnen Stengel gezählt. Die Anzahl streute von 3–10 Blättern je Stengel, der Durchschnitt war 6; insgesamt waren es 599 Blätter an 98 Stengeln.

Die zweite Probenahme erfolgte am 3. September 1963. Diesmal wurden über 1 m^2 Bodenfläche 90 grüne Stengel abgeschnitten, die wieder bis zu etwa 95 cm Höhe von braunen Blattscheiden umkleidet waren; nur 10% ihrer Oberfläche zwischen den Blattscheiden war grün. Die maximale Wuchshöhe war jetzt 330 cm. Die Gesamtzahl der Blätter betrug 911, die durchschnittliche Blattzahl je Stengel war jetzt auf 10 angestiegen. Daraus geht hervor, dass die Oberflächensumme der Schnittprobe vom 30. Juni einen zu niedrigen Wert ergibt; der Bestand war zu diesem Zeitpunkt noch nicht voll entwickelt.

Die Stengel wurden zur Messung so zerschnitten, dass jeweils der unterste Längenmeter, der mittlere Längenmeter und der oberste Stengelabschnitt für sich erfasst wurden. Von jeder Gruppe wurden repräsentative Anteile exakt ausgemessen. Die Oberflächen der übrigen Anteile wurden durch Flächen-Gewichts-Relation ermittelt. Die Blattflächen wurden an mehreren Proben von ca. 60 Blättern durch Schätzung des Deckungsgrades bestimmt; die Gesamtblattflächen ergaben sich ebenfalls aus der Flächen-Gewichts-Relation, die bei *Phragmites* besonders gleichmässig ist.

Beispiel Nr. 15 ist eine Schilfherde an einem mehr dem strömenden Wasser ausgesetzten Standort, nämlich am gegenüberliegenden Ufer der Süderelbe. Hier wurde am 13. August 1963 eine Schnittprobe über 1 m^2 Bodenfläche entnommen. Es waren insgesamt 34 Stengel, davon waren 19 Blütenstengel; die Gesamtblattzahl war 312, die durchschnittliche Blattzahl je Stengel 9. Außerdem befanden sich in der Probe 16 Stengel von *Phalaris arundinacea* mit insgesamt 122 Blättern. Die Bearbeitung des Schnittes erfolgte in ähnlicher Weise wie bei der Schilfherde (Nr. 14), jedoch wurden hier die Stengelabschnitte noch stärker aufgeteilt. Ihre Flächen-Gewichts-Relationen sind zur Demonstration der Unterschiede in Tab. 13 im einzelnen vorgeführt. Bei den gezeigten Arten ist die Entscheidung darüber, inwieweit die grüne und die assimilierende Oberfläche der Stengel gleichzusetzen sind, besonders schwierig, zumal auch unter den braunen Blattscheiden der Stengel selbst oft grün ist. Jedoch beträgt in den untersuchten Beispielen der Anteil der Stengelflächen an der Gesamtfläche nur 30–40%, davon besteht ein erheblicher Anteil aus solchen Stengelabschnitten, die mit grünen Blattscheiden umkleidet sind. Es mag deshalb erlaubt sein, die grünen Stengeloberflächen dieser Bestände voll in Rechnung zu setzen.

Tab.12. Gesamtergebnisse der Untersuchungen an Wiesengesellschaften 1956-1963.

Methode	Zeitpunkt der Probe- nahme	Wuchshöhe in cm	Gesellschaft	Nr. der Probe- fläche	Nr. der Proben- fläche	Ort der Probefläche	Flächen- Gewichts- Relation in cm ² /g	Trocken- gewicht in g/m ²	Gesamt- oberfläche in m ² /m ²
3	27.8.1960	110	170	Frische Glatthaferwiese mit Flutrasenpflanzen	1 a	Heuckenlock	182	889	16,20
3	17.7.1960	90	140	Kohldistelwiese	5 a	Heuckenlock	209	740	15,45
3	30.7.1960	120	150	Ehrenpreisreiche Kohldistelwiese	6 a	Heuckenlock	186	790	14,68
3	9.8.1963	95	150	Frische Glatthaferwiese mit Flutrasenpflanzen	1 b	Heuckenlock	169	808	13,63
2	24.6.1960	90	120	Frische Glatthaferwiese mit Flutrasenpflanzen	2	Heuckenlock	192	672	12,92
2	17.7.1963	85	160	Kohldistelwiese	5 b	Heuckenlock	135	864	11,66
2	3.9.1963	280	330	Schilfherde	14/2	Heuckenlock	73	1410	10,72
2	9.8.1963	110	160	Ehrenpreisreiche Kohldistelwiese	6 b	Heuckenlock	140	750	10,53
3	25.8.1959	120	180	Mässig nasse Kohldistelwiese	8/2	Billetal Aumühle	250	405	10,43
1	3.8.1956	160	200	Schlankseggenried	13	Billetal Wohltorf	172	574	9,89
1	16.8.1956	100	120	Wasserschwadenerde	12	Billetal Wohltorf	243	357	8,68
spez.	3.8.1963	100	160	Pestwurzherde	16	Heuckenlock	—	—	8,67
3	28.5.1957	50	80	Feuchte Kohldistelwiese	7	Billetal Aumühle	257	326	8,39
3	12.6.1959	75	120	Mässig nasse Kohldistelwiese	8/1	Billetal Aumühle	277	296	8,20
2	30.6.1963	230	275	Schilfherde	14/1	Heuckenlock	96	837	8,03
2	3.8.1963	140	160	Kohldistelherde	17	Heuckenlock	144	525	7,55
3	23.6.1959	60	150	Glatthafer-Kohldistelwiese	4 I	Ufer Gose-Elbe	146	473	6,92
2	16.8.1963	120	175	Nasse Kohldistelwiese	9	Billetal Aumühle	128	527	6,74
2	3.9.1963*	80	120	Frische Glatthaferwiese mit Flutrasenpflanzen	3	Heuckenlock	167	355	5,92
2	20.7.1963	130	160	Lanzettreitgrasherde	11/1	Billetal Aumühle	197	350	5,34
2	2.9.1956	70	120	Nasse, schlecht ernährte Kohldistelwiese	10	Billetal Wohltorf	226	227	5,14
3	1.9.1959*	60	150	Glatthafer-Kohldistelwiese	4 II	Ufer Gose-Elbe	154	330	5,08
2	16.8.1963	130	160	Lanzettreitgrasherde	11/2	Billetal Aumühle	162	304	4,92
2	13.8.1963	200	320	Schilfherde	15	Ufer Süderelbe	68	706	4,78

* Zweiter Schnitt, ca. drei Monate Wuchsdauer.

Tab.13. Flächen-Gewichts-Relationen an Stengeln von zwei Röhrichtarten.

Art	Stengelteil	Oberfläche in cm^2/g
<i>Phragmites communis</i>	Dicke Stengelteile mit braunen Blattscheiden	30,8
	Dicke Stengelteile mit grünen Blattscheiden	33,2
	Dicke grüne Stengelteile ohne Blattscheiden	37,4
	Mitteldicke grüne Stengelteile	43,7
	Dünne grüne Stengelteile	56,0
<i>Phalaris arundinacea</i>	Dicke Stengelteile mit braunen Blattscheiden	46,3
	Dicke Stengelteile mit grünen Blattscheiden	48,2
	Dicke grüne Stengelteile ohne Blattscheiden	51,2
	Mitteldicke grüne Stengelteile	60,7
	Dünne grüne Stengelteile	80,0

Ausser den beschriebenen Herden auf nassen Standorten findet sich manchmal auch Herdenbildung auf Standorten, die denen der Feuchtwiesen entsprechen, wo aber infolge besonderer Einflüsse die Konkurrenzkraft einer einzigen Art so gross ist, dass sie jeden anderen Bewuchs unterdrückt. In der Nachbarschaft der Glatthafer- und Kohldistelwiesen im Naturschutzgebiet Heuckenlock wurden zwei solche Bestände bearbeitet:

Beispiel Nr.16 ist eine Pestwurzherde, die sich nach eigenen Beobachtungen seit zehn Jahren (wahrscheinlich sind es weit mehr) auf der gleichen Stelle am Wegrand neben einer Glatthaferwiese befindet und bereits eine auffallende Veränderung des Bodens bewirkt hat: über dem lehmigen Sand dieser Standorte befindet sich hier eine 20 cm mächtige, dunkelbraune, lockere, mullartige Humusschicht. Die Blätter von *Petasites* bilden ein so dichtes Schirmdach, dass fast überhaupt kein Unterwuchs hochkommt, nur einige Stengel von *Phalaris arundinacea* konnten sich durchsetzen. Die Zahl der etwa 110 cm hohen Stengel der Pestwurz betrug durchschnittlich 20 je m^2 Bodenfläche. Die Blätter hatten Durchmesser von 50–70 cm. Sie wurden zur Messung nicht abgeschnitten, sondern die Blattflächen wurden durch aufgelegtes Zeitungspapier festgehalten, das am Blattrand entlang ausgeschnitten wurde. Die Stengel wurden am Ort mit einer Schublehre ausgemessen. Insgesamt wurde der Bewuchs über 4 m^2 Bodenfläche vermessen.

Beispiel Nr.17 ist eine Kohldistelherde im gleichen Gelände etwas näher zur Brücke hin. *Cirsium oleraceum* war hier infolge gestörter Verhältnisse dermassen üppig entwickelt, dass kaum andere Arten vorkamen. Die Blütenstengel waren zum Zeitpunkt der Probenahme am 3. August 1963 durchschnittlich 160 cm hoch und mehrere cm dick. Der Bewuchs über 1 m^2 Bodenfläche wurde insgesamt entnommen. Mehrere Blatt- und Stengelproben wurden ausgemessen, die Gesamtflächen durch Flächen-Gewichts-Relation ermittelt.

IV. Übersicht der Untersuchungsergebnisse

Die Ergebnisse der Untersuchungen sind in Tab.12 zusammengestellt. In ihr sind die Bestände nach der Grösse der Gesamtoberflächen geordnet. Sie enthält folgende Angaben:

1. Bearbeitungsmethode
2. Zeitpunkt der Probenahme
3. Durchschnittliche und maximale Wuchshöhe

4. Gesellschaftszugehörigkeit
5. Nr. der Probefläche
6. Ort der Probefläche
7. Flächen-Gewichts-Relation in cm²/g Trockengewicht
8. Trockengewicht in g/m² Bodenfläche
9. Gesamtoberfläche in m²/m² Bodenfläche

Die Trockengewichte konnten nur an Proben über 1 m² Bodenfläche ermittelt werden. Die Werte der Spalte 8 in Tab. 12 liegen demzufolge gegenüber Ertragsbestimmungen zu hoch (vgl. Abschn. C II 3), desgleichen die daraus errechneten Gesamtoberflächen (Spalte 9).

Um die Auffindung der zu jedem Bestand gehörigen pflanzensoziologischen Aufnahmen (Tab. 11) sowie der Beschreibungen im Text zu erleichtern, sind die Bestände im folgenden noch einmal in der dort vorliegenden Reihenfolge aufgeführt (Tab. 14).

Tab. 14. Liste der Untersuchungsbeispiele.

Gesellschaft	Probe- fläche Nr.	Datum der Probe- nahme
Frische Glatthaferwiesen mit Flutrasenpflanzen	1 a	27.8.1960
	1 b	9.8.1963
	2	24.6.1960
	3	3.9.1963
Glatthafer-Kohldistelwiese	4 I	23.6.1959
	4 II	1.9.1959
Kohldistelwiese	5 a	17.7.1960
	5 b	17.7.1963
Ehrenpreisreiche Kohldistelwiese	6 a	30.7.1960
	6 b	9.8.1963
Feuchte Kohldistelwiese	7	28.5.1957
Mässig nasse Kohldistelwiese	8/1	12.6.1959
	8/2	25.8.1959
Nasse Kohldistelwiese	9	16.8.1963
Nasse, schlecht ernährte Kohldistelwiese	10	2.9.1956
Lanzettreitgrasherde	11/1	20.7.1963
	11/2	16.8.1963
Wasserschwadenherde	12	16.8.1956
Schlankseggenried	13	3.8.1956
Schilfherden	14/1	30.6.1963
	14/2	3.9.1963
	15	13.8.1963
Pestwurzherde	16	3.8.1963
Kohldistelherde	17	3.8.1963

a und b = gleiche Bestände in verschiedenen Jahren

1 und 2 = zweimalige Probenahme im gleichen Jahr ohne dazwischen erfolgte Mahd
I und II = erster und zweiter Schnitt im gleichen Jahr

D. Diskussion der Ergebnisse

I. Abhängigkeit der Gesamtoberflächen vom Standort

Bei Betrachtung der Tab. 12, die nach der Grösse der Oberflächen geordnet ist, fällt sofort das Naturschutzgebiet Heuckenlock ins Auge; alle hier befindlichen Feuchtwiesen (mit einer Ausnahme, bei der es sich um einen zweiten Schnitt handelt) haben grössere Gesamtoberflächen als die Wiesen aller anderen Standorte. Sogar die vollentwickelte Schilfherde (14/2) reiht sich hier ein, während die anderen Herdenbestände dieses Gebietes kleinere Gesamtoberflächen haben. In diesem Aussendeichsgebiet der Süderelbe liegen besonders günstige Standortsbedingungen vor (MEYER 1957, vgl. Abschn. C I der vorliegenden Arbeit). Dementsprechend sind die assimilierenden Gesamtoberflächen allgemein ziemlich gross.

Die Standorte der übrigen untersuchten Bestände sind nicht so einheitlich, auch bei eng zusammen liegenden Wuchsarten. Von den drei Beständen im unmittelbaren Uferbereich der Bille bei Wohltorf ist das Schlankseggenried (Nr. 13) am wüchsigesten; es hat gegenüber den anderen auch den günstigsten Standort (vgl. Abschn. C I). Die Wasserschwadenherde ist zwar ebenfalls gut mit Nährstoffen versorgt, leidet aber unter Staunässe. Die Gesamtoberfläche ist um ca. $\frac{1}{6}$ geringer als die des Schlankseggenriedes. Erheblich geringer (fast um 50%) ist die Oberfläche der nassen Kohldistelwiese (Nr. 10). Hier ist offensichtlich der Nährstoffmangel die Hauptursache für die geringere Produktivität.

Bei den Untersuchungsflächen in der Billeniederung bei Aumühle nimmt die Oberfläche im grossen und ganzen mit der zunehmenden Standortsfeuchte ab. Beim Vergleich muss jedoch der Erntezeitpunkt berücksichtigt werden. Die feuchte Kohldistelwiese (Nr. 7) hatte schon Ende Mai eine Gesamtoberfläche, die von der mässig nassen Kohldistelwiese (Nr. 8) am 12. Juni noch nicht erreicht war. Ein Schnitt der letzteren am 25. August ergab eine nur um $\frac{1}{5}$ höhere Gesamtoberfläche. Vier Jahre später, als die Standortsbedingungen sich verschlechtert hatten (vgl. Abschn. C III 2), bildete die jetzt «nasse Kohldistelwiese» (Nr. 9) weit geringere Oberflächen aus. Sehr gering, vermutlich infolge stärkerer Beschattung, waren die Oberflächen der benachbarten Lanzettreitgrasherde (Nr. 11) auf ähnlichem Standort.

Die Probefläche an der Gose-Elbe (Nr. 4) ist mit keiner der untersuchten Wiesen unmittelbar vergleichbar. Ihr Standort erscheint trockener als der der Kohldistelwiesen an der Bille, jedoch ärmer als alle Standorte im Naturschutzgebiet Heuckenlock. Der Nährstoffhaushalt scheint auch hier die Hauptursache für die geringere Oberflächengrösse zu sein, denn pflanzen-

soziologisch schliesst sich dieser Bestand enger an die frischen Glatthaferwiesen an als die übrigen Kohldistelwiesen.

An der Süderelbe herrschen durch Ebbe und Flut sowie Wasserströmung die härtesten Lebensbedingungen (MEYER 1957). Die dort wachsende Schilfherde (Nr. 15) hat von allen untersuchten Beständen die geringste Gesamt-oberfläche.

II. Abhängigkeit der Gesamtoberflächen vom Erntezeitpunkt

Es ist zu erwarten, dass die Bestände bei längerer Wuchsdauer eine grössere Gesamtoberfläche erzeugen. Wie gross die Unterschiede sind, konnte an drei Beispielen festgestellt werden. Es wurden im gleichen Jahr zweimal Proben genommen, ohne dass der gesamte Bestand inzwischen gemäht worden war. Die Beispiele sind in Tab. 15 zusammengestellt. Die mässig nasse Kohldistelwiese steigerte in gut elf Wochen die Gesamtoberfläche um 25 %. Bei der Schilfherde war die Oberfläche nach 9 Wochen längerer Wuchsdauer um 30 % höher. Bei der Lanzettreitgrasherde hingegen war in vier Wochen von Mitte Juli bis Mitte August keine Steigerung der Oberfläche mehr zu beobachten.

Tab. 15. Oberflächen bei verschiedenen langer Wuchsdauer.

Nr.	Gesellschaft	Erntezeitpunkt	Gesamtoberfläche in m^2/m^2 Boden
1.	8/1 Mässig nasse	12.6.1959	8,20
	8/2 Kohldistelwiese	25.8.1959	10,13
2.	14/1 Schilfherde	30.6.1963	8,03
	14/2	3.9.1963	10,72
3.	11/1 Lanzettreitgrasherde	20.7.1963	5,34
	11/2	16.8.1963	4,92

Abgesehen von der Wuchsdauer kann die Oberfläche auch davon abhängen, zu welcher Zeit des Jahres die untersuchten Bestände sich entwickelt haben. Für den Vergleich von zwei Schnitten derselben Wiese im gleichen Jahr liegt wegen der unregelmässigen Nutzung der Probeflächen nur ein Beispiel vor (Tab. 16).

Tab. 16. Oberflächen des 1. und 2. Schnittes derselben Wiese.

Nr.	Gesellschaft	Erntezeitpunkt	Gesamtoberfläche in m^2/m^2 Boden
4 I	Glatthafer-	23.6.1959	6,92
4 II	Kohldistelwiese	1.9.1959	5,08

Die Oberfläche des zweiten Schnittes ist um mehr als 25% geringer als die des ersten Schnittes. Dies Ergebnis entspricht der aus der Praxis bekannten Tatsache, dass der Heuertrag der zweiten Mahd meist geringer ist als der der ersten.

Indirekt kann die gleiche Beobachtung an den Messergebnissen von zwei Glatthaferwiesen gemacht werden, die standörtlich und pflanzensoziologisch eng zusammengehören, von denen aber nur je ein Schnitt in der ersten oder der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode untersucht werden konnte (Tab. 17).

Tab.17. Oberflächenerzeugung im Frühling und im Sommer.

Nr.	Gesellschaft	Erntezeitpunkt	Gesamtoberfläche in m ² /m ² Boden
	Frische Glatthaferwiese mit Flutrasenpflanzen	24.6.1960 3.9.1963	12,92 5,92

Der Bestand Nr.2 wurde bei Beginn des Sommers geschnitten; die Entwicklungszeit des Bestandes Nr.3 war von Ende Mai bis Anfang September. Die Oberfläche des letzteren war nur ungefähr halb so gross. Allerdings muss bei der Beurteilung der beiden Werte berücksichtigt werden, dass sie aus verschiedenen Jahren stammen, und zwar aus den Jahren 1960 und 1963. An drei später gezeigten Beispielen aus dem gleichen Gelände wurde festgestellt, dass im Jahr 1963 ganz allgemein kleinere Oberflächen erzeugt worden sind. Der Abstand der beiden Werte in Tab.17 ist also relativ zu gross.

Aber auch aus einem weiteren Beispiel kann geschlossen werden, dass im Frühling grössere Oberflächen erzeugt werden als nach dem Schnitt in den späteren Monaten. Die feuchte Kohldistelwiese (Nr. 7) hatte schon Ende Mai eine Gesamtoberfläche von 8,39 m²/m² Bodenfläche entwickelt. Es ist unwahrscheinlich, dass sie im gleichen Jahr noch einmal eine Oberfläche ähnlicher Grössenordnung erzeugen würde, es sei denn, durch den mehrmaligen Schnitt dieses Bestandes (vgl. Abschn.CIII2) wäre die Produktivität besonders gross.

III. Schwankungen der Oberflächen von Jahr zu Jahr

Für den Vergleich der Oberflächen des gleichen Bestandes in verschiedenen Jahren stehen ebenfalls drei Beispiele zur Verfügung (Tab.18).

Alle drei Bestände haben im Jahre 1960 erheblich grössere Gesamtoberflächen entwickelt. Wie sich aus Tab.12 ergibt, sind es die höchsten Ober-

Tab.18. Oberflächenerzeugung in verschiedenen Jahren.

Nr.	Gesellschaft	Erntezeitpunkt	Gesamtoberfläche in m ² /m ² Boden
1. 1a	Frische Glatthaferwiese	27.8.1960	16,20
1b	mit Flutrasenpflanzen	9.8.1963	43,62
2. 5a	Kohldistelwiese	17.7.1960	15,45
5b		17.7.1963	11,66
3. 6a	Ehrenpreisreiche	30.7.1960	14,68
6b	Kohldistelwiese	9.8.1963	10,53

flächen überhaupt, die bei den bisherigen Untersuchungen an Wiesen ermittelt worden sind. Die vierte im gleichen Jahre untersuchte Wiese, die Glatthaferwiese Nr. 2, steht an fünfter Stelle der Tab.12. Das Jahr 1960 scheint ein Jahr mit besonders hoher Produktivität der Wiesen an diesem Standort gewesen zu sein. Es würde zu weit führen, hier die Ursachen zu erörtern; die Hauptursache dürfte in der Witterung zu suchen sein. Möglicherweise wurde aber auch im Jahre 1960 das Aussendeichsland häufiger überschwemmt als sonst und war demzufolge noch besser mit Nährstoffen versorgt. Die in diesem Jahre ermittelten Oberflächenwerte müssen daher vielleicht als Extreme angesehen werden, die sich nur selten wiederholen.

IV. Vergleich der Oberflächen- und Trockensubstanzproduktion

Schwankungen in der Grösse der Gesamtoberflächen von Jahr zu Jahr waren zu erwarten, weil aus der Praxis bekannt ist, dass auch die Trockensubstanzproduktion der Wiesen von Jahr zu Jahr wechselt. Ob jedoch beide Werte immer parallel laufen, soll in Tab.19 an den gleichen Beispielen wie in Tab.18 gezeigt werden.

Tab.19. Trockensubstanzproduktion in verschiedenen Jahren.

Nr.	Gesellschaft	Erntezeitpunkt	Trockengewicht in g/m ² Boden
1. 1a	Frische Glatthaferwiese	27.8.1960	889
1b	mit Flutrasenpflanzen	9.8.1963	808
2. 5a	Kohldistelwiese	17.7.1960	740
5b		17.7.1963	864
3. 6a	Ehrenpreisreiche	30.7.1960	790
6b	Kohldistelwiese	9.8.1963	750

Im ersten und dritten Beispiel sind die Trockengewichte 1963 geringer als 1960, jedoch sind die Unterschiede weniger ausgeprägt als bei den Oberflächen. Beim zweiten Beispiel zeigt sich dagegen 1963 ein um ungefähr $1/6$ höheres Trockengewicht, während die Gesamtoberfläche um etwa $1/4$ kleiner ist. In der betrachteten Kohldistelwiese hat von 1960 bis 1963 der Anteil an Gräsern gegenüber den grossblättrigen Kräutern stark zugenommen (vgl. Abschn. C III 2). Hierin mag die Ursache für das höhere Trockengewicht des Schnittes zum gleichen Zeitpunkt in der zweiten Julihälfte liegen.

Gleichzeitig wird deutlich, dass Oberfläche und Trockengewicht nicht immer im gleichen Verhältnis zueinander stehen. Es ergeben sich Unterschiede sowohl bei den verschiedenen Wiesen als auch in den beiden Jahren. Dies mag Tab. 20 verdeutlichen.

Tab. 20. Flächen-Gewichts-Relation in verschiedenen Jahren.

Nr.	Gesellschaft	Erntezeitpunkt	Flächen-Gewichts-Relation in cm^2/g
1. 1 a	Frische Glatthaferwiese	27.8.1960	182
1 b	mit Flutrasenpflanzen	9.8.1963	169
2. 5 a	Kohldistelwiese	17.7.1960	209
5 b		17.7.1963	135
3. 6 a	Ehrenpreisreiche	30.7.1960	186
6 b	Kohldistelwiese	9.8.1963	140

Besonders auffällig ist der Unterschied zwischen 1960 und 1963 bei der Kohldistelwiese; hier wird der erste Wert durch die hygromorphen Kräuter, der zweite durch die mehr xeromorphen Gräser bestimmt. Die zu einem bestimmten Zeitpunkt ermittelte Flächen-Gewichts-Relation darf also keinesfalls für die Berechnung von Oberflächen aus blossen Gewichtsbestimmungen zu einem anderen Zeitpunkt verwendet werden.

Die Beziehungen zwischen den ermittelten Gesamtoberflächen und den zugehörigen Trockengewichten seien noch durch eine graphische Darstellung deutlich gemacht, die alle untersuchten Bestände enthält (Abb. 7). Dabei sind nur die Schilfherden ausgelassen worden, deren ermittelte Trockengewichte wegen der stark verkieselten Stengel keinen guten Vergleichswert darstellen. Außerdem fehlt die Pestwurzherde, für die kein Trockengewicht vorliegt.

In Abb. 7 sind die Bestände, ebenso wie in Tab. 12, die alle Zahlenwerte enthält, nach der Grösse der Oberflächen geordnet; diese bilden die oberste Wertefolge. Die zweite Wertefolge zeigt die Trockengewichte, hier wurde

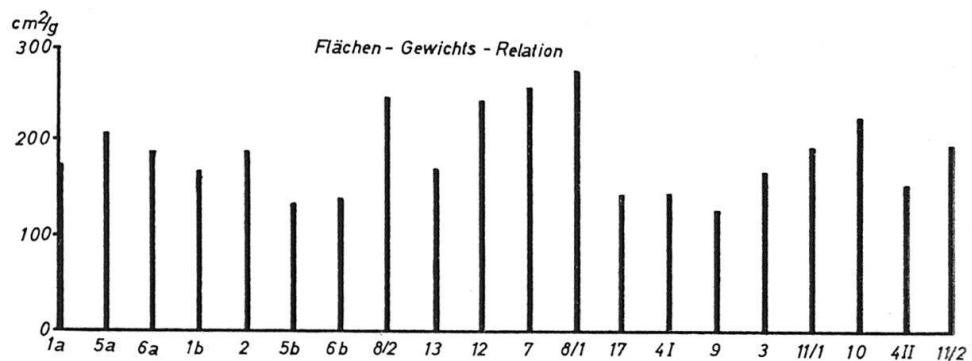
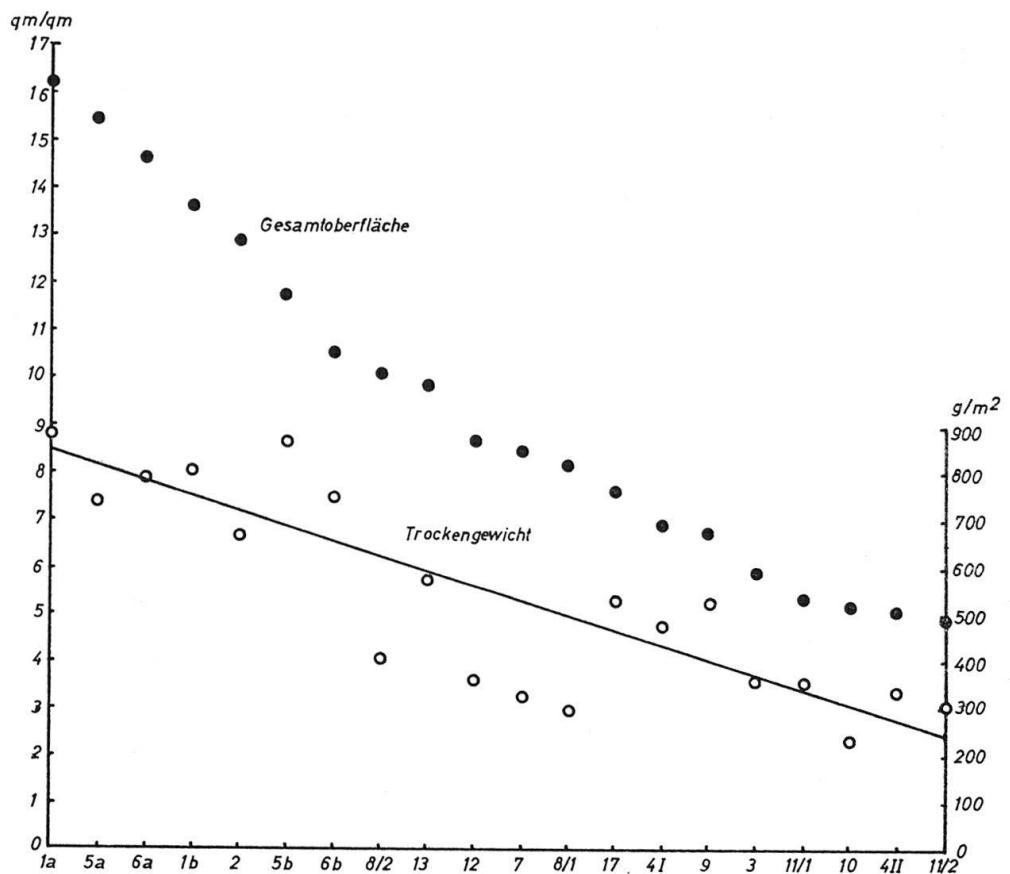


Abb. 7. Gesamtoberflächen, Trockensubstanz und Flächen-Gewichts-Relation der untersuchten Wiesenbestände (nach der Grösse der Gesamtoberflächen geordnet).

zusätzlich die Regressionsgerade eingezeichnet. So lässt sich erkennen, dass die Trockensubstanzproduktion im grossen und ganzen mit den assimilierenden Oberflächen parallel geht. Im einzelnen sind bei den verschiedenen Beständen jedoch zum Teil erhebliche Abweichungen vorhanden. Es soll nun versucht werden, die Gründe hierfür in den betreffenden Pflanzengemeinschaften aufzufinden.

Zunächst fällt die Kohldistelwiese 5b durch relativ hohes Trockengewicht auf; hier liegt die Ursache, wie schon bei der Betrachtung der Tab. 19 und 20 erörtert, in dem Vorkommen von überwiegend xeromorphen Gräsern. Bei der Probefläche 6b ist es vor allem *Calamagrostis epigeios*, das den hohen Wert hervorruft, bei der nassen Kohldistelwiese Nr. 9 *Carex acutiformis*. Der leicht erhöhte Wert bei Nr. 17 hat andere Gründe; hier dürften die Stengel von *Cirsium oleraceum* für das hohe Gewicht verantwortlich sein.

Einige andere Werte fallen durch Abweichung der Trockengewichte nach der negativen Seite auf. Dies gilt vor allem für beide Proben der mässig nassen Kohldistelwiese Nr. 8 (1 und 2). Der hohe Anteil an hygromorphen grossblättrigen Kräutern wie *Angelica silvestris*, *Polygonum bistorta* etc. (vgl. Tab. 6) steht einem gegenüber den meisten anderen Probeflächen niedrigen Grasanteil (unter 50%) gegenüber. Einen etwas höheren Grasanteil hat die Probefläche 12, aber dieser besteht aus Gräsern mit ziemlich hohen Flächen-Gewichts-Relationen wie *Glyceria maxima* und *Agrostis alba* (vgl. Tab. 6); daher ist das Trockengewicht im Verhältnis zur Oberfläche niedrig. Bei der Probefläche 7 kommen der Kräuterreichtum und der frühe Schnitt (Ende Mai) als Gründe für das relativ geringe Trockengewicht in Betracht.

Die gleichen Unterschiede werden auch bei der Betrachtung der Flächen-Gewichts-Relationen der Gesamtbestände deutlich, die in Abb. 7 für alle Probeflächen als Säulendiagramme unter den beiden Wertefolgen aufgetragen sind. Die genannten vier Probeflächen mit abweichend hohen Trockengewichten haben übereinstimmend niedrige Flächen-Gewichts-Relationen unter $150 \text{ cm}^2/\text{g}$. Hohe Werte über $240 \text{ cm}^2/\text{g}$ liegen dagegen bei den vier Probeflächen mit abweichend geringen Trockengewichten vor.

Ganz allgemein wird durch diesen Vergleich deutlich, dass bei Wiesen weder von der Grösse der assimilierenden Oberflächen unmittelbar auf die oberirdische Trockensubstanzproduktion geschlossen werden kann noch umgekehrt. Es würde zu weit führen, alle Gründe hierfür zu erörtern; es sei auf die gründlichen Untersuchungen und Diskussionen des ganzen Komplexes bei WALTER (1962), Abschn. III: «Das Licht und die Stoffproduktion» verwiesen. Sicherlich spielen die Unterschiede in der Ausbildung der Wurzelsysteme eine wichtige Rolle: Bei vielen Kräutern z.B. wandert die produzierte organische Substanz zu einem erheblichen Teil in Pfahlwurzeln,

Rhizome etc. ab. Ein Vergleich der Oberflächen- und Stoffproduktion müsste also, um genau sein zu können, den unterirdischen Substanzzuwachs mit berücksichtigen.

V. Vergleich der Oberflächenproduktion bei Wiesen und Wäldern

Die ermittelten Oberflächen der verschiedenen Wiesengesellschaften sollen nun mit den «Blattflächenindizes» von Wäldern verglichen werden; hierzu liegen Angaben verschiedener Autoren vor, sie sind in Tab. 21 zusammengestellt.

Tab. 21. Assimilierende Oberflächen («Blattflächenindizes») von Wäldern

Laubwälder	Blattfläche (einseitig) in m ² /m ² Bodenfläche	Autor	Bemerkungen
Eichenwälder	2,5– 3,14	MÖLLER 1945	Lebende Bodendecke üppig, vorwiegend Anemone und Waldmeister
Eichen-Birkenwälder .	3,8– 6,0	ELLENBERG 1939	Bodenflora grösstenteils gering, max. 1–2 m ² /m ² Bodenfläche
Eiche	6,5	EBERMAYER 1882	
Eschen-Versuchsfäche	4,0– 4,9	BOYSEN-JENSEN u. MÜLLER 1927/30	Bäume 12jährig, verschieden stark durchforstet
Eschenwald	5,0	MÖLLER 1945	
Buchen-Versuchsfäche	4,7– 5,4	BOYSEN-JENSEN u. MÜLLER 1927/30	Bäume 22jährig, verschieden stark durchforstet
Buchenwälder	7,8	KNUCHEL 1914	Messung an Einzelbäumen, auf m ² Wuchsraum bezogen; Angabe mit doppelter Blattfläche = 15,8 m ² /m ²
Buchenwälder	7,95	BURGER 1940	Doppelte Blattfläche ist gewertet = 15,9 m ² /m ² Bodenfläche
Eichen-Hainbuchen-Wälder	7,0– 9,0	ELLENBERG 1939	Bodenflora sehr gering, max. 1 m ² /m ² Bodenfläche
Grauerlenbuschwald ..	8,81	VARESCHI 1951	Bodenflora hat (zusätzlich) 2,26 m ² Oberfläche je m ² Bodenfläche
Buche	7,0–10,0	EBERMAYER 1882	

<i>Nadelwälder</i>	Nadelfläche (allseitig)		
Kiefernwald	6,6– 7,3	BURGER 1941	
Kiefernwald	7,1–10,2	TIRÉN 1927	35jährig = 7,1 m ² 55jährig = 10,2 m ² 105jährig = 6,6 m ²
Heidelbeerfichtenwald	7,82	VARESCHI 1951	Dazu 2 m ² Fläche der Heidelbeere und 13 m ² Fläche der Moose
Fichtenforsten	8,1 8,5–15,3	BURGER 1939 MÖLLER 1945	sehr heller Bestand verschieden stark durchforstet
	16,5	BURGER 1939	dicht geschlossener Bestand
	17,0	BURGER 1941	1600 m über NN.
	19,2	BURGER 1939	
	24 –28	BURGER 1941	470 m über NN.
Fichten-Plenterwald .	21	BURGER 1939	
Fichten-Tannen- Mischwald	22	BURGER 1939	
Weymouthskiefer	11,7–15,9	BURGER 1929	8 Standorte 400–900 m über NN., je 3 Probe- bäume
Douglasie	18,4–27	BURGER 1935	22 Probäume aus 4 Standorten

Bei Laubwäldern liegen die Werte für Blattflächen je m² Bodenfläche in der Größenordnung von 2,5 m² bis 10 m², bei Nadelwäldern zwischen 6,5 m² und 28 m². Dieser generelle Unterschied erklärt sich m. E. zunächst einmal messtechnisch: Bei Laubblättern wird in der Regel das einseitige Flächenmass verwendet; die Nadeloberflächen werden allseitig gemessen. Jedoch scheint die Nadel gegenüber dem Laubblatt physiologisch benachteiligt zu sein: Nach einer Angabe von STÅLFELT (1924), der sich auf WILLSTÄTTER und STOLL (1918) stützt, besitzen Laubblätter je Frischgewichtseinheit etwa doppelt so viel Chlorophyll wie Nadeln. Schliesslich ist auf dem Boden unter dem dichten Kronendach der Nadelbäume noch seltener als bei den lichteren Laubhölzern eine Krautschicht vorhanden, die ihrerseits noch assimilierende pflanzliche Oberfläche über der betreffenden Bodenfläche erzeugen könnte. Hingegen scheinen die besonders niedrigen Oberflächenwerte bei den von MÖLLER (1945) untersuchten Eichenwäldern von entsprechend höheren Anteilen der Bodenflora begleitet zu sein, deren Oberflächen von ihm nicht erfasst wurden. Doch kann die Ursache auch in der geringeren Fruchtbarkeit der Standorte liegen, auf denen solche Wälder meistens stocken. Denn auf

ungünstigen Standorten wird das Licht von den Bäumen schlechter ausgenutzt als auf besseren (ELLENBERG 1939).

Da im übrigen die in Tab. 21 aufgeführten Werte auch aus verschiedenen Gebieten und Höhenlagen stammen, können die Unterschiede durch mannigfache Ursachen bedingt sein. In der Spalte «Bemerkungen» waren nur wenige Hinweise möglich.

Zum Vergleich mit den Oberflächen von Wiesen sei die Größenordnung der vorgelegten Ergebnisse kurz wiederholt: Die ermittelten Oberflächen je m^2 Bodenfläche betrugen zwischen $5 m^2$ und $16 m^2$. Dabei hatten die wüchsigen Feuchtwiesen im Überschwemmungsbereich der Süderelbe einschließlich einer vollentwickelten Schilfherde Oberflächen, die mehr als das 10fache der Bodenfläche ausmachten.

Ein vergleichbarer Wert für eine Wiese wurde von VARESCHI (1951) mit $11,55 m^2$ ermittelt; dort handelte es sich um ein artenarmes montanes *Arrhenatheretum*. Auf ähnlichen Standorten in gleicher Höhenstufe befinden sich der Grauerlenbuschwald und der Heidelbeerfichtenwald, die in Tab. 21 mit aufgeführt sind. Sie haben zusammen mit den Oberflächen der Bodenflora, jedoch ohne Berücksichtigung der Moose, Oberflächen gleicher Größenordnung. Im übrigen liegen noch keine Untersuchungen der beiden Formationen auf gleichen Standorten vor; deshalb ist ein Vergleich nur in grossen Zügen möglich. Die Größenordnung ist aus Tab. 22 zu ersehen.

Tab. 22. Vergleich der Oberflächen bei verschiedenen Formationen.

Formation	Oberfläche in m^2/m^2 Bodenfläche	Einbezogene Pflanzenoberfläche
Laubwälder	2,5–10	einseitige Blattflächen
Wiesen	5 –16	einseitige Blattflächen und allseitige Stengeloberflächen
Nadelwälder	6,6–28 (3,3–14)	allseitige Nadeloberflächen (halbe Werte zum besseren Vergleich)

In der Tabelle ist der Hauptgrund für die Unterschiede der drei Gruppen angeführt: Bei Wiesen werden nicht nur Blattflächen, sondern auch assimlierende Stengelflächen erfasst, die nicht allseitig vom Licht getroffen werden. Die noch höheren Werte bei Nadelwäldern ergeben sich folgerichtig daraus, dass hier überhaupt keine flächig ausgebreiteten und einseitig gemessenen Pflanzenteile vorkommen.

Hier zeigen sich die Grenzen der Vergleichbarkeit pflanzlicher Oberflächen.

KNUCHEL (1914) und BURGER (1940) versuchten die Werte dadurch einander zu nähern, dass sie die Flächen der Laubblätter doppelt in Rechnung setzten. MÖLLER (1945) benutzte zum Vergleich von Buche und Fichte die «halbe Nadelfläche» und fand dann gute Übereinstimmung auf vergleichbaren Standorten.

Bei den vorliegenden Untersuchungen an Wiesenpflanzen wäre ein Ausweg gewesen, die Stengeloberflächen nicht voll in Rechnung zu setzen, sondern etwa nur die Hälfte oder $\frac{3}{4}$. Davon müssten allerdings die von Blattscheiden umkleideten Stengelabschnitte von Gräsern wegen der Blattnatur dieser Organe wieder ausgenommen werden. Auch bei den Kräutern dürfte die Stengeloberfläche von verschiedenen Arten unterschiedliche Assimulationsleistungen (WALTER 1962) aufweisen. Es ist also schwierig, ein einheitliches Mass zu finden, um bei artenreichen Beständen die assimilatorisch wirksame Oberfläche richtig einzusetzen, ohne die tatsächliche CO₂-Assimilation der gesamten Bestände ausserdem zu kennen.

Abgesehen von den genannten Unterschieden zeigen aber alle Werte deutlich, dass die vorhandene Bodenfläche von einer um vieles grösseren Oberfläche der Pflanzen vielschichtig überdeckt wird. Dadurch kann das Licht so vollständig ausgenutzt werden, dass der von Vegetation bedeckte Boden im allgemeinen nur noch von wenigen Prozent der vollen Tageshelligkeit erreicht wird. Lichtmessungen an der Bodenoberfläche ergaben bei den wüchsigesten der von mir untersuchten Wiesenbestände eine relative Helligkeit von nur 1–2 %. Hier beginnt das Licht zum begrenzenden Faktor für die Ausbildung weiterer grüner Pflanzenteile zu werden. In einigen Fällen waren die untersten Blätter bereits aus Lichtmangel vergilbt.

Ähnliche Werte der minimalen Helligkeit wurden von ELLENBERG (1939) am Boden unter Laubmischwäldern gemessen; sie lagen unter 0,75 % des Tageslichtes. MÖLLER (1945) ermittelte am Boden unter einem dichten Fichtenbestand 0,9 % Tageshelligkeit. WALTER (1962) fand als Tagesdurchschnitt am Waldboden unter Buche mit dichtem Kronenschluss an wolkenlosen Tagen 0,75 % (ohne Lichtflecken), an trüben Tagen 1,5 %. Der niedrigste Wert lag mit 0,165 % unter Fichte. Für die dunkelsten Wälder auf Sumatra gab WALTER (nach BÜNNING zit.) einen Wert von 0,1 % relativer Helligkeit auf dem völlig vegetationslosen Waldboden an.

Die genannten Werte für Wälder zeigen im Vergleich zu den unter Wiesen ermittelten, dass der Helligkeitsabfall, der durch die vielen einander überlappenden Blatt- und Stengelflächen bewirkt wird (bei Wäldern kommen die Zweige und Äste als Schattenspender hinzu), ebenfalls – wie die Gesamt-oberflächen – grössenordnungsmässig bei den verschiedenen Formationen übereinstimmt.

VI. Unabhängigkeit der Oberflächengrösse von floristischen und strukturellen Unterschieden

Wie in den Abschn. DI-III gezeigt wurde, wird die Oberflächenerzeugung von Wiesen ausser durch die allgemeinen Klimabedingungen in der Hauptsache durch die Güte der Standorte beeinflusst. Weitgehend unabhängig scheint die Oberflächengrösse jedoch von floristischen und morphologischen Unterschieden innerhalb der Bestände zu sein, sogar von der Wuchshöhe vollentwickelter Pflanzengemeinschaften, wie VARESCHI (1951) an der Übereinstimmung der Gesamtoberflächen von zwei Wäldern und einer Wiese auf ähnlichen Standorten zeigte. Auch die Artenzusammensetzung der Baumschicht z.B. bei Laubmischwäldern und die Verteilung der Baumkronen auf verschiedene Schichten des Kronenraumes haben offenbar keinen Einfluss (vgl. das wörtliche Zitat von ELLENBERG in der Einleitung der vorliegenden Arbeit).

Ob auch bei Wiesen die Oberflächenerzeugung der Pflanzengemeinschaft von der Dominanz gestaltlich unterschiedlicher Arten unabhängig ist, sollte in der vorliegenden Arbeit an den verschiedenen Kleinfazies der Bestände nachgeprüft werden. Leider mussten die Proben aus arbeitstechnischen Gründen sehr klein gehalten werden (10×10 cm Bodenfläche). Infolgedessen ragten Teile der in dieser Fläche wurzelnden Pflanzenindividuen manchmal über die Fläche hinaus. Der dadurch entstehende Fehler war bei grösseren Kräutern vielleicht beträchtlich, konnte aber nicht exakt bestimmt werden. Das Ausmessen entsprechend grösserer Schnitte hätte wiederum die Zahl der Vergleichswerte zu stark eingeschränkt. Die unter diesem Gesichtspunkt mit gewissen Vorbehalten zu betrachtenden Messergebnisse der Kleinfazies von zehn Probeflächen seien trotzdem in Tab. 23 aufgeführt.

Zunächst seien die Oberflächen der Einzelproben jeder Fazies verglichen. Ihre Streuung ist unterschiedlich; am grössten ist sie bei hohen Kräutern wie *Heracleum sphondylium* (Beispiel 4) und *Cirsium oleraceum* (Beispiel 1). Von den grasreichen Fazies zeigt neben *Holcus lanatus* (Beispiel 9), dessen Horstwuchs die Probenahme über kleinen Flächen beeinträchtigt, das grosse breitblättrige Gras *Calamagrostis epigeios* die grösste Streuung (Beispiele 1, 2, 3). Relativ gering ist dagegen die Streuung bei *Festuca rubra genuina* (Beispiel 10) und bei dem kleinblättrigen Kraut *Myosotis palustris* (Beispiel 6). Diese Gegenüberstellung lässt vermuten, dass die Ursache in dem unterschiedlichen Verhältnis zwischen Probengrösse und Grösse der Einzelpflanzen liegt.

Die Streuung der Durchschnittswerte der verschiedenen Kleinfazies in jedem Bestand ist in den meisten Fällen nicht grösser, sondern eher kleiner

als die Streuung der Einzelproben. Wieder tritt jedoch *Heracleum sphondylium* durch einen abweichend hohen Wert hervor. Dagegen fallen im Beispiel 3 die relativ geringen Werte der kleinblättrigen Kräuter *Galium aparine* und *Vicia cracca* auf. Jedoch ergibt sich für keine der dominierenden Arten eine einheitliche Tendenz in allen Gesellschaften, in denen sie vertreten sind. Selbst *Arrhenatherum elatius*, das in mehreren Beispielen (3, 4, 8 und 9) die grössten Oberflächen der vorkommenden Kleinfazies hat, wird im Beispiel 5 von *Scirpus sylvaticus* übertroffen; im Beispiel 10 liegt der Wert der *Arrhenatherum*-Fazies an zweitniedrigster Stelle. Die unterschiedlichen Werte der Kleinfazies desselben Bestandes zeigen also weder eine deutliche Artabhängigkeit, noch weichen sie stärker voneinander ab als die Einzelproben.

Dagegen zeigt die Spalte der Gesamtdurchschnitte für jeden Bestand (letzte Spalte der Tab. 23) viel grössere Unterschiede. Hier spielt der Standort offenbar die entscheidende Rolle, daneben unter Umständen die Wuchsdauer und/oder der Erntezeitpunkt; nicht jedoch die auftretenden Arten. Z.B. hat die *Filipendula*-Fazies im Beispiel 2 eine vier- bis fünfmal grössere Oberfläche als im Beispiel 10. Ähnliches gilt für die *Arrhenatherum*-Fazies in den Beispielen 3 und 10.

Es ergibt sich also schon aus dem in Tab. 23 vereinigten Zahlenmaterial eine gewisse Wahrscheinlichkeit für die von ELLENBERG (1939) und VARESCHI (1951) geäusserte Ansicht, dass die Grösse der grünen Gesamtoberflächen von Pflanzengemeinschaften entscheidend vom Standort abhänge, während die Artenzusammensetzung und die morphologische Struktur kaum eine Rolle spiele. Für eine endgültige Stellungnahme genügen aber diese an den Kleinfazies gewonnenen Ergebnisse noch nicht.

In dieselbe Richtung weisen allerdings auch andere Beispiele aus dem vorliegenden Untersuchungsmaterial, bei denen Übereinstimmung oder Unterschiede der Oberflächenerzeugung sogar von der soziologischen Zuordnung ganzer Bestände in gewissem Masse unabhängig sind. Sie sind in Tab. 24 zusammengestellt.

Die Tabelle zeigt zunächst drei Bestände auf ähnlichen Standorten; darunter folgen zwei Bestände, die soziologisch dem ersten bzw. dem zweiten und dritten Bestand vergleichbar sind, aber abweichende Standorte besiedeln. Trotz beträchtlicher soziologischer Unterschiede sind alle Werte vom Standort Heuckenlock sehr hoch, weil dort überall die Nährstoffversorgung günstig ist. Im Bereich der Gose-Elbe und der Bille ist die Nährstoffversorgung schlechter, dementsprechend haben dort die Wiesengesellschaften kleinere Gesamtoberflächen. Der Standortsfaktor Nährstoffversorgung wirkt sich also auf die Oberflächenentwicklung stärker aus als auf die Artenzusammensetzung, die in erster Linie vom Wasserhaushalt abhängt.

Tab. 23. Oberflächen verschiedener Kleinfazies aus zehn Wiesen-Probeflächen.

Bei- spiel Nr.	Bestand	Probe- fläche Nr.	Kleinfazies
1	Kohldistelwiese Heuckenlock 17.7.1960	5 a	<i>Angelica silvestris</i> <i>Cirsium oleraceum</i> <i>Calamagrostis epigeios</i>
2	Ehrenpreisreiche Kohldistelwiese Heuckenlock 30.7.1960	6 a	<i>Galium aparine</i> <i>Filipendula ulmaria</i> <i>Veronica longifolia</i> <i>Calamagrostis epigeios</i>
3	Frische Glatthaferwiese mit Flutrasenpflanzen Heuckenlock 27.8.1960	1 a	<i>Galium aparine</i> <i>Vicia cracca</i> <i>Tanacetum vulgare</i> <i>Calamagrostis epigeios</i> <i>Arrhenatherum elatius</i>
4	Frische Glatthaferwiese mit Flutrasenpflanzen Heuckenlock 24.6.1960	2	<i>Lathyrus pratensis</i> <i>Heracleum sphondylium</i> <i>Calamagrostis epigeios</i> <i>Arrhenatherum elatius</i>
5	Mässig nasse Kohldistelwiese Billetal b. Aumühle 25.8.1959	8/2	<i>Ranunculus repens</i> <i>Cirsium oleraceum</i> <i>Scirpus sylvaticus</i> <i>Arrhenatherum elatius</i>
6	Wasserschwadenherde Billetal b. Wohltoft 16.8.1956	12	<i>Agrostis alba/Galium palustre</i> . <i>Myosotis palustris</i> <i>Glyceria maxima</i>
7	Schlankseggenried Billetal b. Wohltoft 3.8.1956	13	<i>Carex gracilis</i> A a <i>Filipendula ulmaria</i> B b
8	Glatthafer-Kohldistelwiese Ufer d. Gose-Elbe 23.6.1959 I. Schnitt	4 I	<i>Festuca rubra genuina</i> <i>Filipendula ulmaria</i> <i>Glyceria maxima</i> <i>Arrhenatherum elatius</i>
9	Mässig nasse Kohldistelwiese Billetal b. Aumühle 12.6.1959	8/1	<i>Lotus uliginosus</i> <i>Polygonum bistorta</i> <i>Holcus lanatus</i> <i>Arrhenatherum elatius</i>
10	Glatthafer-Kohldistelwiese Ufer d. Gose-Elbe 1.9.1959 II. Schnitt	4 II	<i>Festuca rubra genuina</i> <i>Filipendula ulmaria</i> <i>Glyceria maxima</i> <i>Arrhenatherum elatius</i>

Oberflächen in cm² über gleichen Bodenflächen

1	2	Einzelproben			Probefläche Ø
		3	4	Ø	
2915	3056	3222	3574	3192	
2608	2752	3419	3829	3152	3107
2660	2815	3006	3425	2976	
2690	2884	3077	3139	2948	
2818	3105	3408	3526	3214	3003
2322	2619	3023	3339	2826	
2586	2753	3336	3427	3025	
1391	1522	1768	2000	1670	
1645	1693	1864	2209	1853	
2638	2677	2711	2976	2750	2366
2250	2567	2888	3345	2763	
2714	2736	2884	2913	2812	
1740	1949	2121	2317	2032	
1911	2438	3408	3519	2819	2304
2022	2083	2211	2220	2134	
2003	2195	2227	2504	2232	
1200	1343	1469	1590	1401	
1296	1387	1548	1549	1445	1628
1880	1949	1995	2041	1966	
1312	1732	1788	1997	1707	
921	1074	1088	1147	1057	
882	888	1005	1032	952	1024
893	1016	1062	1277	1062	
862	919	1001	1004	946	
831	900	955	973	915	969
883	978	993	1020	968	
945	950	1031	1272	1049	
522	546	551	710	582	
644	736	754	765	725	849
775	1043	1084	1164	1017	
988	1010	1075	1219	1073	
625	708	724	815	718	
688	727	766	817	749	726
449	568	764	800	645	
704	720	850	892	792	
490	524	571	640	556	
476	548	732	964	655	657
685	845	878	908	829	
504	596	624	630	588	

Tab. 24. Gesamtoberflächen von fünf Wiesen; standortsabhängig, jedoch gesellschafts-unabhängig.

Ort der Probefläche	Gesellschaft	Oberfläche in m ² /m ² Bodenfläche
Heuckenlock	Frische Glatthaferwiese mit Flutrasenpflanzen	16,20
	Kohldistelwiese	15,45
	Ehrenpreisreiche Kohldistelwiese	14,68
Ufer der Gose-Elbe	Glatthafer-Kohldistelwiese	I 6,92 II 5,08
	Mässig nasse Kohldistelwiese	1 8,20 2 10,13
Billetal bei Aumühle		

Auch diese Beispiele deuten darauf hin, dass bei Wiesen ebenfalls die Tendenz zu übereinstimmenden Gesamtoberflächen vorhanden ist, wenn die Standorte sich gleichen, und dass die floristische Zusammensetzung keine Rolle spielt.

Eine solche einheitliche Tendenz wurde durch die genannten Untersuchungen (ELLENBERG 1939, VARESCHI 1951, GEYGER 1960 und die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit) bei den Gesamtoberflächen verschiedenartiger Landpflanzengemeinschaften festgestellt. GESSNER (1943) geht noch weiter, indem er die Chlorophyllmenge von Land- und Wasserpflanzen in ähnlicher Weise vergleicht. Er weist nach, dass «die Chlorophyllmenge unterhalb eines Quadratmeters Wasserfläche mehrerer Seen (in Süddeutschland) größenordnungsmässig gleich der ist, welche das Laub über 1 m² Wiesenland oder Laubwald enthält; nämlich ± 1 g» (zit. aus VARESCHI 1951). Ganz ähnlich ist die Feststellung von SEYBOLD und EGLE (1938): «Die relative Chlorophyllmenge pro Flächeneinheit ist bei den Meeresalgen ähnlich wie bei den Blättern der Landpflanzen.»

In dem im gesamten Pflanzenreich ähnlich funktionierenden Assimilationsmechanismus mit Hilfe des Chlorophylls scheint also die Ursache für die festgestellten Übereinstimmungen zu liegen. Die Aufgabe, das Chlorophyll in der bestmöglichen Weise dem Licht zu exponieren, wird von den Pflanzen unterschiedlich gelöst; immer aber ist die vorhandene pflanzliche Gesamt-oberfläche die entscheidende Voraussetzung. Deshalb wird die Nettoassimilation von vielen Forschern nicht auf die Chlorophyllmenge, sondern auf die Blattfläche bezogen und führt zum Begriff der Assimilationsleistung (vgl. WALTER 1962). Nach VARESCHI (1951) ist die «assimilatorische Leistung – ausgedrückt in der «mittleren Nettoassimilationsmenge» für 1 m² grüner Oberfläche und Woche – für Angehörige von sieben Familien aus fünf ver-

schiedenen Klimagebieten trotz der damit gegebenen weit voneinander abweichenden inneren und äusseren Bedingungen nahezu gleich». (Er stützt sich dabei auf Angaben von BORNEMANN (1923), BOYSEN-JENSEN (1932), HEATH und GREGORY (1938), LUNDEGÅRDH (1924) und MÜLLER (1932) und zitiert bei verschiedenen Arten Werte von 41 bis 68 g/m² je Woche.) WALTER (1962) betont mehrfach, dass die von Art zu Art verschiedene Assimilationsintensität bzw. Assimilationsleistung oft durch stärkere Entwicklung der Blattflächengrösse ausgeglichen oder sogar überkompensiert wird, so dass z. B. feucht gezogene Pflanzen trotz geringerer Assimilationsintensität höhere Erträge aufweisen können. LUNDEGÅRDH (1957) stellt zwar unterschiedliche Assimilationsleistung bei Schatten- und Sonnenblättern fest, findet aber: «Die mesophilen phanerogamen Sonnenpflanzen assimilieren pro Einheit Blattfläche ziemlich gleichartig.»

Andere Forscher beziehen die Assimilationsintensität auf das Chlorophyllgewicht und kommen zur «Assimilationszahl» (als erste WILLSTÄTTER und STOLL 1918). Die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt und Blattoberfläche sind im übrigen so komplex, dass darauf hier nicht näher eingegangen werden kann.

VII. Empfehlenswerte Methodik für künftige Oberflächenbestimmungen an Wiesen

Abschliessend seien die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen im Hinblick auf die Untersuchungsmethodik zusammengestellt.

Die Auswahl der Probeflächen richtet sich nach der Fragestellung; jedoch ist es stets wünschenswert, Vergleichswerte an denselben Beständen in verschiedenen Jahren zu gewinnen. Der Zeitpunkt der Probenahme ist nicht einheitlich festzulegen. Die Proben sollen möglichst im optimalen Entwicklungszustand der Bestände entnommen werden. Dieser wird bei unterschiedlichen Standortsverhältnissen und entsprechend verschiedenen Pflanzengesellschaften oft zu anderen Zeitpunkten erreicht. So waren z. B. im Naturschutzgebiet Heuckenlock die Glatthaferwiesen schon Mitte Juli ausgewachsen; die Schilfherden erreichten erst Ende August ihre volle Wuchshöhe und Blattentfaltung. In solchen Fällen ist es möglich, in der gleichen Vegetationsperiode, d. h. unter gleichen allgemeinen Klimabedingungen, eine grössere Zahl von vergleichbaren Ergebnissen zu erhalten. Soll dagegen die Oberflächenproduktion in floristisch verschiedenen Fazies auf ähnlichen Standorten verglichen werden, so ist die gleichzeitige Entnahme der Proben notwendig; auch dann sollte der optimale Entwicklungszustand abgewartet werden, wenn dies nicht durch die Bewirtschaftung verhindert wird.

Um eine ausreichende Zahl von Vergleichswerten zu erhalten, muss man

die jeweilige Mindestgrösse der Proben ausnutzen. Es kommt also weniger darauf an, bei allen Messungen die gleiche Probengrösse zu benutzen; vielmehr soll die unterschiedliche Grösse der Einzelpflanzen die Probengrösse bestimmen. Abgesehen von der sehr mühsamen Vermessung von Proben jeder Pflanzenart eignet sich hierzu besonders die Entnahmetechnik 3 (Abschn. B II3), bei der die Faziesunterschiede weitgehend berücksichtigt werden können: An Stellen mit grossen Kräutern beispielsweise wird die Schnittprobe allein von dieser Fazies über einer grösseren Bodenfläche entnommen. Grasreiche Partien, bei denen der Bewuchs relativ einheitlich ist, können dagegen oft hinreichend genau durch Proben über kleineren Bodenflächen erfasst werden. Zum Vergleich muss nur jeweils auf die gleiche Bodenfläche umgerechnet werden.

Zur Oberflächenermittlung der einzelnen Pflanzenorgane wurde eine rationelle Messmethodik im Abschn. B I2 ausführlich beschrieben. Alle Blattflächen lassen sich am schnellsten mit Hilfe der hergestellten Schätzskalen ermitteln (vgl. die verkleinerte Wiedergabe in Abb. 4). Bei einiger Übung beträgt die Abweichung der geschätzten Deckungsgrade von den genau vermessenen nur 1–3%. Es dürfte sogar möglich sein, die Schätzungen nicht – wie beschrieben – an Lichtpausen, d.h. abgebildeten Pflanzenblättern vorzunehmen, sondern unmittelbar an frischen Blättern, die auf weissem Grunde in ähnlicher Weise angeordnet werden wie auf den Schätzvorlagen. Der Vorteil der Lichtpausen liegt allerdings darin, dass die Flächenermittlung in die vegetationsfreie Zeit verlegt werden kann.

Wer sehr genaue Ergebnisse erzielen will, kann mit grösserem Zeit- und Apparateaufwand auch eine exakte Flächenmessung an den Lichtpausen vornehmen, und zwar durch die im Abschn. B I2b beschriebene photometrische Flächenerfassung.

Die Ausmessung der Stengeloberflächen wurde durch eine Tabelle rationell gemacht, in der die gesuchte Fläche durch Anlegen des Stengelabschnittes unmittelbar abgelesen werden kann, wenn zuvor der Durchmesser mit einer Schublehre gemessen worden ist (vgl. Abschn. B I2d). Die Tabelle ist für runde sowie für drei- und vierkantige Stengel eingerichtet.

Neben den Oberflächen müssen die Trockengewichte aller Proben getrennt bestimmt werden. Aus beiden Werten lässt sich zunächst für jede Probe, dann für jede Fazies und schliesslich unter Berücksichtigung der Prozentanteile der Kleinfazies (vgl. Abschn. B II3) für den gesamten Bestand eine Relation Oberfläche : Trockengewicht errechnen, die angibt, wieviel cm^2 pflanzliche Oberfläche je g Trockengewicht zum Zeitpunkt der Untersuchung durchschnittlich im gesamten Bestand vorhanden sind. Dieser Wert ist bei sorgfältiger Auswahl und Vermessung der Kleinfazies-Flächen und richtiger

Schätzung ihres jeweiligen Anteils am Gesamtbewuchs repräsentativ für den ganzen Bestand.

Nun kommt es nur noch darauf an, die oberirdische Trockensubstanzproduktion ebenfalls so gut wie möglich zu erfassen, entweder durch mehrere Schnittproben an verschiedenen Stellen über je 1 m² Bodenfläche oder durch Umrechnung des Heuertrages des Gesamtbestandes auf Trockengewichtseinheiten. Durch Multiplikation dieses Wertes mit der Flächen-Gewichts-Relation ergibt sich die Gesamtoberfläche des Bestandes.

E. Literatur

- BEILER, A., 1938: Untersuchungen über die Kohlensäureassimilation der Strand- und Dünengpflanzen. *Jb.wiss.Bot.* 87, 356–407.
- BISTRUP, C., 1943: Bladarealer. *Dansk Skovforen.Tidskr.* 28, 1–10.
- BOONSTRA, A. E. H. R., 1937: Der Einfluss der verschiedenen assimilierenden Teile auf den Samenertrag von Weizen. *Z.f.Zücht.A.* 21, 115–147.
- BORNEMANN, H., 1923: Kohlensäure und Pflanzenwachstum. Berlin, 318 S.
- BOYSEN JENSEN, P., 1930: Undersøgelser over Stofproduktionen i yngre Bevogdninger af Ask og Bøg. II. *Forstl.Forsøgsv.Danm.* 10, 365–391.
- 1932: Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena, 108 S.
- og D. MÜLLER, 1927: Undersøgelser over Stofproduktionen i yngre Bevogsninger af Ask og Bøg. I. *Forstl.Forsøgsv.Danm.* 9, 221–268.
- BURGER, H., 1925: Holz-, Laub- und Nadeluntersuchungen. *Schweiz.Z.Forstwes.* 76, 266–274.
- 1929: Holz, Blattmenge und Zuwachs. I. Die Weymouthsföhre. *Mitt.schweiz.Centralanst.forstl.Versuchsw.* 15, 243–292.
- 1935: II. Die Douglasie. Ebenda 19, 21–72.
- 1937: III. Nadelmenge und Zuwachs bei Föhren und Fichten verschiedener Herkunft. Ebenda 20, 101–114.
- 1938: Blattmenge und Zuwachs an Fichten im Plenterwald. *Schweiz.Z.Forstwes.* 89, 275–278.
- 1939a: Der Kronenaufbau gleichalteriger Nadelholzbestände. *Mitt.schweiz.Centralanst.forstl.Versuchsw.* 21, 5–57.
- 1939b: Baumkrone und Zuwachs in zwei hiebsreifen Fichtenbeständen. Ebenda 21, 147–176.
- 1940: Holz, Blattmenge und Zuwachs. IV. Ein 80jähriger Buchenbestand. Ebenda 21, 307–348.
- 1941: V. Fichten und Föhren verschiedener Herkunft auf verschiedenen Kulturorten. Ebenda 22, 10–62.
- 1942: VI. Ein Plenterwald mittlerer Standortsgüte. Ebenda 22, 377–445.
- DIETRICH, M., 1925: Die Transpiration der Schatten- und Sonnenpflanzen in ihren Beziehungen zum Standort. *Jb.wiss.Bot.* 65, 98–194.
- EBERMAYER, E., 1882: Untersuchungen über die Zahl und Grösse der Blätter in Eichen- und Buchenbeständen. *Forstwiss.Cbl.* 4, 160–170.
- ELLENBERG, H., 1939: Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen-Mischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands. *Mitt.florist.-soziol.Arb.gem.Niedersachsen* 5, 3–135.
- 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Einführung in die Phytologie v. H. Walter, Bd. IV, Teil 2. Stuttgart, 943 S.

- FILZER, P., 1951: Die natürlichen Grundlagen des Pflanzenertrages in Mitteleuropa. Stuttgart, 198 S.
- GEIGER, R., 1961: Das Klima der bodennahen Luftsicht. Die Wissenschaft 78, 4.Aufl. Braunschweig, 646 S.
- GESSNER, F., 1943: Die assimilatorische Leistung des Phytoplanktons, bezogen auf seinen Chlorophyllgehalt. Z.Bot. 38, 414–424.
- GEYGER, E., 1960: Zur Ermittlung der Oberflächen ganzer Wiesenbestände. Dipl.-Arb. Univ. Hamburg (Manuskr.).
- GRAF-MARIN, A., 1934: Studies on Powdery Meildew of Cereals. Cornell Univ.Agr.Exp. St., Memoir 157, 1–48.
- HARDER, R., P.FILZER und A.LORENZ, 1931: Über Versuche zur Bestimmung der Kohlensäureassimilation immergrüner Wüstenpflanzen während der Trockenzeit in Beni Unif (alg. Sahara). Jb.wiss.Bot. 75, 45–194.
- HEATH, O.V.S. and F.G.GREGORY, 1938: The Constancy of the Mean Net Assimilation Rate and its Ecological Importance. Ann.Bot.NS 2, 811–818.
- HENRICI, M., 1918: Cholorophyllgehalt und Kohlensäureassimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen. Verh.Naturf.Ges.Basel 30, 43–136.
- HUBER, B., 1937: Methoden, Ergebnisse und Probleme der neueren Baumphysiologie. Ber.dtsch.bot.Ges. 55, 46–62.
- JOHNSTON, C.O. and E.C.MILLER, 1940: Modification of Diurnal Transpiration in Wheat by Infections of Puccinia triticina. Journ.of Agric.Res. 61, 427–444.
- KLAPP, E., 1956: Wiesen und Weiden. Berlin 1938, 3. Aufl. 1956, 519 S.
- KLAPP, E. und A.STÄHLIN, 1936: Standorte, Pflanzengesellschaften und Leistung des Grünlandes. Stuttgart, 122 S.
- KNUCHEL, H., 1914: Spektrophotometrische Untersuchungen im Walde. Mitt.schweiz. Centralanst.forstl.Versuchswes. 11, 1–94.
- KUBIËNA, W., W.BECKMANN und E.GEYGER, 1961: Zur Methodik der photogrammetrischen Strukturanalyse des Bodens. Z.Pflanzenern., Düngung, Bodenkde 92, 116–126.
– 1963: Mikromorphometrische Untersuchungen an Hohlräumen im Boden. (Mit Beispielen der Strukturverbesserung eines typischen Braunlehms durch Mulchen.) An. Edafol.y Agrobiol. 22, 551–567.
- LAL, K.N. and M.S.SUBBA RAO, 1951: A Rapid Method of Leaf Area Determination. Nature (London) 167, 72.
- LARSEN, P., 1936: Regenererende Kulisyreassimilation hos Askegrene. Forstl.Forsøgsv. Danm. 14, 13–52.
- LÜDIN, H., 1927: Untersuchungen über die Transpiration von Sonnen- und Schattenpflanzen. Verh.Nat.Ges.Basel 39, 176–215.
- LUNDEGÅRDH, H., 1924: Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Jena, 308 S.
– 1957: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. 5. Aufl. Jena, 584 S.
- MAXIMOV, N.A., 1929: The Plant in Relation to Water. A study of the physiological basis of drought resistance. London, 451 S.
- MEYER, F. H., 1954: Vegetationsuntersuchungen an der Dove-Elbe. Dipl.-Arb. Univ. Hamburg (Manuskr.).
– 1957: Über Wasser- und Stickstoffhaushalt der Röhrichte und Wiesen im Elballuvium bei Hamburg. Mitt.Staatsinst.alig.Bot.Hamburg 11, 137–203.
– 1961: Die Entwicklung von Buchenjungpflanzen in unterschiedlichem Bodenmilieu. Ber.dtsch.bot.Ges. 74, 292–299.
- MÖLLER, C. M., 1945: Untersuchungen über Laubmenge, Stoffverlust und Stoffproduktion des Waldes. København, 287 S.
- MÜLLER, D., 1932: Analyse der verminderten Stoffproduktion bei Stickstoffmangel. Planta 16, 1–9.
- POLSTER, H. und H.REICHENBACH, 1958: Bestimmungen von Blattflächen in situ durch lineare Messungen. Biol.Zbl. 77, 265–277.

- RAMANN, E., 1911: Blättergewicht und Blattfläche einiger Buchen. Z. Forst- u. Jagdwes. 43, 916–919.
- SCHEIBE, A., 1927: Morphologisch-physiologische Untersuchungen über die Transpirationsverhältnisse bei der Gattung *Triticum* und deren Auswertung für Pflanzenzüchtung und Kulturpflanzenökologie. Angew. Bot. 9, 199–281.
- SEYBOLD, A. und K. EGLE, 1938: Quantitative Untersuchungen über Chlorophyll und Carotinoide der Meeresalgen. Jb. wiss. Bot. 86, 50–80.
- SPANING, M., 1941: Die Assimilation einiger Frühjahrs- und Sommerpflanzen im Verlaufe ihrer Vegetationsperiode. Jb. wiss. Bot. 89, 574–614.
- STÅLFELT, M.G., 1924: Tallens och granens kolsyreassimilation och dess ekologiska betingseler. Medd. Statens Skogsörsöksanst. Stockholm 21, 181–258.
- 1935: Die Transpiration und Kohlensäureassimilation bei Blättern und Stroh des Hafers. Angew. Bot. 17, 157–190.
- STOCKER, O., 1923: Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. Z. Bot. 15, 1–41.
- 1929: Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Transpirations- und Evaporationsgrösse. Ber. dtsch. bot. Ges. 47, 126–136.
- 1956: Messmethoden der Transpiration. Handb. Pflanzenphys. 3, 293–311.
- TIRÉN, L., 1927: Om barrytans storlek hos tallbestånd. Medd. Statens Skogsörsöksanst. Stockholm 23, 295–336.
- VARESCHI, V., 1951: Zur Frage der Oberflächenentwicklung von Pflanzengesellschaften der Alpen und Subtropen. Planta 40, 1–35.
- WALTER, H., 1962: Einführung in die Phytologie. Bd. III: Grundlagen der Pflanzenverbreitung, Teil 1: Standortslehre. 2. Aufl. Stuttgart, 525 S.
- WILLSTÄTTER, R. und A. STOLL, 1918: Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin, 448 S.

F. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden an einer Reihe von Wiesengesellschaften auf Standorten verschiedener Feuchtigkeit und Fruchtbarkeit die grünen Gesamtoberflächen ermittelt, die als zusammenfassende quantitative Merkmale für das Zusammenspiel der wichtigsten Standortsfaktoren gelten dürfen.

Dazu war zunächst die Entwicklung einer Messmethodik notwendig, die gestattet, die Oberflächen verschieden geformter Assimilationsorgane rationell und genügend genau zu erfassen. Für gewölbte Organe wurde eine Tabelle hergestellt, an der die Flächen nach Ermittlung der Durchmesser unmittelbar abgelesen werden können. Für die Blattflächen ergaben sich zwei Möglichkeiten: Bei kleineren Mengen können die Blattflächen durch photometrische Flächenmessung an Lichtpausbildungen ermittelt werden. Grössere Mengen von Blattmaterial lassen sich am besten mit Hilfe einer Reihe von Schätzskalen auswerten. Sie besteht aus Abbildungen von verschiedenen geformten Kräuter- und Grasblättern mit abgestuften Deckungsgraden; an ihnen können die Deckungsgrade von Lichtpausbildungen des Untersuchungsmaterials mit grosser Schnelligkeit und nur geringem Fehler geschätzt werden.

Die verschiedenen Techniken zur Bearbeitung von Repräsentativproben wurden bezüglich ihrer Genauigkeit eingehend geprüft und verglichen. Dabei ergab sich, dass für artenreiche Pflanzengemeinschaften mit floristisch und morphologisch verschiedenen Pflanzengruppierungen die gesonderte Flächenmessung und Gewichtsbestimmung von repräsentativen Proben der unterschiedlichen Kleinfazies zweckmäßig ist, deren mengenmässige Verteilung bei der Gesamtberechnung berücksichtigt wird. So lässt sich auch von floristisch uneinheitlichen Beständen ein Gesamtwert für das Verhältnis

Oberfläche : Gewicht erhalten, der zusammen mit dem Hektarertrag des ganzen Bestandes recht genaue Oberflächenzahlen ergibt.

Mit der beschriebenen Methodik war es möglich, von 17 verschiedenen Beständen einmalig oder mehrfach in derselben oder in verschiedenen Vegetationsperioden die Oberflächen zu bestimmen. Es wurden drei Glatthaferwiesen mit Flutrasenpflanzen, mehrere Kohldistelwiesen zunehmender Standortsfeuchte und einige artenarme, von einer einzigen Art beherrschte «Herden» untersucht. Die Grösse der ermittelten Gesamt-oberflächen betrug das 5-bis 16fache der Bodenfläche.

Die Oberflächen der Wiesengemeinschaften waren in deutlicher Weise vom Standort abhängig, und zwar spielte in den untersuchten Beispielen die Nährstoffversorgung die entscheidende Rolle. Ausserdem war die Grösse der Oberflächen vom Zeitpunkt der Probenahme im Jahreslauf abhängig und unterlag deutlichen Schwankungen von Jahr zu Jahr. Die Beziehungen zwischen Oberfläche und oberirdischer Trockensubstanzproduktion waren im einzelnen uneinheitlich; im grossen und ganzen aber liefen beide parallel.

Beim Vergleich der Oberflächen von Wiesen und Wäldern zeigte sich, dass die Gesamtoberflächen von Wiesen zwischen den Blattflächenindizes von Laubwäldern und denen von Nadelwäldern liegen. Eine Begründung für die Unterschiede wurde darin gesucht, dass verschiedene Anteile von einseitig und allseitig gemessenen Pflanzenteilen vorkommen und diese nicht ohne weiteres vergleichbar sind.

Zu den von ELLENBERG (1939) und VARESCHI (1951) geäusserten Vermutungen bezüglich der Einheitlichkeit der Oberflächenentwicklung trotz floristischer und struktureller Unterschiede konnte noch keine endgültige Stellungnahme erfolgen. Die vorliegenden Messergebnisse an kleinen Proben verschiedener Fazies und noch mehr der Vergleich verschiedener Bestände auf ähnlichen Standorten scheint sie jedoch zu bestätigen. Die von vielen Autoren festgestellte Standortsabhängigkeit der Oberflächenproduktion konnte durch die unterschiedlichen Werte der standörtlich abgestuften Probeplächen auch für Wiesen nachgewiesen werden.

Aus den methodischen Untersuchungen ergaben sich Empfehlungen für künftige Oberflächenbestimmungen an Wiesen. Mit Hilfe der Messtabelle für die Oberflächen gewölbter Organe und der Schätzskalen für Kräuter- und Grasblätter können die Bestimmungen mit relativ geringem Apparate- und Zeitaufwand durchgeführt werden.