Forstamtet Bibliotek
174-78.
(Sverige)

Reports no. 174—178

THE DRY MATTER PRODUCTION OF EUROPEAN BEECH

CARL MAR: MÖLLER, D. MÜLLER & JÖRGEN NIELSEN: Loss of branches in European Beech. S. 253—271.

CARL MAR: MÖLLER, D. MÜLLER & JÖRGEN NIELSEN: Respiration in stem and branches of Beech. S. 273—301.

D. MÜLLER: Die Atmung der Buchenblätter. S. 303—318.

D. MÜLLER: Die Blätter und Kurztriebe der Buche. S. 319—326.

CARL MAR: MÖLLER, D. MÜLLER & JÖRGEN NIELSEN: Graphic presentation of dry matter production of European Beech. S. 327—335.

(Reprint from Det forstlige Forsøgsvæsen i Danmark, XXI, 1954)

DIE ATMUNG DER BUCHENBLÄTTER

VON

D. MÜLLER

DIE ATMUNG DER BUCHENBLÄTTER

VON
D. MÜLLER

Pflanzenphysiologisches Institut der Universität, Kopenhagen
Eingegangen am 29sten Oktober 1953.

1. Ein wichtiger Faktor in der Stoffproduktion des Waldes ist die Atmung der Blätter. Hierbei wird organische Substanz verbrannt. Die Atmung der Buchenblätter besteht so gut wie ausschliesslich in einer Verbrennung von Kohlenhydrat (Zucker, Stärke) zu Kohlendioxyd und Wasser, also der entgegengesetzte Prozess wie bei der Photosynthese. Die Atmung hat einen Trockenstoffverlust, den sogenannten *Atmungsverlust,* zur Folge. Ein gewisser Teil des Stoffes, der durch Photosynthese aufgebaut wird, geht also bei der Atmung der Blätter wieder als Betriebskosten verloren. Es ist ein ziemlich grosser Prozentteil, Grössenordnung 20 %, von dem durch die Photosynthese gebildeten Zucker, der so durch die Atmung der Blätter wieder verbrannt wird. Deshalb wird die Atmung der Blätter zu einer der grossen Zahlen in der Stoffproduktionsgleichung. Und auf jeden Fall müssen Untersuchungen über Stoffproduktion sich ebenso gut mit Stoffverlusten wie mit Stoffeinnahmen beschäftigen, da der Überschuss des »Geschäfts«, die Stoffproduktion, sowohl von Ausgaben als auch von Einnahmen bestimmt wird.

Die Stoffproduktionsgleichung für Wald kann so formuliert werden:

Jährlicher Zuwachs = Bruttoproduktion — (Verlust an Wurzeln, Zweigen, Blättern und Früchten + Atmungsverlust in Wurzeln, Stamm, Zweigen und Blättern).

Diese Stoffproduktionsgleichung wurde zuerst von Boysen Jensen aufgestellt (1910, S. 57); in mehreren Arbeiten hat er teilweise zusammen mit Müller (1927, 1930) die einzelnen Grössen in der Gleichung für jungen Buchen (*Fagus silvatica*)

und junge Eschen (*Fraxinus excelsior*) zu bestimmen gesucht. Später hat Möller (1946) die Grössen in der Stoffproduktionsgleichung namentlich für ältere Buchen untersucht. In zwei Abhandlungen, die gleichzeitig in dieser Zeitschrift erscheinen, haben Möller, Müller & Nielsen gezeigt, wie gross der Zweigverlust und wie gross der Atmungsverlust in Stämmen und Zweigen von älteren Buchen ist.

Eine der bisher recht unsicher bestimmten Grössen ist der Stoffverlust bei der Atmung der Blätter. Diese Grösse in der Stoffproduktionsgleichung habe ich durch Analysen in den Sommern 1948—49 etwas genauer ermittelt. Die Versuche zerfallen in zwei Gruppen: Vorversuche, durch die die Abhängigkeit der Atmung von Temperatur, Blattbau und Blattalter bestimmt wurde, ausgeführt im Kopenhagener Laboratorium, und Hauptversuche, durch die die Atmung an Blättern von typischen Buchen in den Wäldern Seelands bestimmt wurden.

2. *Vorversuche.* Um die Abhängigkeit der Atmung von Temperatur, Blattbau und Blattalter zu bestimmen, wurde eine 80-jährige[1]) Buche im Botanischen Garten in Kopenhagen benutzt. 15 g Buchenblätter (Frischgewicht) wurden in einem 300 ml Erlenmeyerkolben angebracht, durch den mit konstanter Geschwindigkeit ein Strom von CO_2-freier, durchfeuchteter Luft geleitet wurde, bei einer Stromgeschwindigkeit von 5 Litern/Stunde. Der Erlenmeyerkolben mit den Blättern war in ein thermoreguliertes Wasserbad gesenkt, und die Temperatur wurde so gehalten, dass das Thermometer, dessen Kolben zwischen die Blätter hinabgesteckt war, die Versuchstemperatur hatte. Messungen wurden bei 10°, 15°, 20° und 25° vorgenommen. Das ausgeschiedne CO_2 wurde in 30 ml 0,05 n $Ba(OH)_2$ in einem langen Absorptionsrohr (Abb. 1) absorbiert. Hiervon wurden 25 ml zur Rücktitrierung mit 0,05 n HCl entnommen. Versuchszeit pro Einzelversuch 45 Min.; Blindversuche vor und nach den Versuchen; Näheres über die Methodik bei Müller (1947).

Die Versuchsresultate gehen aus Tabelle 1 und den Kurven auf Abbildung 2 hervor. Ausgesprochene Schattenblätter, die dadurch charakterisiert sind, dass 1 g Frischgewicht eine Blattfläche von 100 cm^2, einseitig gemessen, hat, weisen eine Atmung von 0,15 mg CO_2 pro 1 g Frischgewicht pro Stunde bei 10° auf. Der Quotient für eine Temperaturerhöhung von 10°, der so-

[1]) 91 cm Diameter in 1,3 m Höhe; in 2,5 m Höhe zweigegabelt.

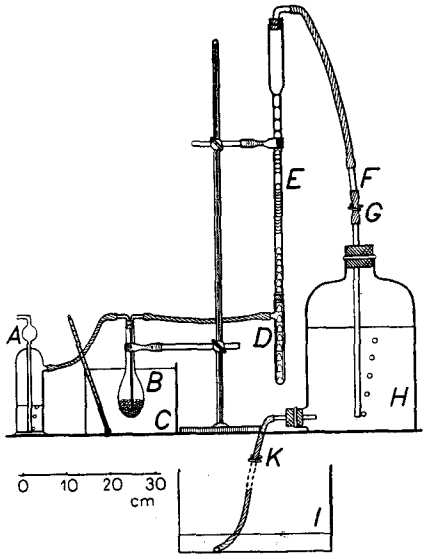

Abb. 1. Apparat zur Bestimmung der Kohlendioxydausscheidung mit Hilfe der Luftstrommethode. A konzentr. Na OH; B Pflanzenbehälter; C Wasserbad; D Barytrohr; E Absorptionsrohr; F Glasrohr, mit dem die Stromgeschwindigkeit reguliert wird; H Saugflasche. — Am besten wird die Erweiterung oben an E ziemlich gross gemacht.

TABELLE 1.

Einfluss von Temperatur und Blatttyp auf die Atmung der Buchenblätter. Alle Blattflächen einseitig gemessen. Je 1 g Frischgewicht waren die Arealzahlen: Lichtblätter bei 10° 62 cm², bei 15° 67 cm², bei 20° und 25° 61 cm², Schattenblätter 100 cm².

	Atmung in mg CO_2/Stunde			
	10°	15°	20°	25°
Lichtblätter				
26.—30. Juni pro 50 cm²	0,21	0,29	0,41	0.55
- 1 g Frischgewicht .	0,27	0,38	0,49	0,66
- 1 g Trockengewicht	0,66	0,98	1,30	1,75
Schattenblätter				
24. Juni pro 50 cm²	0,07	0,12	0,18	0,25
- 1 g Frischgewicht .	0,15	0,24	0,36	0,49
- 1 g Trockengewicht	0,39	0,62	0,95	1,28

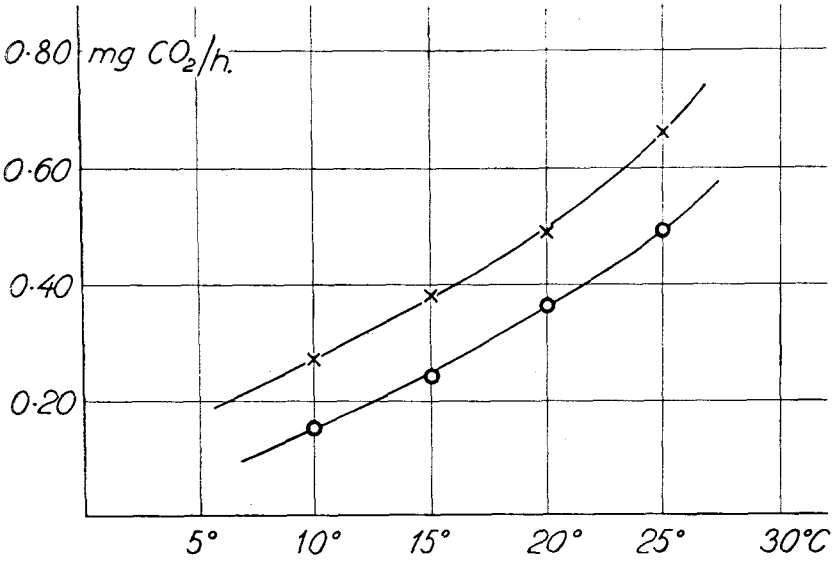

Abb. 2. Die Atmung der Buchenblätter bei verschiedenen Temperaturen. Ordinate: mg CO_2 je Stunde je 1 g Frischgewicht. Abscisse: Temperatur in Grad C. ×× Lichtblätter (26.—30. Juni), o o Schattenblätter (24. Juni). Vgl. Tabelle 1.

genannte $Q_{10}°$, ist von 10° bis 20° = 2,40, von 15° bis 25° = 2,04. Lichtblätter sind durch ein hohes Gewicht je Blattarealeinheit charakterisiert; in diesen Versuchen ist 1 g Frischgewicht = 61—67 cm^2 Blattareal einseitig gemessen. Bei den Lichtblättern steigert sich die Atmung pro 1 g Frischgewicht von 0,27 mg CO_2 /Stunde bei 10° bis 0,66 mg CO_2/Stunde bei 25°. $Q_{10}°$ ist von 10° bis 20° = 1,81, von 15° bis 25° = 1,74.

Die Temperatur-Atmungskurven für Buchen in Abb. 2 sind bei Reduktion der Atmung der Buchenblätter auf die mittlere Tagestemperatur in den verschiedenen Monaten angewandt.

Alter der Blätter. In derselben Weise, wie die Abhängigkeit der Atmung von Temperatur und Blattbau ermittelt wurde, konnte auch der Einfluss des Alters der Blätter untersucht werden. Von der obenerwähnten 80-jährigen Buche im Botanischen Garten wurden Blattproben für Atmungsuntersuchungen am ersten Tag nach Laubausbruch entnommen. Mit Zwischenräumen wurden weitere Proben bis zum 6. Oktober hin untersucht. *Sehr wichtig ist es, dass die Blätter immer vom demselben Bautypus sind, d. h. denselben »Lichtblattgrad« haben.* Wir wählten Blät-

TABELLE 2.

Einfluss des Blattalters auf die Atmung der Buchenblätter. Laubausbruch am 10. Mai. Alle Blattflächen einseitig gemessen. Alle Atmungsbestimmungen bei 20°.

Datum	mg CO_2/Stunde 50 cm² einseitig bei 20°	mg CO_2/Stunde pro 1 g Frischgewicht bei 20°	Trockenstoff in %	1 g Frischgewicht in cm² Blattareal
10. Mai 1951	1,05	1,85	26,7	87,6
16. — —	0,62	1,15	26,2	93,3
23. — —	0,49	0,82	32,4	83,3
1. Juni —	0,43	0,77	38,0	89,2
12. — —	0,30	0,57	41,0	95,2
25. — —	0,24	0,51	41,0	104,8
27. — —	0,38	0,56	44,6	74,0
29. — —	0,33	0,56	41,0	85,6
23. Aug. —	0,21	0,43	45,6	101,8
24. — —	0,25	0,41	44,6	82,3
6. Okt. —	0,25	0,42	52,2	84,3

ter wo 1 g Frischgewicht einem Blattareal von 82—95 cm² — einseitig gemessen — entsprach (immer 9 Uhr morgens abgepflückt). Blätter mit davon abweichenden Arealgewichten sind in Tabelle 2 mitgenommen. Die Atmung dieser Blätter weichen von dem der anderen ab. Obgleich die Blätter möglichst an derselben Stelle des Baumes gepflückt wurden, bekamen wir doch einige Schwankungen. Die Resultate gehen aus Tabelle 2 und

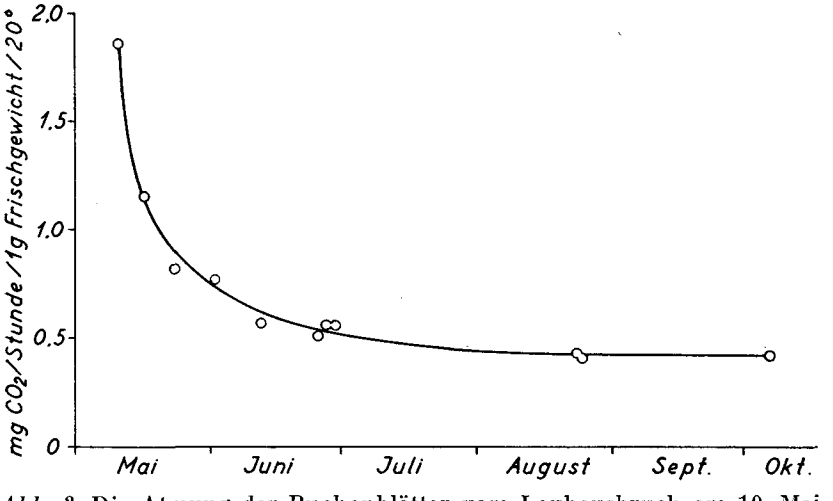

Abb. 3. Die Atmung der Buchenblätter vom Laubausbruch am 10. Mai bis zum 6. Oktober. Lichtblattgrad der Buchenblätter: 1 g Frischgewicht ungefähr 85 cm² einseitig gemessen, vgl. Tabelle 2. Ordinate: mg CO_2 je Stunde bei 20° je 1 g Frischgewicht. Abscisse: Datum.

Abbildung 3 hervor. Man sieht, dass die Atmung der eben entfalteten Blätter enorm hoch ist — ungefähr 4 mal so gross wie die Ruheatmung eines Menschen — beide pro Einheit Frischgewicht berechnet. Nach dem Laubausbruch fällt die Atmung schnell herab, aber noch am 1. Juni ist die Atmung doppelt so gross wie in der Zeit vom 15. Juni bis zum 6. Oktober. Ungefähr vom 15. Juni an bis zum 6. Oktober ist die Atmung der Blätter konstant 0,25—0,30 mg CO_2 pro 50 cm^2 (einseitig gemessen) pro Stunde bei 20° oder ungefähr 0,41—0,56 mg CO_2 pro 1 g Frischgewicht pro Stunde bei 20°. Mittels der Kurve in Abb. 3 wurden die Atmungswerte für Mai und für die erste Hälfte vom Juni korrigiert.

3. Der Wald, dem die Bäume entnommen wurden. Ca 85-jährige und ca 25-jährige Buchen wurden dem Allindelille Fredskov in der Mitte von Seeland, Dänemark (55°31'N, 11°46'E) entnommen. Einige 46-jährige Bäume wurden in dem in der Nähe liegenden Ll. Bögeskov vom Rande der Probefläche geholt, die in der Abhandlung Möller, Müller & Nielsen (1954 b) beschrieben ist. Stehende Masse, Höhe und Zuwachs sind u. a.

TABELLE 3.

Zahlen für die Probeflächen, aus denen Buchen zur Untersuchung der Atmung der Blätter entnommen wurden. Bonität und Zuwachs nach Carl Mar: Möller 1933. Alle Zahlen je ha.

	Stammzahlen, Stück	Grundfläche in m^2	Durchm. in cm in 1,3 m	Höhe in m	Total Masse in m^3	Bonität und Zuwachs
ca 25-jährige Buche, Abteilg. 5 in Allindelille Fredskov	7300	19,1	5,8	9,6	134	Bonität 1,3 Zuwachs 16,1 m^3 je ha/Jahr
ca 46-jährige Buche, Abteilg. 84 in Lille Bögeskov	1020 2090	22,8 5,1	16,8 5,6	17,8 9,2	234 33	Bonität 1,5 Zuwachs 15,5 m^3 je ha/Jahr
	3110	27,9	—	—	267	
ca 85-jährige Buche, Abteilg. 22 in Allindelille Fredskov	242 78	22,2 0,8	34,2	26,0 12,1	335 6	Bonität 2,0 Zuwachs 10,9 m^3 je ha/Jahr
	320	23,0	—	—	341	

TABELLE 4.

Angaben über die einzelnen Buchen, die bei der Analyse benutzt wurden.

Buche Nr.	Datum der Analyse	Alter des Baumes in Jahren	Durchm. in cm in 1,3 m Höhe	m³ Masse üb. d. Erde, Blätter nicht einbefast	Höhe in m	Blätter, Frischgewicht in kg	Blattareal, m²
13	9/8 47	22	8,3	0,044	11	2,25	—
12	8/8 47	24	8,1	0,039	10	2,37	—
11	10/8 47	24	7,3	0,031	11	1,65	—
10	14/8 48	28	7,2	0,026	10	1,01	8,0
9	10/8 48	28	6,7	0,025	11	1,36	10,3
8	7/8 48	28	7,5	0,031	11	1,60	12,9
7	4/8 47	46	18,7	0,28	18	7,5	—
6	2/8 47	46	15,3	0,18	17	7,1	—
5	16/8 48	48	17	0,20	17	6,7	58,5
4	31/7 47	83	34,0	1,25	26	41,2	—
3	9/8 49	85	30,4	1,04	26	23,1	137,5
2	17/8 48	86	32	1,19	26	15,9	137,5
1	11/8 48	90	32,5	1,15	24	24,5	186,8

aus Tabelle 3 ersichtlich. Die einzelnen Bäume, die analysiert wurden, sind in Tabelle 4 beschrieben; die Nummern in Tabelle 4 werden in Tabelle 5 verwendet.

4. Die Methodik bei den Atmungsbestimmungen. Die Bäume wurden etwa um 9 Uhr und nur bei trocknem Wetter gefällt. Die Zweige wurden gekappt und in Diameterklassen eingeteilt. Zweige unter 1 cm Durchmesser, darunter alle blattragenden Zweige, wurden in Bündeln gesammelt. Es wurde dafür gesorgt, dass jedes Zweigbündel einen Quotenteil der Zweige der unteren, mittleren und obersten Partie der Krone enthielt; man konnte daher sagen, dass jedes Zweigbündel die Blattmasse des Baumes repräsentierte. Die Zweigbündel wurden gewogen, und an dem zur Analyse bestimmten Bündel wurden die Blätter abgepflückt, eine umständliche Arbeit, bei der 3 Mann 1—2 Stunden lang beschäftigt waren. Die Blätter wurden beim Abpflücken in 2 Bündel geteilt: die von Langtrieben und die von Kurztrieben, wobei Jahrestriebe, die kürzer waren als 0,5 cm, zu den Kurztrieben gerechnet wurden. Es wurden Proben zur Arealbestimmung der Blätter von Langtrieben und Kurztrieben entnommen. Aus dem Gewicht und dem Areal der Proben wurde das Frischgewicht und das Gesamtareal der Blätter des Baumes bestimmt.

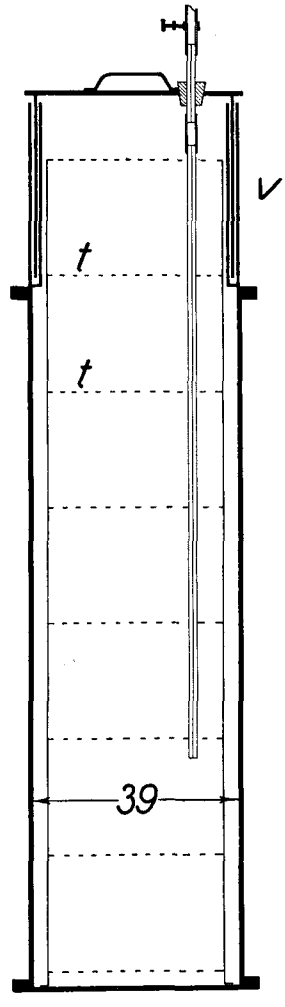

Abb. 4. Behälter zur Bestimmung der Atmung in Blättern. t—t sind 2 von den 8 Drahtnetzflächen, auf denen die Blätter verteilt werden. V ist der Wasserverschluss. Höhe des Behälters 150 cm, Durchmesser 39 cm.

Die abgepflückten Blätter, z. B. 1,11 kg Frischgewicht, wurden dann in einem grossen innen paraffinierten Eisenbehälter mit Wasserverschluss angebracht (Abb. 4). In dem Behälter war ein Stativ mit Fächern aus Stahldrahtnetz befestigt, auf denen die Blätter in ziemlich dünnen Schichten angebracht waren. Durch den Deckel führte ein Barometerrohr hinab bis ca 0,4 m

vom Boden des 1,5 m hohen Behälters. Waren die Blätter auf dem Stativ verteilt und dieses in dem Eisenbehälter angebracht, wurde Wasser in den Wasserverschluss gegossen; der Deckel wurde aufgesetzt, und das Barometerrohr, das durch einem Gummipropfen im Deckel hervorstack, wurde geschlossen. Der Behälter wurde an die Nordseite des Hauses gestellt und mit Zwischenräumen wurden der Behälterluft Luftproben entnommen, die in einem Luftanalyseapparat auf CO_2 analysiert wurden.

Ohne Zweifel wird die Ausscheidung von CO_2 aus den Blättern mit grosser Genauigkeit bestimmt. Der Fehler bei der Methode besteht darin, dass die Temperatur sich bei den Versuchen im Waldlaboratorium nicht regulieren lässt. In der Versuchszeit wurde mit Hilfe von Maximum-Minimum-Thermometern in und an den Respirationsbehältern die mittlere Temperatur genommen, und die gefundenen Zahlen für Respiration wurden nach den Kurven in Abb. 2 auf 15° reduziert. Es folgt hier ein einzelner Versuch, um die Berechnung usw. zu zeigen.

Beispiel: In Behälter 3 wurden 191 g Blätter von Langtrieben und 921 g Blätter von Kurztrieben angebracht, im ganzen 1112 g Blätter, Frischgewicht. Barom. 763 mm, Temp. in der Versuchszeit 16°—14°. Luftanalyse bei Start 0,51 % CO_2 im Behälter (erste Luftanalyse immer einige Stunden nach Schliessung des Behälters), Luftanalyse 4 Stunden später 0,94 % CO_2 (Volumen des Behälters — Volumen der Blätter = 166,3 Liter). In 4 Stunden gebildet 0,43 % CO_2 = 0,722 Liter CO_2 = 130 g CO_2. Pro 1 kg Blätter, Frischgewicht, pro 24 Stunden gebildet:

$$\frac{1{,}30 \times 1000 \times 24}{1112 \times 4} = 7{,}0 \text{ g } CO_2 \text{ bei } 15°.$$

Der Stoffverlust bei der Atmung der Buchenblätter. Aus Tabelle 5 ersieht man die Atmung pro 24 Stunden pro kg Blätter, Frischgewicht, bei 15°, die Zahlen, die bei den Analysen im Walde gefunden wurden. Wir erkennen daraus, dass die Atmung bei 15° im Durchschnitt 6,8 g CO_2 pro 1 kg Blätter Frischgewicht pro 24 Stunden ist; das gibt 0,28 mg CO_2 pro Stunde pro 1 g Frischgewicht von Blättern und ist in bester Übereinstimmung mit dem, was durch Laboratoriumversuche in Kopenhagen ermittelt worden ist (Abb. 2). Ferner ist in Tabelle 5 das Frischgewicht der Blätter je ha Wald und das Blattareal, einseitig gemessen, je ha Wald, ausgehend von den Zahlen in Tabelle 3 und 4, berechnet. Um nun den jährlichen Trockenstoffverlust bei der Atmung der Buchenblätter zu finden, habe ich zuerst die Respi-

TABELLE 5.

Die Atmung der Buchenblätter, Frischgewicht, und Areal je ha Wald. Angaben über Probeflächen und über die einzelnen Bäume in Tabelle 3 und 4.

	Baum Nr.	Atmung der Blätter je 1 kg Frischgewicht je 24 Stunden bei 15°	Frischgewicht der Blätter je ha Wald	Blattareal einseitig gemessen je ha Wald
ca 25-jährige Buche	8	6,4 g CO_2	7,0 t	5,6 ha
	9	6,7 —		
	10	6,8 —		
ca 46-jährige Buche	5	7,3 g CO_2	9,0 t	7,9 ha
ca 85-jährige Buche	1	7,0 g CO_2	7,7 t	5,6 ha
	2	7,6 —		
	3	6,1 —		
Mittelwert:		6,84 g CO_2		

ration der Blätter je 1 kg Frischgewicht je 24 Stunden berechnet, bei der mittleren Tagestemperatur in der Zeit, in der die Blätter entfaltet sind. Die mittlere Zeit für den Laubausbruch und den Laubfall ist nach Bruun (1919) auf den 11. Mai bzw. 21. Oktober angesetzt, — i. g. 164 Tage vom Laubausbruch bis zum Laubfall. Die mittlere Temperatur für jede 24 Stunden in den 164 Tagen wurde durch graphische Interpolierung bestimmt auf Grund der in der meteorologischen Station Döjringe in der Mitte von Seeland gefundenen mittleren Temperatur, die die folgende war: 16. April 5,7°; 16. Mai 11,0°; 16. Juni 14,5°; 16. Juli 16,2°; 16. August 15,4°; 16. Sept. 12,1°; 16. Okt. 7,8° und 16. Nov. 3,7°.

TABELLE 6.

	Mittlere Tagestemperatur in Gr. C	g CO_2 gebildet durch Atmung bei der mittleren Tagestemperatur je 1 kg Blätter Frischgewicht je 24 Stunden
11. Mai	10,1°	20,9
21. —	11,6°	11,6
31. —	12,7°	9,5
10. Juni	13,9°	8,4
21. —	14,8°	6,8
1. Juli	15,4°	7,0
22. —	16,1°	7,3
15. Aug.	15,4°	7,0
30. —	13,9°	6,4
15. Sept.	12,2°	5,7
30. —	10,1°	4,9
16. Okt.	7,8°	4,1

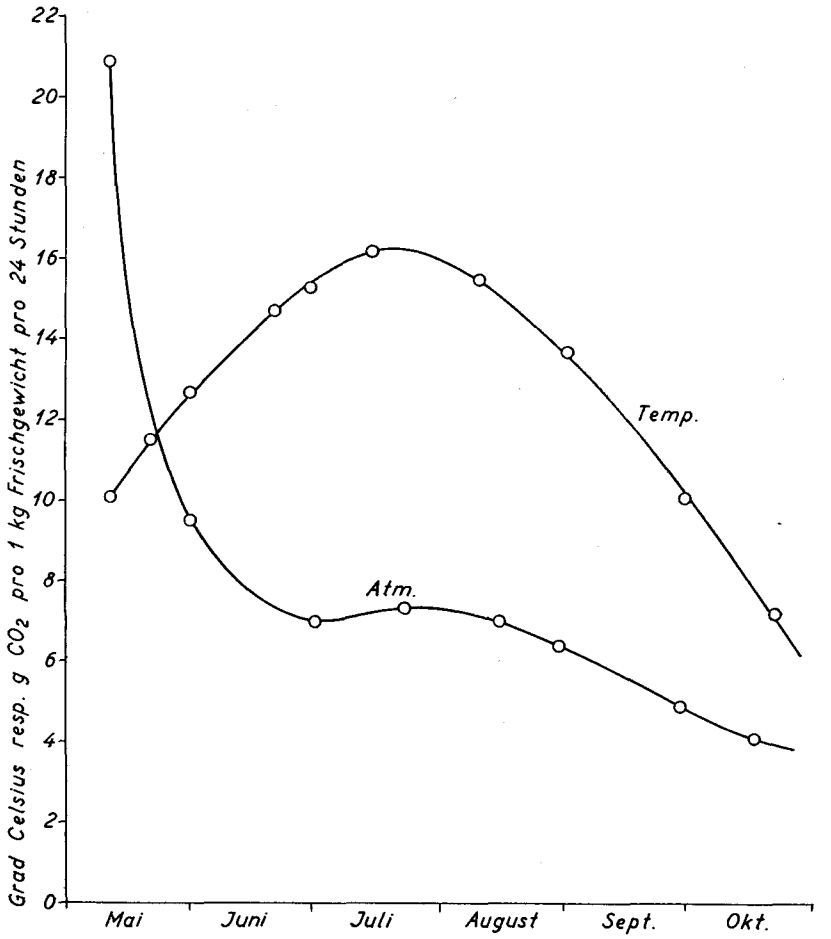

Abb. 5. Die Atmung der Buchenblätter vom Laubausbruch am 11. Mai bis zum Laubfall am 21. Oktober auf die mittlere Tagestemperatur reduziert. Ordinate: Für die Kurve *Temp* gleich mittlere Tagestemperatur in Celsiusgrade in der Mitte von Seeland, Dänemark; für die Kurve *Atm* gleich Atmung in g CO_2 pro 24 Stunden pro 1 kg Buchenblätter Frischgewicht auf die mittlere Tagestemperatur reduziert.

Ausgehend von der mittleren Temperatur der einzelnen Tage (24 Stunden) und von der Atmung der Blätter je 1 kg Frischgewicht je 24 Stunden bei 15° ist die Atmung innerhalb der einzelnen 24 Stunden berechnet, indem die mittlere Zahl für die Atmung — 6,84 g CO_2 pro kg Frischgewicht pro 24 Stunden bei 15° — reduziert ist. Für die Tage vom 11. Mai bis zum 15. Juni sind diese auf die mittlere Tagestemperatur reduzierten Werte

ausserdem nach Abb. 3 auf das Alter reduziert. Die so gewonnenen Zahlen sind aus Abb. 5 ersichtlich.

Wir sehen, wie die tägliche Atmung vom Laubausbruch bis ungefähr zum 1. Juli hin herabfällt, trotz steigender mittlerer Tagestemperatur. Dieser Abfall wird durch das Altern der Blätter verursacht. Der Abfall der Atmung von ungefähr Mitte Juli ab ist nur durch das Fallen der mittleren Tagestemperatur verursacht.

Durch die Atmung wurde vom 11. bis zum 31. Mai, einschliesslich beider Tage, 264 g CO_2 pro 1 kg Buchenblätter, Frischgewicht, gebildet. Die Zahlen für die übrigen Monate sind folgende: Juni 230 g, Juli 224 g, August 213 g, September 170 g und Oktober 91 g CO_2, *insgesamt also vom 11. Mai bis zum 21. Oktober 1192 g CO_2 (= 683 g Trockenstoff) je 1 kg Blätter, Frischgewicht, oder 3003 g CO_2 (= 1720 g Trockenstoff) je 1 kg Blätter Trockenstoff* (indem der durchschnittliche Trockenstoffprozent der Buchenblätter 39,7 ist).

Wenn 7,3 t Blätter, Frischgewicht, je ha vorhanden sind, so wie im Durchschnitt der zwei Probeflächen, werden im Mai 1927 kg CO_2 je ha Wald durch die Atmung der Blätter gebildet, im Juni 1679 kg, im Juli 1635 kg, im August 1555 kg, im September 1241 kg und im Oktober 664 kg CO_2; im ganzen vom 11. Mai bis zum 21. Oktober 8701 kg CO_2 pro ha Wald.

Die durch die Atmung gebildete CO_2-Menge wird durch Multiplikation mit 0,5728 zu Trockenstoff umgerechnet, da der Kohlenstoffgehalt in der Trockensubstanz der Buchenblätter 47,61 % beträgt[1]). Daraus ergibt sich, dass 1 kg CO_2 durch Atmung gebildet einen Verlust an Trockensubstanz von 0,5728 kg erleidet. So wurde der Trockenstoffverlust bei der Atmung der Blätter Monat für Monat berechnet, und das ergibt folgende Zahlen:

11.—31.	Mai	1104 kg	Trockenstoff	verbrannt durch die Atmung der Blätter	je ha Wald
	Juni	962 -	—	—	—
	Juli	937 -	—	—	—
	Aug.	891 -	—	—	—
	Sept.	711 -	—	—	—
1.—21.	Okt.	380 -	—	—	—
		4985 kg	—	—	—

[1]) Die Buchenblätter für die C-Analyse wurden am 27. Juli 1951 abgepflückt. Die Blattprobe bestand aus Blättern zu 30 % von Langtrieben und 70 % von Kurztrieben.

Im ganzen wurden 4985 kg Trockenstoff, 5,0 t, durch die Atmung der Blätter je ha Buchenwald veratmet, wenn 7,3 t Blätter, Frischgewicht, je 1 ha Wald vorhanden sind.

NB: Es ist für Tag und Nacht mit derselben Atmung im Blatt gerechnet, abhängig von der mittleren Tagestemperatur[1]), denn wenn man aus den verschiedenen Verlusten die Bruttoproduktion errechnen soll, muss man mit der Atmung bei den Blättern am Tage und mit reeller Photosynthese rechnen. Die reelle Photosynthese findet man durch Addition des Wertes für die Atmung zum Werte für die scheinbare, die apparente Photosynthese.

Diese Zahl, *5,0 t Trockenstoff,* gilt, wenn 7,3 t Buchenblätter, Frischgewicht, je ha vorhanden sind, so wie die mittlere Zahl für die Probeflächen mit 25-jähriger und 85-jähriger Buche. Das Blattgewicht eines 46-jährigen Buchenbestandes wurde von nur drei Bäumen ausgehend auf 9,0 t je ha bestimmt. Vielleicht ist die Zahl zu gross; es ist auch denkbar, dass die Zahl richtig und nur deshalb so gross ist, weil der Bestand der Durchforstung bedarf.

Fehler. Die gefundenen Zahlen sind nach meiner Meinung innerhalb ± 10 % richtig, vorausgesetzt, dass die Blattmasse 7,3 t Frischgewicht je ha beträgt und Belaubung und Laubfall auf den 11. Mai bzw. 21. Oktober fallen. Einer Fehlerquelle ist die, dass der Laubfall ziemlich undefiniert ist. Das Datum des 21. Oktobers ist der Zeitpunkt, an dem die Hälfte des Laubes bei Buchen in Kopenhagen abgefallen ist (Bruun). Nun sterben die Buchenblätter, im Gegensatz zu den Blättern vieler anderer Bäume, ganz oder teilweise vor dem Laubfall. Die Zahl für die Atmung der Blätter im Oktober dürfte daher zu gross sein — sie muss vielleicht um etwa 0,1 t Trockenstoff pro ha reduziert werden.

Die Buchenblätter haben im Laufe von 164 Tagen, vom 11. Mai bis zum 21. Oktober, eine Atmung, bei der im ganzen etwa 5,0 t Trockenstoff je ha Wald veratmet wird. Ein dänischer Buchenwald mit einer Bonität 2 hat nach den Untersuchungen Möller's (1946) im Durchschnitt 6,8 t Blätter Frischgewicht pro ha; das entspricht einem Trockenstoffverlust durch die Atmung der Blätter von 4,6 t pro ha. Wenn diese Zahl in ein *Stoffproduktionsdiagramm* von dem von Möller (1946, S. 229) inspirierten Typ eingesetzt wird, so bekommt man für Buche ein

[1]) darunter wird die mittlere Temperatur von 24 Stunden verstanden.

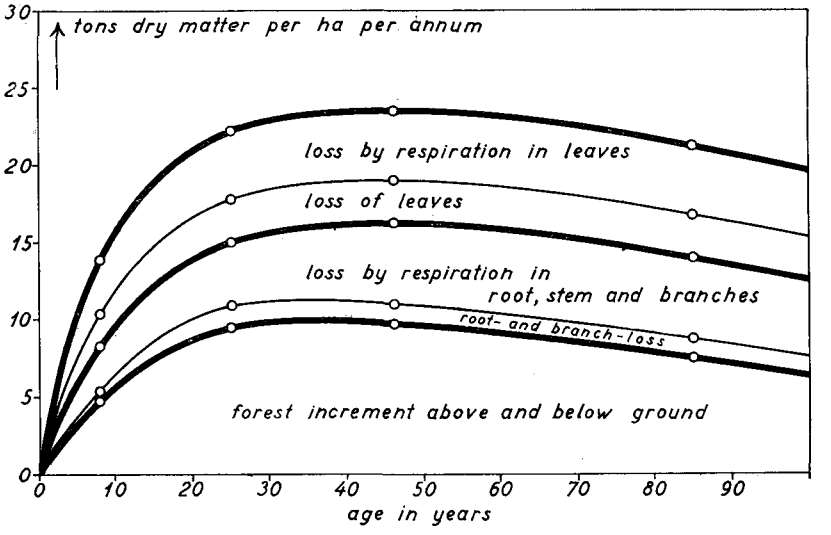

Abb. 6. Stoffproduktionsdiagramm für Buche (*Fagus silvatica*), 2,0 Bonität, in Dänemark. Die oberste dick gezeichnete Kurve gibt die Bruttoproduktion an; die mittlere dick gezeichnete Kurve gibt die Nettoproduktion der Blätter an; die unterste dick gezeichnete Kurve gibt den forstlichen Zuwachs über und unter der Bodenoberfläche an, alles in t Trockenstoff pro ha und Jahr (Möller, Müller & Nielsen 1954 c).

Stoffproduktionsdiagramm wie Abb. 6 zeigt. Die Zahlen für die Atmung in Stämmen, Ästen und Zweigen bei älteren Bäumen ersieht man aus einer Abhandlung, die gleichzeitig in dieser Zeitschrift erscheint. Aus dem Stoffproduktionsdiagramm sieht man, dass *die Bruttoproduktion der Buche (Dänemark, Bonität 2,0) 22—24 t Trockenstoff pro ha pro Jahr ist.* Das ist eine hohe Bruttoproduktion, kaum vereinbar mit den Maximalwerten für die Photosynthese, die seinerzeit bei Versuchen in Sorö in der Mitte von Seeland gefunden wurden (Boysen Jensen 1929 u. 1932, S. 44), nämlich eine maximale reelle Photosynthese von 3,5—4 mg CO_2 je 50 cm² Blättfläche je Stunde bei den ausgesprochensten Lichtblättern von Buchen, und 1,2 mg bei den ausgesprochenen Schattenblättern. Nach Polster (1950) ist die reelle Photosynthese 4,9 mg CO_2 (höchste Tagesleistung), resp. 3,6 mg CO_2 (mittlere Tagesleistung) pro 50 cm², einseitig gemessen[1]) pro Stunde von 8-jährigen, freistehenden Buchen. Die Angaben von Boysen Jensen und von Polster stim-

men gut überein. Trotzdem sind die Werte doch vielleicht etwas zu niedrig, besonders die Werte für Lichtblätter. Es wäre wünschenswert, die Photosynthese der Buchenblätter mit der verbesserten Technik, die jetzt zur Verfügung steht, von neuem zu bestimmen. *Eine genauere Analyse der Grössen der Stoffproduktionsgleichung kann Hinweise über die Maximalgrösse der Photosynthese je Blattarealeinheit geben.*

Beim Abschluss dieser Arbeit erlaube ich mich, der Direktion der Carlsen Langes Legatstiftelse ergebenst für die Unterstützung, durch die die Untersuchung ermöglicht worden ist, zu danken. Ferner danke ich aufs wärmste Forstkandidat Jörgen Nielsen und Gartenbaukandidat Frau Ella Jörgen Nielsen, die mit stets wachem Interesse bei der Arbeit behilflich waren, sowie Professor, Dr. phil. P. Boysen Jensen für die Diskussion des Themas. Endlich bin ich sehr dankbar für die vortreffliche praktische und theoretische Hilfe des Königl. Forstmeisters Th. Kaspersen, des Fräulein mag. scient. Lise Schou und Frau Erika Löhr, die die Respirationsbestimmungen bei den Vorversuchen in Kopenhagen ausgeführt haben. Für Unterstützung bei der Übersetzung bin ich dem Rask-Ørsted Fond zu Dank verpflichtet.

ZUSAMMENFASSUNG

In den Wäldern auf Seeland, Dänemark, wurde die Atmung der Blätter von Buche (*Fagus silvatica*) bestimmt. Die Versuchsbäume waren 25, 46 und 85 Jahre alt. Die Atmung wurde in Durchschnittsproben von 1—2 kg Frischgewicht der Blätter luftanalytisch untersucht und ergab Anfang August im Mittel 6,8 g CO_2 je 1 kg Frischgewicht je 24 Stunden bei 15°. Ausserdem wurde im Laboratorium die Abhängigkeit der Atmung der Buchenblätter von Temperatur, Blattbau (Lichtblattgrad) und Alter untersucht (Abb 2 u. 3). Die Blätter von *Fagus* sind in Dänemark durchschnittlich von 11. Mai bis zum 21. Oktober, also 164 Tage, entfaltet. Die Atmung — 6,8 g je 1 kg Frischgewicht je 24 Stunden bei 15° — wurde auf die mittlere Temperatur der einzelnen Tage zwischen 11. Mai und 21. Oktober reduziert und nach der Kurve in Abb. 3 auf Blattalter korrigiert. Hieraus wurde die Atmung je 1 kg Frischgewicht je Monat gefunden. Das ergab folgende Werte: Mai 264 g CO_2, Juni 230 g, Juli 224 g, August 213 g, September 170 g und Oktober 91 g, insgesamt 1192 g CO_2 (= 682,8 g Trockenstoff) je 1 kg Blätter, Frischgewicht, oder 3003 g

[1]) Polster schreibt pro 1 dm^2; das muss 1 dm^2, zweiseitig gemessen sein. Denn S. 40 gibt er an, dass 1 g Frischgewicht von Buchenblätter durchschnittlich = 155 cm^2 Blattoberfläche hat, also = 77,5 cm^2 einseitig gemessen. Dies ist in Übereinstimmung mit den Zahlen, die für dänische Buchen gefunden worden sind, indem bei diesen 1 g Frischgewicht durchschnittlich 80 cm^2 ist, einseitig gemessen (Müller 1954).

CO_2 (= 1720 g Trockenstoff) je 1 kg Blätter Trockenstoff, indem der durchschnittliche Trockenstoffprozent der Buchenblätter 39,7 ist. Da der C-Gehalt im Trockenstoff der Buchenblätter 47,1 % ist, entspricht 1 kg CO_2 durch Atmung gebildet einem Verlust an Trockensubstanz von 0,573 kg. Daraus ergibt sich: *Wenn die Laubmenge je ha Buchenwald 7,3 t Frischgewicht beträgt, wird in Dänemark somit vom 11. Mai bis zum 21. Oktober 5,0 t Trockenstoff durch Atmung in den Blättern verbrannt, ungefähr 20 % der durch Photosynthese gebildeten organischen Substanz.*

LITERATUR

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

Boysen Jensen, P.: Studier over Skovtræernes Forhold til Lyset. Dansk Skovforen. Tidsskr. *14,* 5—31. *1929.*

Boysen Jensen, P.: Undersøgelser over Stofproduktionen i yngre Bevoksninger af Ask og Bög II (Untersuchungen über die Stoffproduktion in jungen Beständen von Esche und Rotbuche II). Det forstlige Forsögsväsen i Danmark *10,* 365—391. *1930.*

Boysen Jensen, P.: Die Stoffproduktion der Pflanzen. 108 p. Jena *1932.*

Boysen Jensen, P. & D. Müller: Undersøgelser over Stofproduktionen i yngre Bevoksninger af Ask og Bög (Untersuchungen über die Stoffproduktion in jungen Beständen von Esche und Rotbuche). Det forstlige Forsögsväsen i Danmark *9,* 221—268. *1927.*

Bruun, A.: Iagttagelser over Dato for Lövspring, Blomstring, Frugtmodning og Lövfald i Aarene 1887—1915. Den kgl. Veterinær- og Landbohöjskole. Aarsskrift p. 308—316. *1919.*

Müller, D.: Vejledning ved Övelser i Planteanatomi og Plantefysiologi. 2. Udg. København *1947.*

Müller, D.: Bögens Dvärggrene. Dansk Skovforen. Tidsskr. *32,* 363—365. *1947.*

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

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

Möller, Carl Mar:: Untersuchungen über Laubmenge, Stoffverlust und Stoffproduktion des Waldes. Vordruck 1945. Det forstlige Forsögsväsen i Danmark *17,* 1—292. *1946.*

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

Möller, Carl Mar:, D. Müller & Jörgen Nielsen: Loss of branches at beeches. Det forstlige Forsögsväsen i Danmark *21,* 253—271. *1954 b.*

Möller, Carl Mar:, D. Müller & Jörgen Nielsen: Graphic presentation of dry matter production of beech. Det forstlige Forsögsväsen i Danmark *21,* 327—335. *1954 c.*

Polster, H.: Die physiologischen Grundlagen der Stofferzeugung im Walde. 96 p. München *1950.*