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 BLÄTTER UND KURZTRIEBE DER BUCHE

VON
D. MÜLLER

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

Die Buche, *Fagus silvatica L,* bildet Lichtblätter und Schattenblätter; d. h. es gibt nicht nur zwei Typen, sondern alle möglichen Übergangsformen zwischen den am meisten ausgeprägten Lichtblättern und den am meisten ausgeprägten Schattenblättern. Als Mass für den Lichtblattgrad resp. Schattenblattgrad bestimmt man am besten das Blattareal je 1 g Frischgewicht der Blätter, incl. Blattstiel.

Ausgesprochene Lichtblätter haben auf 1 g Frischgewicht ein Blattareal von ungefähr 50 cm², einseitig gemessen, und ausgesprochene Schattenblätter haben auf 1 g Frischgewicht ein Blattareal von 130 cm², beides Anfang August. Im Durchschnitt hat 1 g Frischgewicht Buchenblätter von 24-jährigen bis 85-jährigen Buchen in geschlossenen Beständen im August ein Blattareal von 80 cm², einseitig gemessen[1]).

Im Anschluss an Untersuchungen über die Atmung der Buchenblätter wurde untersucht, ob die Lichtblätter auf *Langtrieben* (Jahrestrieb über 0,5 cm lang) oder auf *Kurztrieben* (Jahrestrieb unter 0,5 cm lang) sitzen. Die Ergebnisse sind in Tabelle 1 und 2 zu finden. Die Nummern der Bäume beziehen sich auf die Abhandlung Möller, Müller & Nielsen (1954), wo die einzelnen Bäume und die Probeflächen, von denen die Bäume herrühren, beschrieben sind.

Wie aus Tabelle 1 hervorgeht, können sowohl Langtriebe wie Kurztriebe ausgesprochene Lichtblätter und ausgesprochene Schattenblätter tragen. Zwar sitzen die allerdicksten Lichtblätter auf Langtrieben im Wipfel und die allerdünnsten Schattenblät-

[1]) Polster findet für 8-jährigen freistehenden Buchen im Durchschnitt 1 g Frischgewicht = 77,5 cm², einseitig gemessen.

TABELLE 1.

Blattareal je 1 g Frischgewicht und prozentischer Trockenstoffgehalt der Buchenblätter. Probenentnahme 11. u. 13. August 1950. Betr. Beschreibung der Bäume und der Probeflächen siehe Möller, Müller & Nielsen (1954).

Buche No.	Alter des Baumes in Jahren	1 g Blätter, Frischgewicht, hatte das untensten. Areal in cm² einseitig gemessen					Trockenstoff in %	
		Oberste Langtriebe	Oberste Kurztriebe	Unterste Langtriebe	Unterste Kurztriebe	Durchschn.s Probe	Oberste Blätter	Unterste Blätter
17*)	19	95	—	—	124	117	40,2	35,2
16	24	63	71	—	127	90	47,8	35,8
15	29	56	65	67	116	80	49,4	37,2
14	85	50	52	86	136**)	79	53,2	39,8

*) Unterdrückter Baum

**) Blätter von niedrig sitzenden Wasserreisern hatten ein Areal von 154 cm² (einseitig gemessen) je 1 g Frischgewicht

TABELLE 2.

Durchschnittliches Arealgewicht von Buchenblättern teils von Langtrieben, teils von Kurztrieben entnommen. Beschreibung der Bäume und der Probeflächen siehe Möller, Müller & Nielsen (1954).

Buche No.	Alter des Baumes in Jahren	1 g Blätter, Frischgewicht, hatte das untensteh. Areal in cm² einseitig gemessen			Prozent der Blattmasse auf Kurztrieben	
		Blätter von Langtrieben	Blätter von Kurztrieben	Durch-Schnitt	% des Frischgewichts	% des Blattareals
13	24	—	—	—	48	—
12	24	—	—	—	53	—
11	24	—	—	—	66	—
10	28	—	—	79	75	—
9	28	59	83	77	72	78
8	28	64	90	81	65	73
7	46	—	—	—	77	—
6	46	—	—	—	81	—
5	48	87	87	87	82	—
4	83	—	—	—	92	—
3	85	56	63	60	70	74
2	86	87	87	87	76	—
1	90	—	—	79	57	—
					M = 70 %	

ter auf Kurztrieben im untersten Kronenteil — ja, die ausgeprägtesten Schattenblätter der Buche, die ich je gesehen habe, finden sich auf ganz niedrig stehenden Wasserreisern, wo 1 g Blatt, Frischgewicht, ein Areal von 154 cm^2 hatte; aber wie aus Tabelle 1 hervorgeht, kommen im Wipfel auch Lichtblätter auf Kurztrieben vor. Wir sehen auch, dass die Blätter der untersten Langtriebe als Schattenblätter zu charakterisieren sind. *Kurztriebe werden nicht nur da gebildet, wo Schattenblätter vorherrschen, Langtriebe nicht nur da, wo Lichtblätter vorherrschen.* Es muss mehr die relative Beleuchtungsstärke im Bildungsbereich der Triebe sein, die darüber entscheidet, ob Langtriebe oder Kurztriebe ausgebildet werden, d. h. wenn die Beleuchtungsstärke im Bildungsbereich eines Triebes klein ist, aber immerhin grösser als im Bildungsbereich der benachbarten Triebe, so wird jener erstgenannte Trieb zu einem Langtrieb mit Schattenblättern.

Es ist erörtert worden, ob ausgesprochene Schattenblätter überhaupt positive Stoffproduktion haben oder ob die extremen Schattenblätter nur ein Kampfmittel gegen andere Bäume sind. Untersuchungen über unterdrückte junge Buchen, *Fagus silvatica,* und unterdrückte junge Eschen, *Fraxinus excelsior,* (Boysen Jensen & Müller (1927), wo die unterdrückten Bäume als Klasse 3 bezeichnet sind) ausschliesslich mit Schattenblättern, zeigen, dass auch recht ausgesprochene Schattenblätter positive Stoffproduktion der Bäume ergeben. Man könnte sich jedoch denken, dass ausgesprochene Schattenblätter in der Krone eines dominierenden Baumes die Stoffproduktion herabsetzen, weil die Schattenblätter durch ihre Transpiration die Wasserbilanz des Baumes beeinflussen[1]). Wenn die ausgeprägten Schattenblätter in einer Baumkrone so stark transpirieren, dass den Lichtblättern Wasser entzogen wird, und die Spaltöffnungen darum geschlossen werden, dann können diese Schattenblätter die Stoffproduktion herabsetzen. Unter den vielen erblich verschiedenen Buchenformen bilden einige wohl nicht so ausgeprägte Schattenblätter in der Krone wie andere. Solche Buchen, die nicht ex-

[1]) Es ist zwar möglich, dass die Buche in Bezug auf Transpiration sich wie die Fichte verhält: Dieser Baum setzt, nach den sehr wichtigen Untersuchungen vom Pisek & Tranquillini (1951), bei eintretender Trockenheit die Transpiration der unteren Schattennadeln *schneller* und *stärker* herab als die der oberen Lichtnadeln. *Das Verhalten der Buche in dieser Beziehung sollte untersucht werden.*

treme Schattenblätter in der Krone zu bilden vermögen, ergeben wahrscheinlich die grösste Stoffproduktion[1]). Bei der Veredlung und Auswahl von Buchentypen sollte man diese Frage berücksichtigen. Gegen die Annahme einer grösseren Stoffproduktion von Buchen ohne extreme Schattenblätter spricht vielleicht, dass Schattenhölzer eine ungefähr 50 % grössere Stoffproduktion haben als die ihnen am nächsten verwandten unter den Lichthölzern. So ist die Stoffproduktion von Buche grösser als die von Eiche, die von Fichte grösser als die von Kiefer.

Der prozentuale Gehalt an Trockenstoff in den Buchenblätter steigt von den untersten Zweigen an aufwärts. Bei Untersuchungen Anfang August — die Bäume wurden immer 9 Uhr morgens gefällt — enthielten die untersten Blätter 30—40 % Trockenstoff, die obersten Blätter 40—53 % Trockenstoff.

Die prozentuale Verteilung der Blätter auf Lang- und Kurztrieben. Als Kurztrieben werden solche Triebe bezeichnet, bei denen der Jahrestrieb unter 0,5 cm lang ist. Der Buchenkurztrieb hat in der Regel 3 oder 5 Blätter. Ein Kurztrieb mit 5 Blättern ähnelt sehr stark einem fingerförmig geteilten Blatt.

Wie aus Tabelle 2 hervorgeht, sitzen die meisten der Buchenblätter auf Kurztrieben, durchschnittlich 70 % des Frischgewichtes der Blätter. Welchen Anteil die Kurztriebblätter im Blattareal der Buchen ausmachen, wurde leider nur in ein paar Fällen ermittelt. Weil aber die Kurztriebblätter doch durchschnittlich mehr Schattenblattcharakter haben, machen sie einen noch grösseren Anteil im Blattareal der Bäume als im Frischgewicht der Blattmasse aus.

Die für das Dickenwachstum der Stammteile verwendeten Stoffe kommen zum grössten Teil aus dem Photosynthese-Über-

---

[1]) Diese Frage der Bedeutung der extremen Schattenblätter für die Stoffproduktion ist auch experimentell zugänglich, da man durch Amputation den Einfluss der innersten Kronenteile auf den Zuwachs untersuchen kann. Craib (1939) findet in Süd-Afrika keine merkbare Wirkung auf die Stoffproduktion, wenn 25 % der Nadeln von Föhren entfernt wird. So haben Ladefoged (1946) und Lundh (1924) bei Coniferen gefunden, dass die Beseitung der niedrigsten Kronenteile den Zuwachs fördert. Dengler (1935 l. c. S. 454 u. 477) zieht aus älteren deutschen Versuchen den gleichen Schluss. Möller (1946) hat diese und die älteren deutsch-österreichischen Versuche mit verschiedenen starker Aufästung kritisch revidiert und kam zu dem Schluss, dass die Stoffmenge, die von den untersten Ästen dem Baum zugeführt wird, gegen Null konvergiert, und jedenfalls erlauben die Versuche nicht mit Sicherheit den Schluss zu ziehen, dass die untersten Äste eines Baumes von negativem Wert sind.

schuss der Kurztriebblätter, während der Photosynthese-Überschuss der Langtriebblätter zum grossen Teil für das Wachstum und die Knospenbildung der Langtriebe selbst verwendet wird[1]).

Das zeigt sich aus folgender Überlegung: Erstens, dass die Langtriebblätter durchschnittlich nur 30 % des Blattgewichtes und noch weniger der Blattfläche ausmachen. Zweitens, dass die Langtriebblätter viele Tage zu arbeiten haben, nur um die folgenden Trockenstoffposten zu decken: Trockenstoff der Langtriebblätter und Langtriebe und Trockenstoffverlust durch Atmung der Langtriebe. Die Blätter von Langtrieben mit einem Trockengewicht über 3 g brauchen durchschnittlich 74 Tage, um die organische Substanz aufzubauen, die im Langtrieb und dessen Blätter enthalten ist, und um den Atmungsverlust im Langtrieb zu decken[2]). D. h. nur ungefähr 40—50 % der Nettoproduktion der Langtriebblätter der grössten Langtriebe kann anderswo als im Langtrieb zur Verwendung kommen. Langtriebe mit einem Trockengewicht von 2—3 g brauchen im Durchschnitt 58 Tage, Langtriebe mit einem Trockengewicht von 1—2 g brauchen 45 Tage und Langtriebe mit einem Trockengewicht von 0,4—1,0 g brauchen 29 Tage, um die Trockensubstanz zu bilden, die im Langtrieb und dessen Blätter enthalten ist + die Trockensubstanz, die durch Atmung von Juni bis Oktober abgebaut wird.

Es geht hieraus hervor, dass die für das Dickenwachstum der Stammteile verwendeten Stoffe zum grössten Teil aus dem Photosynthese-Überschuss der Kurztriebblätter herrühren.

Ursprünglich war ich der Ansicht, dass das Alter der Bäume entscheidend dafür sei, wieviel Prozent der Blätter auf Kurz-

---

[1]) Es ist zweifelhaft, ob die stärkere Beleuchtung den obersten Buchenblättern schädigt. Collaer (1940) meint es ist möglich, dass die obere Buchengrenze in den Alpen, ungefähr 1500 m über der Meereshöhe, durch starke Beleuchtung in grösseren Höhen bestimmt wird. »La probabilité que l'intensité trop forte de la lumière est également une des causes imposant une limité supérieure à la fôret de Fagus silvatica«.

[2]) *Beispiel:* Ein Langtrieb von Fagus silvatica hatte ein Trockengewicht von 3,14 g, trug 7 Blätter, mit einem Blattareal von 126 cm^2 — einseitig gemessen —, und das Trockengewicht der Blätter belief sich auf 0,63 g. Als Atmungsverlust im Langtrieb wurde vom 1. Juni bis zum 15. Oktober 0,19 g Trockenstoff gerechnet — jedenfalls nicht zu hoch; im Ganzen ergibt dieses: 3,14 + 0,63 + 0,19 = 3,96 g Trockenstoff. Ein Blattareal von 126 cm^2 hat unter einigermassen optimalen Bedingungen eine apparente Photosynthese von 106 mg CO_2 = 58 mg Trockenstoff in 12 hellen Stunden. Es wird damit gerechnet, dass der Photosynthese-Überschuss in den übrigbleibenden hellen Stunden durch Atmungsverlust der Blätter kompensiert wird. Um 3,96 g Trockenstoff zu bilden brauchen 126 cm^2 Blätter 68 Tage.

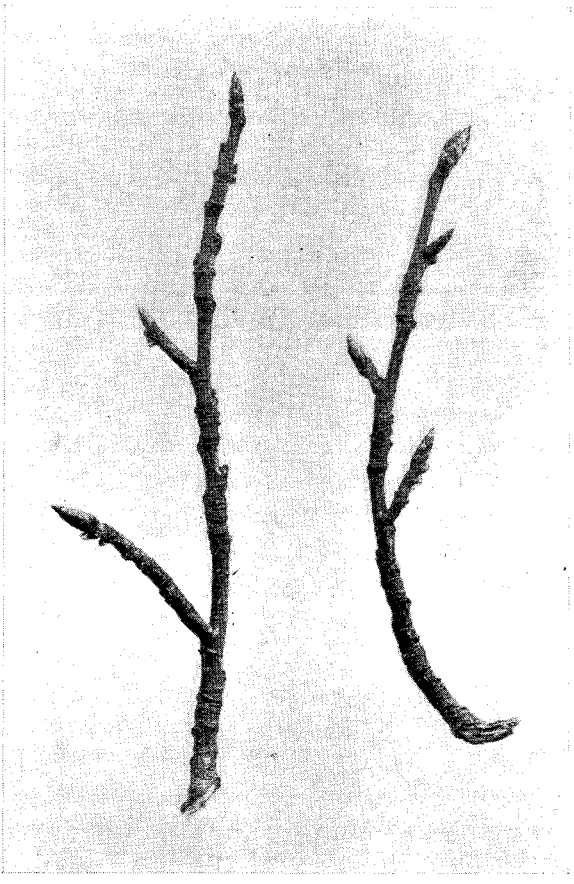

Abb. 1. Zweige von Buche (*Fagus silvatica*). Kurztriebe und Langtriebe wechseln mit einander ab. Die Langtriebe sind verzweigt, die Kurztriebe aber nicht. Die beiden hier abgebildeten Zweige enden mit Langtrieben.

trieben sitzen. Seitdem ich nun über mehr Zahlen verfüge, neige ich mehr zu der Annahme, dass der Durchforstungsgrad des Bestandes entscheidend ist. Namentlich die hohe Zahl für die 48-jährige Buche stammt von einer ziemlich schwach durchforsteten Probefläche. Die abnorm niedrige Zahl, 57 %, für die 90-jährige Buche ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass der Baum im Jahre vorher mehr lichtgestellt worden war — es war deutlich, dass eine aussergewöhnlich grosse Menge von Kurztrieben aus dem Jahre 1947 im Jahr 1948 durch Langtriebe verjüngert worden waren, so wie Kurztriebe bei besserer Belichtung

immer durch Langtriebe verjüngert werden können. Dieses letzte Phänomen, auch von Büsgen (1927 S. 21) erwähnt, zeigt die nebenstehende Abb. 1 deutlich. Hierzu sei noch bemerkt: Während der Kurztrieb von *Fagus silvatica* sich niemals verzweigt, ist dieses häufig der Fall bei den zwischen Kurztrieben eingeschobenen Langtriebe, wie auch aus Abb. 1 ersichtlich ist. Holmsgaard (1948) hat vorgeschlagen durch Messung der Jahrestriebe auf niedrig sitzenden Buchenzweigen das Jahr der Durchforstung zu bestimmen. Als Beispiel dafür, wie Kurz- und Langtriebe mit einander abwechseln, erwähne ich zwei Zweige: Der erste hatte von der Basis aufwärts: 9 Kurztriebe, 2 Langtriebe, 1 Kurztrieb, 1 Langtrieb, 1 Kurztrieb, 2 Langtriebe, 1 Kurztrieb, 3 Langtriebe, 1 Kurztrieb. Der zweite hatte in derselben Reihenfolge: 1 Langtrieb, 6 Kurztriebe, 2 Langtriebe, 6 Kurztriebe.

Wie gross ist die Masse der Kurztriebe? Um einen Einblick zu gewinnen, wie gross die Masse der Kurztriebe ist, habe ich folgendes unternommen: Zweige, die nur aus Kurztrieben bestanden und wo auch der jüngste Kurztrieb Blätter trug, habe ich mit den dazu gehöhrenden Blättern bei 100° getrocknet und gewogen. So wurde gefunden, dass 1 kg Blätter (Trockensubstanz) ungefähr 0,21 kg Kurztrieben entspricht. Da ein dänischer Buchenwald eine Laubmenge von ungefähr 2,8 t Trockensubstanz je ha hat und durchschnittlich 70 % Blätter auf Kurztrieben sitzen, ist die Masse der Kurztriebe von der Grössenordnung 0,4 Tonnen Trockensubstanz je ha.

ZUSAMMENFASSUNG

Buche, *Fagus silvatica,* hat in dänischen Wäldern zwischen 48 % und 92 %, im Mittel 70 %, der Frischgewicht der Blätter auf Kurztrieben sitzen. Einige Kurztriebe — definiert als Jahrestriebe, die kürzer als 0,5 cm sind — tragen nur Schattenblätter, andere nur Lichtblätter. Die am stärksten ausgeprägten Schattenblätter (1 g Frischgewicht = 130 cm^2 Blattfläche, einseitig gemessen) sitzen immer auf Kurztrieben. Einige Langtriebe tragen Schattenblätter, andere Lichtblätter. Die am stärksten ausgeprägten Lichtblätter (1 g Frischgewicht = 50 cm^2 Blattfläche) sitzen immer auf Langtrieben. Im Durchschnitt hat 1 g Frischgewicht Buchenblätter von 24- bis 85-jährigen Buchen im August ein Blattareal von 80 cm^2, einseitig gemessen.

Die für das Dickenwachstum der Stammteile verwendeten Stoffe kommen zum grössten Teil von den Kurztriebblättern.

In einem Zweig können Kurztriebe mit Langtrieben wechseln. Die gesamte Masse der Kurztriebe ist in einem dänischen Buchenwald von der Grössenordnung 0,4 Tonnen Trockensubstanz je ha.

LITERATUR

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

Boysen Jensen, P. & D. Müller: Untersuchungen über die Stoffproduktion in jungen Beständen von Esche und Rotbuche. Det forstlige Forsögsväsen i Danmark *9,* 221—268. *1927.*

Büsgen, M.: Bau und Leben unserer Waldbäume. 3. Aufl. *1927.*

Collaer, P.: Le rôle de la lumière dans l'établissement de la limité superieure des forêts. Ber. schweiz. bot. Ges. *50,* 500—516. *1940.*

Craib, J.: Thinning, pruning, and management studies on the main exotic conifers grown in South Africa. Sci. Bull. No. 196. *1939.*

Dengler, A.: Waldbau. Berl. *1935.*

Holmsgaard, E.: Længdevæksten paa lavtsiddende Bögeskud og en Methode til Bestemmelse af sidste Hugstaar. Dansk Skovforen. Tidsskr. *33,* 253—260. *1948.*

Ladefoged, K.: The productive importance of the individual parts of the crown in spruce (Picea excelsa L.). Det forstlige Forsögsväsen i Danmark *16,* 365—400. *1946.*

Lundh, E.: Die Aufastung an Kiefer im Statsforst Böda. Medd. från Statens Skogsforsöksanst. Heft *21,* 49—100. *1924.*

Möller, Carl Mar:: Grundfladetilvækstens Forlöb, negative Grene m. m. Dansk Skovforen. Tidsskr. *31,* 353—371. *1946.*

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

Pisek, A. & W. Tranquillini: Transpiration und Wasserhaushalt der Fichte (Picea excelsa) bei zunehmender Luft- und Bodentrockenheit. Physiol. Plantarum *4,* 1—27. *1951.*

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