Fachinformationsdienst Biodiversitätsforschung

UB Universitäts Bibliothek Frankfurt am Main

DFG Deutsche Forschungsgemeinschaft

FID Biodiversitätsforschung

Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Die "Stoffproduktion" in Urwäldern und anderen Pflanzengesellschaften im Gleichgewicht - aus dem botanischen Institut der T. H. Darmstadt

Stocker, Otto

1969

Digitalisiert durch die *Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main* im Rahmen des DFG-geförderten Projekts *FID Biodiversitätsforschung (BIOfid)*

Weitere Informationen
Nähere Informationen zu diesem Werk finden Sie im:
Suchportal der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main.

Bitte benutzen Sie beim Zitieren des vorliegenden Digitalisats den folgenden persistenten Identifikator:

urn:nbn:de:hebis:30:4-92707

Visual Library

Die „Stoffproduktion" in Urwäldern und anderen Pflanzengesellschaften im Gleichgewicht

von

Otto Stocker

Aus dem Botanischen Institut der T.H. Darmstadt

Die quantitative Erfassung der „Stoffproduktion" in Pflanzengesellschaften ist seit den ersten umfassenden Arbeiten von BOYSEN-JENSEN (1918, 1932, vgl. D. MÜLLER 1962a) mehr und mehr zu einem zentralen Problem der Ökologie, Soziologie und Pflanzengeographie geworden (z. B. LIETH 1962, OVINGTON 1962); MONSI (1960) nennt sie „the key function ... for elucidation of phytoecological and sociological problems". Es scheint mir jedoch notwendig, einige dabei gebrauchte Begriffe und Vorstellungen einer kritischen Betrachtung zu unterziehen, wenn man sie auf natürliche, in sich im Gleichgewicht befindliche Pflanzengesellschaften anwendet.

Historisch hat der Begriff der Produktion seine erste theoretische Behandlung in der Wirtschaftstheorie der französischen „Physiokraten" in der 2. Hälfte des 18. Jahrhunderts gefunden. Sie faßten die „natürliche Ordnung" der Wirtschaft als einen Kreislaufprozeß auf, der in der landwirtschaftlichen Produktion seinen Antrieb hat, und präzisierten die Begriffe des Roh- (Brutto-) und des Rein- (Netto-)ertrages. Diese sind praktisch und theoretisch zunächst in die Land- und Forstwirtschaft und von dort in die Ökologie übergegangen. Hier definierte 1918 BOYSEN-JENSEN: „The production of dry matter may be calculated as a difference between income and expense" und gibt dafür folgenden „balance-sheet":

Expense		Income	
Loss of dry matter		Gain of dry matter	
by respiration	of the leaves	by CO_2 assimilation	.....
	of the stem	ash	.....
	of the root	Sum of income	.....
by leaf fall	.....	·/. Sum of loss	.....
by production of seeds	.....	Organic matter produced ..	.....
Sum of loss	.....		

Schon die Form des Schemas verrät den Ursprung aus dem wirtschaftlichen Denken, und das kommt auch in den sein Lebenswerk auf diesem Gebiet abschließenden Abhandlungen BOYSEN-JENSENS von 1948 zum Aus-

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

druck; die eine (1949b) befaßt sich mit der Bedeutung von Produktion und Produktionsbedingungen der einzelnen Arten für die Bildung von Pflanzengesellschaften und ihre geographische Verbreitung, die andere (1949a) mit der landwirtschaftlichen Produktion und der Möglichkeit ihrer Steigerung in Hinsicht auf die MALTHUSsche Theorie der Bevölkerungszunahme. Die zentrale Frage geht dabei immer um die Größe der stofflichen Nettoproduktion, die als selbstverständlich positiv angenommen wird (MÜLLER 1962b). Gilt aber diese Voraussetzung auch für die Stoffbilanz von Urwäldern und anderen vom Menschen unberührten Pflanzengesellschaften, die im Gleichgewicht beharren, und inwieweit darf man die BOYSEN-JENSEN'schen Vorstellungen, die sich sowohl hinsichtlich der beforsteten Wälder als der landwirtschaftlichen Kulturen auf vom Menschen künstlich im Ungleichgewicht gehaltene Systeme beziehen, auf natürliche Ökosysteme anwenden? Gibt es in ihnen überhaupt eine positive Nettoproduktion?

Die Diskussion dieser Frage erfordert eine Gesamtbilanz*) der Produktion, wie sie uns in dem Zahlenmaterial der eingehenden Analyse eines westafrikanischen Regen-Urwaldes durch D. MÜLLER und I. NIELSEN (1965) und seinem Vergleich mit früheren, mit gleicher Methodik gewonnenen Werten eines dänischen Buchenwaldes zur Verfügung steht.

Bevor wir in seine Erörterung eintreten, ist der Begriff einer Pflanzengesellschaft „im Gleich- bzw. Ungleichgewicht" zu klären. Wenn wir einen vom Menschen unbeeinflußten Urwald als im Gleichgewicht befindlich bezeichnen, so meint das nicht, wie man früher annahm, einen Plenterwaldähnlichen Zustand. So ordentlich wie der Forstmann arbeitet Mutter Natur nicht! Die neueren, auf zahlenmäßiger Erfassung aufgebauten Untersuchungen haben verwickeltere Verhältnisse ergeben.

Wir betrachten sie zunächst im sommergrünen Laubwaldgebiet am Beispiel eines artenreichen Nadel-Laub-Urwaldes in der Mandschurei (IWASCHKEWITSCH 1929). Er besteht aus bis 250jährigen Bäumen mit Höhen bis 29 m und ist in seinen Dimensionen typisch für diese Region. Die Tabelle 1 (S. 424) charakterisiert seine Zusammensetzung.

Eine deutlich abgesetzte Schichtung des Waldes war nicht zu erkennen. Der Größe nach waren auf der 0,4 ha großen Versuchsfläche vorhanden:

Höhenklasse I	24 — 29 m:	38	Stämme
Höhenklasse II	20 — 24 m:	31	Stämme
Höhenklasse III	16 — 20 m:	26	Stämme
Höhenklasse IV	0,5— 16 m:	170	Stämme
Höhenklasse V	< 0,5 m:	23 000	Stämme (Regeneration)

Die Mehrzahl der höchsten Stämme stellt die Zirbe (*Pinus koraiensis*) mit Stammdurchmessern bis zu 68 cm und einem Alter bis zu 246 Jahren; außerhalb der Probefläche gab es abgestorbene Bäume mit bis zu 380 Jahres-

*) Die heute meistens bestimmte „Primärproduktion" (LIETH 1962, OVINGTON 1962) ist dazu nicht brauchbar, weil sie nur einen Teilabschnitt des Produktionsprozesses herausgreift, nämlich die während einer beliebig gewählten Zeit durch Photosynthese und Mineralstoffassimilation pro Einheit der Bodenfläche erzeugte organische Substanz; je nachdem man die apparente (Netto-) oder reelle (Brutto-)Photosynthese mißt, spricht man von Netto- oder Brutto-Primärproduktion.

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Tab. 1. Aufbau eines Nadel-Laub-Urwaldes im Usuridistrikt der Mandschurei. Werte auf die untersuchte Fläche von 0,4 ha bezogen, angefaulte Stämme in Klammern. Höhenklassen: I 24 bis 29 m, II 20 bis 24 m, III 16 bis 20 m, IV 0,5 bis 16 m. Anzahl der Bäumchen unter 0,5 m (Regeneration) 23 000 (nach IWASCHKEWITSCH 1929)

	Höhenklasse	Zahl der Stämme auf 0,4 ha	Holzvolumen auf 0,4 ha	Alter (Jahre)	Anteil an der Regeneration (%)
Pinus koraiensis	I	30 (11)	78,0 (32,7)	196—264	18
	II	18 (9)	34,7 (18,3)	167—249	
	III	6 (1)	4,4 (0,5)	142—213	
	IV	4 (3)	1,4 (1,4)	170—240	
Picea ajanensis	I	2 (1)	4,3 (2,3)	160—200	5
	II	4 (1)	6,8 (2,4)	135	
	III	4 (1)	2,4 (0,4)	130	
	IV	18 (4)	2,7 (0,4)	73	
Betula costata	I	6 (2)	9,4 (2,5)	170	—
	II	2 (1)	2,8 (1,0)	107	
Tilia amurensis	II	6 (1)	10,2 (2,5)	110—159	12
	III	5 (1)	3,1 (0,4)	86	
	IV	11 (3)	4,4 (1,5)	—	
Abies nephrolepis	II	1 (1)	1,1 (1,1)	124	2
	III	8 (3)	3,7 (1,4)	84—132	
	IV	42 (14)	6,1 (2,4)	104—121	
Acer pseudo-sieboldianum	III	3 (0)	1,5 (0)	132	19
	IV	26 (0)	2,8 (0)	113	
Carpinus cordata	IV	69 (0)	6,6 (0)	74—82	18

Außerdem: *Fraxinus mandschurica* (3 Stämme), *Ulmus montana* (3 St.), *Quercus mongolica* (1 St.), *Sorbus alnifolia* (1 St.) und Sträucher.

ringen, und außerhalb des geschlossenen Bestandes können Zirben noch älter werden. *Abies nephrolepis*, *Acer pseudo-sieboldianum* und *Carpinus cordata* kommen nicht über 20 m Höhe und 30 cm Stammdurchmesser hinaus und dominieren in den tieferen Schichten; die beiden ersten Arten erreichen ein Alter von 130, *Carpinus* nur von 80 Jahren.

Bei näherem Zusehen erweist sich die Struktur des Waldes nicht so ausgeglichen, wie es zunächst scheinen mag. Die Entwicklung der Individuen geht keineswegs parallel ihrem Alter; bei *Pinus koraiensis* z. B. gibt es in der Höhenklasse IV (0,5 bis 16 m) Bäume desselben Alters wie in der Klasse I (24 bis 29 m). Der Ersatz der höchsten, zu einem großen Teil schon angefaulten Bäume (Tab. 1) erfolgt trotz eines hohen Angebotes an Regeneration unregelmäßig. Die Aufgliederung der Stammdurchmesser (Abb. 1) ergibt nur bei *Carpinus cordata* eine einigermaßen regelmäßige Verteilung. Bei *Picea ajanensis* ist der Nachwuchs in drei voneinander scharf abgesetzten Schüben erfolgt, und ähnliches gilt auch für *Betula costata* und *Tilia amurensis*. Es besteht also eine wechselnde Dynamik in einem sich dauernd verändernden Mosaik kleinerer und größerer Flächen.

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

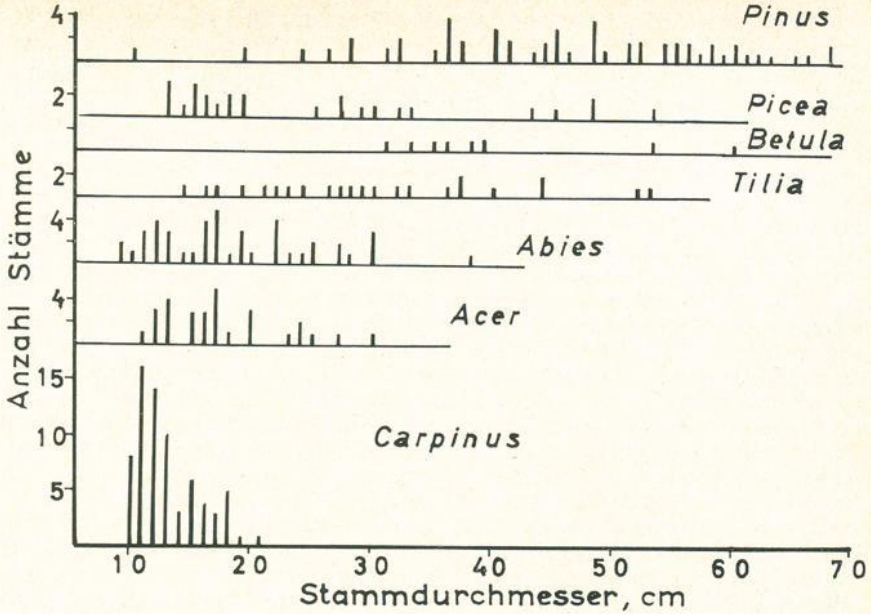


Abb. 1. Stammdurchmesserverteilung in einem mandschurischen Urwald (aus IWASCHKEWITSCH 1928), siehe Tab. 1

Für *Pinus koraiensis* z. B. gilt folgende Entwicklungsfolge:

Altersstufen		
I	0— 40 Jahre:	Unterdrückter Nachwuchs
II	41— 80 Jahre:	Allmähliche Entwicklung in der untergeordneten Schicht
III	81—120 Jahre:	Beschleunigtes Hineinwachsen in die beherrschende Schicht
IV	121—160 Jahre:	Optimales Wachstum bei Absterben der ältesten Bäume des früheren Bestandes, vor allem von Tanne und Laubhölzern
V	161—200 Jahre:	Reifes Alter bei Verlangsamung des Wachstums, Verschwinden des alten und stationärer Zustand des neuen Bestandes (= I')
VI	201—240 Jahre:	Langsam einsetzende Lichtung des Bestandes durch Absterben von Bäumen, namentlich Laubhölzern. Aufkommen von Nachwuchs am Boden (= II')
VII	241—280 Jahre:	Allmähliches Absterben der Hauptmasse der beherrschenden Bäume, Einrücken der nächsten Generation (= III')
VIII	281— ca. 350 Jahre:	Zusammenbruch der letzten zerstreuten Altbäume, neue Generation in voller Entwicklung (= IV')

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Dieselben Verhältnisse wie in den mandschurischen bestehen auch in anderen Gebieten der temperierten Zone (JONES 1945). Für die slowakischen und jugoslawischen Fichten-Tannen-Buchen-Urwälder hat LEIBUNDGUT (1959) eine eingehende Analyse gegeben. Im Höhepunkt der Entwicklung, der Optimalphase, ist der Wald bei größter Holzmenge, 800 bis 1400 m^3/h, strukturell stabil, meist mehr oder weniger einschichtig aus großen Schattenbaumarten aufgebaut und mit so dichtem Kronenschluß, daß der Unter- und Nachwuchs weitgehend unterdrückt ist. Das ändert sich in der Alterungsphase mit Nachlassen der Wuchspotenz und zunehmenden Krankheitsschäden, vor allem durch Pilzfäulnis. Wenn die Alterung langsam verläuft, fallen nacheinander einzelne Bäume aus und in den entstandenen kleinen Lücken wächst die bisher unterdrückte und die neu keimende Verjüngung der Klimaxbäume nach. Man kann dann von einer Plenterwaldphase sprechen, in deren Lücken der Klimaxwald ohne andersartige Sukzessions-Zwischenphasen nachwächst; Altersunterschiede der Bäume von 100, ja 300 Jahren sind dabei vorhanden. Die Altersphase kann aber auch schnell verlaufen, namentlich wenn Waldbrände, Wirbelstürme oder — im Urwald weniger häufig und ausgedehnt als in den Monokulturen der Forstwälder — Insektenkalamitäten Katastrophen verursachen. Es entsteht dann eine Zerfallsphase mit großen und lichtreichen Kahlflächen, auf denen der Klimaxwald erst über eine Reihe von Sukzessionsgesellschaften regenerieren kann. Nach flüchtigen Gesellschaften von Einjährigen, Gräsern, Stauden und Sträuchern entwickelt sich ein Vorwaldstadium mit schnellwüchsigen Lichtholzarten wie Weiden, Birken und Aspen. Ihm folgen Übergangsstadien, zunächst als zweischichtiger $\frac{\text{Lichthölzer}}{\text{Schatthölzer}}$-Wald, der dann allmählich zur einschichtigen Optimalphase wird. Diese braucht aber, da das Geschehen in den Sukzessionsphasen von vielen Zufälligkeiten abhängig ist, nicht dieselbe Zusammensetzung wie die vorhergehende zu haben. Das bedeutet, daß der Urwald im normalen Fall ein Mosaik aus kleineren und größeren Arealen verschiedener Zusammensetzung und verschiedener Altersstadien darstellt. Aufbauende, optimale und abbauende Stadien sind gleichzeitig vorhanden und verfilzt, aber ein Gleichgewicht des Waldes besteht in dem zeitlosen Integral des Ganzen. Der vom Menschen dirigierte Forstwald ist in beiden Beziehungen gegensätzlich: Er ist kein Mosaik, sondern durchweg in gleicher Phase gehalten, und kein zeitloses Integral, weil ihm nicht erlaubt wird, seinen Lebensrhythmus ungestört auszuleben.

Was für die Urwälder der temperierten Klimate, gilt auch für die tropischen Regenwälder, wenn wir der aus langer Urwalderfahrung hervorgegangenen „Mosaiktheorie" von AUBRÉVILLE (1938) folgen (vgl. dazu RICHARDS 1957): „Le groupement des espèces peut varier dans le temps et dans l'intérieur du climat ... A une station donnée, une combinaison peut succéder dans le temps à une autre sans qu'aucune puisse être considérée comme la dernière".

Gleichgewicht und Ungleichgewicht des Ur- und Forstwaldes meinen also den ungestörten und gestörten Ablauf der natürlichen Kreislaufprozesse. Sie sind im Forstwald unterbrochen durch die gezielte Substanzentnahme in der Optimalphase — sei es gleichzeitig oder nacheinander in Kahlschlag-, Femel- oder Plenterbetrieb — und die damit bewirkte Ausschaltung der Abbauphase. Dieser Eingriff ist möglich, weil die dem Kreislauf

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

entzogene organische Substanzmenge in ihrem C-Anteil in jedem Fall in das allgemeine CO_2-Reservoir der Luft zurückfließt und der mineralische Anteil durch die Verwitterung des Bodens bzw. durch Düngung sowie die bakterielle Luftstickstoffbindung ersetzt wird. Das dem Wald entnommene Holz und die auf Acker und Wiese eingebrachte Ernte kann man, vom wirtschaftlichen Denken ausgehend, als nutzbaren Teil der Bruttoproduktion auffassen und als „Nettoproduktion" bezeichnen. Dieser Begriff verliert aber seine Bedeutung im Urwald und in anderen Pflanzengesellschaften im ungestörten Gleichgewicht, weil hier, im ganzen betrachtet, die gesamte Bruttoproduktion im Kreislauf verbleibt. Das ist eine einfache logische Konsequenz, die in dem Sprichwort von den „Bäumen, die nicht in den Himmel wachsen" einen klaren Ausdruck gefunden hat. In der Ökologie aber wird immer noch ohne weitere Erklärung von „Nettoproduktionen von Pflanzengesellschaften" gesprochen (MÜLLER 1962b). Es scheint mir deshalb nicht überflüssig, die Verhältnisse auch konkret an experimentell gewonnenen Zahlen zu erörtern und die Produktionsanalyse des von MÜLLER u. NIELSEN untersuchten westafrikanischen Regen-Urwaldes zu diskutieren.

Der untersuchte äquatoriale Tiefland-Regenwald liegt in der Nähe der Forschungsstation Adiopodoumé bei Abidjan (Elfenbeinküste). Er ist wahrscheinlich ein früherer Sekundärwald, der weitgehend regeneriert ist zu einem Primärwald des zentralafrikanischen Uapaca-Types in der Ausbildungsform sandiger Böden, dem Turaeantho-Heisterietum (MANGENOT 1954). Der Jahresniederschlag ist 1960 mm (496 mm im regenreichsten, 40 mm im regenärmsten Monat), die mittlere Jahrestemperatur 26,9° (23,0° min, 30,6° max) mit August als kältestem (24,9° [21,8°— 27,7°]) und März

Tab. 2. Jahres-Produktion eines westafrikanischen Regen-Urwaldes und eines dänischen Buchen-Forstwaldes. Alle Werte in t Trockensubstanz/ha . a. Werte aus MÜLLER u. NIELSEN 1965, in Klammern die von mir im Text begründeten Korrekturen

	Regenwald		Buchenforst	
	Einzelbeträge	Summen	Einzelbeträge	Summen
Nettoproduktion (Zuwachs)				
Stämme + Äste	7,5 (3,5)		8,0	
Wurzeln	1,5 (0,7)	9,0 (4,2)	1,6	9,6
Verlust				
Substanzabgang				
Blattfall	2,1 (2,1)		2,7	
Zweigfall	1,9 (1,9)		1,0	
Wurzeln	0,4 (0,4)		0,2	
(tote Bäume)	— (4,0)		—	
(deren Wurzelwerk)	— (0,8)	4,4 (9,2)	—	3,9
Atmung				
Blätter	16,9 (16,9)		4,6	
Stämme + Zweige	18,5 (18,5)		4,5	
Wurzeln	3,7 (3,7)	39,1 (39,1)	0,9	10,0
Bruttoproduktion (Nettoproduktion + Verluste)		52,5 (52,5)		23,5

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

als wärmstem Monat (28,7° [24,1° — 32,8°]). Den Messungen liegt ein 40 × 40 m großes Areal mit 130 bezeichneten Bäumen, zu 35 Arten gehörend, zugrunde. Die Bilanz ist in Tonnen Trockensubstanz pro Hektar und Jahr (t/ha · a) berechnet.

Die Aufstellung der Bilanz folgt dem eingangs (S. 422) erwähnten Schema von BOYSEN-JENSEN. Wir geben sie in Tabelle 2 wieder, fügen aber den Zahlen von MÜLLER u. NIELSEN in Klammern die Korrekturen hinzu, die wir im folgenden begründen werden.

In der zugrunde liegenden Bilanzgleichung: Nettoproduktion + Verluste = Bruttoproduktion wurden die beiden Größen der linken Seite experimentell bestimmt oder auf Grund anderweitiger experimenteller Erfahrungen geschätzt; ihre Summe ergab als rechte Seite die Bruttoproduktion.

Als „Nettoproduktion" wird, in Analogie zum Forstwald, der jährliche Zuwachs an Stamm-, Ast- und Wurzelholz betrachtet. Der Bestimmung der beiden ersten Beträge liegt die Messung der Stammquerschnittsfläche (in 1,3 m Höhe) und der Höhe jedes Baumes und die experimentelle Ermittlung eines, von der Entwicklung der Krone abhängigen und auf die Baumhöhe bezogenen „Formkoeffizienten" zugrunde. Dieser nimmt bei Höhen über 8 m langsam von etwa 0,8 auf 0,5 ab und steigt bei Höhen unter 8 m schnell zu hohen Werten an, wobei sich Urwald und Buchenforst nicht wesentlich unterscheiden. Als Produkt aus Stammquerschnittsfläche × Höhe × Formkoeffizient ergeben sich die Volumen von Stamm- plus Astholz, und aus wiederholten Messungen aller Bäume der Versuchsfläche die jährlichen Zuwachsgrößen in m^3/ha · a. Sie wurden für zwei Perioden, 1955 bis 1957 (2 Jahre) und 1957 bis 1960 (3 Jahre), zu den Zahlen der Tabelle 3 ermittelt.

Tab. 3. Volumen und Zuwachs von Stämmen und Ästen in einem westafrikanischen Regenwald (nach MÜLLER u. NIELSEN 1965)

Zeit	Lebende Bäume			Tote Bäume		„Gesamtzuwachs"	
	Volumen m^3/ha	Zuwachs m^3/ha	jährl. Zuwachs m^3/ha . a	Volumen m^3/ha	jährl. Abgang m^3/ha . a	II + IV m^3/ha	III + V m^3/ha . a
1955	506	25,7	12,8	3,0	1,5	28,7	14,3
1957	532						
1960	537	5,1	1,7	31,9	10,6	37,0	12,3
1955—1960	—	30,8	6,2	34,9	7,0	65,7	13,1
	I	II	III	IV	V	VI	VII

Danach ist der jährliche Stamm- und Ast-Zuwachs der lebenden Bäume sehr unregelmäßig; er war in der Periode 1955 bis 1957 12,8 m^3/ha·a, in der von 1957 bis 1960 aber nur 1,7 m^3/ha·a. Das fünfjährige Mittel, mit dem MÜLLER u. NIELSEN rechnen, ist 6,2 m^3/ha·a. Merkwürdigerweise zählen sie diesem Wert das gesamte Volumen der in den 5 Jahren abgestorbenen Bäume (sechs in 1955 bis 1957 und zwei in 1957 bis 1960), pro Jahr 7,0 m^3/ha·a zu und kommen damit auf einen mehr als doppelt so großen, als Nettoproduktion gerechneten, jährlichen Gesamtzuwachs von 13,1 m^3/ha·a. Dieses Vorgehen ist verständlich vom merkantil forstlichen Denken her, das in dem

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

toten Holz eine verpaßte Zwischennutzung des Waldes sieht; vom ökologischen Standpunkt aus kann man als Nettoproduktion nur den Holzzuwachs dieser Stämme in ihren letzten Lebensjahren betrachten, und dieser ist sicher sehr minimal, wenn nicht null. Wir setzen deshalb in Tabelle 2 in die Rubrik „Nettoproduktion (Zuwachs), Stämme plus Äste" nicht, wie MÜLLER u. NIELSEN, den Betrag von 13,1 m^3/ha·a = 7,5 t Trockensubstanz/ha·a ein, sondern nur 6,2 m^3 = 3,5 t/ha·a und schreiben den Betrag für tote Bäume, 7,0 m^3 = 4,0 t/ha·a, unter „Verluste". Der Zuwachs des Wurzelwerkes wird nach den Erfahrungen im dänischen Buchenforst zu $^1/_5$ des oberirdischen Holzzuwachses angenommen und danach in Tabelle 2 mit 1,5 t/ha·a nach der Berechnung von MÜLLER u. NIELSEN, mit 0,7 t nach der unserigen eingesetzt; die Differenz beider Berechnungsarten, 0,8 t/ha·a, erscheint unter Verluste als Substanzabgang.

Während sich bei dieser Umschreibung die Bruttoproduktion nicht ändert, sinkt die Nettoproduktion auf unter die Hälfte des MÜLLER-NIELSENschen Wertes ab und liegt mit nur 4,2 t/ha·a weit unter der des dänischen Buchenforstes. Daß auch dieser Rest anfechtbar ist, werden wir später sehen. Hier soll nur auf zwei Punkte hingewiesen werden, die zeigen, wie problematisch die Verallgemeinerung solcher an sich exakter Zahlen ist. Einmal schwankt, zeitlich gesehen, der jährliche Zuwachs sehr stark (Tab. 3): 12,8 m^3/ha·a in der ersten, 2jährigen Meßperiode stehen nur 1,7 m^3/ha·a in der zweiten, 3jährigen gegenüber, und es erscheint gewagt, mit dem 5jährigen Gesamtdurchschnitt von 6,2 m^3/ha·a in einer als typisch gedachten Bilanz zu rechnen. Zum anderen bestehen auch räumlich im Wald große Unterschiede: Auf einer zweiten, auf Artenzusammensetzung und Holzvolumen untersuchten Versuchsfläche wurde 1955 das Volumen des Holzes gegenüber 506 m^3/ha in Tabelle 3 nur halb so groß, 225 m^3/ha, gefunden. Dieses Waldstück hatte zwar etwa dieselbe Zahl von Stämmen (877 gegen 811 pro ha), aber es fehlten alte Bäume (Durchmesser nur bis 65 cm gegenüber bis 160 cm, Höhen nur bis 29 m gegenüber 49 m); auch die Artenzusammensetzung war etwas verschieden. Es kommt darin der Mosaikcharakter des Waldes zum Ausdruck, und wahrscheinlich würde auch die Bilanzrechnung auf dieser Fläche anders ausfallen.

Die Verlustrechnung setzt sich aus Substanzabgang und Atmung zusammen. Bei ersterem wird der Blattfall aus der gemessenen Blattmasse von 2,5 t Trockensubstanz/ha*) unter der Voraussetzung berechnet, daß die Lichtblätter eine Lebensdauer von im allgemeinen 1 Jahr, die Schattenblätter von 2 Jahren haben. Es ergibt sich dann ein Blattfall von 2,1 t Trockensubstanz/ha·a gegenüber 2,7 t/ha·a im dänischen Buchenforst. Der Verlust durch abgestoßene kleine Zweige wird mit 1,9 t/ha·a doppelt so hoch wie im Buchenforst (1,0 t/ha·a) angenommen. Blätter und Zweige zusammen geben also die, teilweise nicht auf direkter Messung beruhende Menge von 4,0 t. Demgegenüber erhielt bei direkter Bestimmung durch Auffangen in Netzen NYE (1961) in einem ähnlichen Regenwaldtyp in Ghana die viel

*) Diese Zahl ist niedriger als die spärlichen anderen Angaben für tropische Regenwälder, 6,5 t/h für einen ähnlichen afrikanischen Waldtyp (GREENLAND u. KOWAL 1960), 5,0 t/h für einen thailändischen *Dipterocarpus*-Wald und sogar 19,8 t/ha für einen dortigen Galeriewald (OGAWA, YODA u. KIRA 1961). Dagegen liegen die zahlreicheren Daten für nordamerikanische, europäische und japanische Laubwälder ziemlich eng geschart um den für den dänischen Buchenwald gefundenen Wert von 2,7 t/ha (OVINGTON 1962).

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

höhere Zahl von 10,5 t/ha·a. Nur geschätzt ist auch der Abgang an Wurzeln im Boden mit 0,4 t/ha·a, wie der Zweigfall doppelt so hoch wie im Buchenforst angenommen. Im ganzen finden MÜLLER u. NIELSEN so einen Substanzabgang von 4,4 t/ha·a. Nach unserer oben begründeten Meinung kommen dazu noch 4,0 + 0,8 t/ha·a für Stämme + Wurzeln sterbender Bäume, so daß der korrigierte gesamte Substanzverlust 9,2 t/ha·a wäre.

Auf eingehenden experimentellen Messungen beruhen die für Atmungsverluste eingesetzten Werte. Auf die bekannten Methoden der dänischen Schule brauchen wir nicht näher einzugehen. Wir erwähnen nur, daß das genau ausgemessene einseitige Blattareal 3,16 ha/ha*) Bodenfläche beträgt, wovon etwa 2,12 ha/ha auf Sonnen-, 1,04 ha/ha auf Schattenblätter kommen. Bei 26,9°, der mittleren Jahrestemperatur, wurde die Atmung bei Sonnenblättern zu durchschnittlich 1,346 mg CO_2/dm^2 (einseitig)·h, bei Schattenblättern zu 0,590 bestimmt. Daraus ergibt sich, auf Trockensubstanz umgerechnet, der sehr hohe Atmungsverlust der Blattmasse von 16,9 t/ha·a, über dreimal so viel wie im dänischen Buchenforst, als eine Folge der ohne kalte Jahreszeit dauernd hohen Temperaturen. Dasselbe gilt für die ebenfalls experimentell ermittelte Atmung der Stämme, Äste und Zweige mit 18,5 und der Wurzeln mit 3,7 t/ha·a, gegenüber 4,5 und 0,9 t/ha·a im Buchenforst. Zusammen beträgt der Atmungsverlust volle 39,1 t/ha·a, das vierfache desjenigen des Buchenwaldes.

Aus der Summe von Nettoproduktion und Verlust ergibt sich rechnerisch eine Bruttoproduktion von 52,5 t/ha·a, mehr als doppelt so viel wie im dänischen Buchenforst. Sie geht, abgesehen von der für unsere Rechnung zahlenmäßig nicht ins Gewicht fallenden Mineralsalzassimilation auf die Brutto-Photosynthese zurück. Nimmt man mit MÜLLER u. NIELSEN eine 12stündige Photosynthese während 365 Tagen an, so berechnet sich aus der Bruttoproduktion und Blattfläche eine mittlere reelle (Brutto-)Photosynthese von 6,6 mg CO_2/dm^2 (einseitig)·h. Das ist etwas mehr als die an Regenwaldbäumen gaswechselphysiologisch gemessenen Werte von 2 bis 4 mg CO_2/dm^2·h netto, was etwa 3 bis 5 mg brutto entspricht (STOCKER 1935, NUTMAN 1937, LEMÉE 1956), und dem von ODUM, COPELAND u. BROWN (1963) für Costa Rica angegebenen Wert von 3,7 mg CO_2/dm^2·h netto.

Die gegenüber dem dänischen Buchenforst mehr als doppelt so hohe Bruttoproduktion des tropischen Regenwaldes (52,5 gegenüber 23,5 t/ha·a) beruht nicht auf einem höheren photosynthetischen Potential, sondern der stetigen Gunst der klimatischen Bedingungen. Die dauernd hohen Temperaturen bedingen aber auch hohe Atmungsverluste in fast vierfachem Betrag des Buchenforstes (39,1 gegenüber 10,0 t/ha·a) (Tab. 2). Prozentual betragen sie volle 75% der Bruttoproduktion gegenüber nur 43% im temperierten Buchenwald.

In der Höhe des Umsatzes liegt die Üppigkeit der feuchten Tropenwälder begründet; die große Bruttoproduktion liefert Substanz und — über die Atmung — Energie zu einem ausschweifenden Lebensstil. Dabei spielt, sobald der Wald in der Klimax den Gleichgewichts-

*) Mit mehr Unsicherheiten behaftet sind wohl die Angaben von 8,5 und 9,5 ha/ha für Regenwälder der Elfenbeinküste und von Nigeria (OGAWA, YODA u. KIRA 1961), von 6,4 und 7,3 ha/ha für Regenwälder von Puerto-Rico (ODUM 1962, ODUM, COPELAND u. BROWN 1963) und von 1,9 ha/ha für den montanen Regenwald in Venezuela (VARESCHI 1951).

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

zustand erreicht hat, ein Nettogewinn der Produktion keine Rolle mehr. Es ist nicht anders als in der menschlichen Gesellschaft: Große Einnahmen und Ausgaben ermöglichen einen üppigen Lebensstil, ohne daß dabei Nettoüberschüsse erspart zu werden brauchen. Deren Bedeutung liegt darin, ein einen hohen Umsatz erlaubendes Kapital möglichst rasch anzusammeln. Auf den Urwald angewandt: Nettoproduktion ist notwendig in den Aufbauphasen, geht aber in der Optimalphase auf Null.

Im westafrikanischen Regenwald steht nach den von uns vorgenommenen Umstellungen die Nettoproduktion noch mit 4,2 t/ha·a, d. h. weniger als der Hälfte der des Buchenforstes, in der Bilanz. Nun haben wir schon oben (S. 429) auf die Mosaikstruktur des Waldes hingewiesen. Je nach der Wahl der Versuchsfläche werden daher positive, null- oder negative Nettoproduktionen zu erwarten sein. Sehr wahrscheinlich wurde eine Optimalphase ausgewählt, bei der die Nettoproduktion noch schwach positiv ist. Es besteht zudem die Möglichkeit, nach meiner eigenen Ortskenntnis sogar die Wahrscheinlichkeit, daß der Wald im ganzen noch nicht vollständig zum Gleichgewicht des Primärwaldes regeneriert war.

Von alldem abgesehen muß sich auch die Bilanz selbst Einwände gefallen lassen. In ihr fehlt z. B. bei den Verlusten die von BOYSEN-JENSEN in seinem eingangs zitierten Schema als „production of seeds" eingesetzte Position. Für die Erzeugung von Blüten, Samen und Früchten werden im Regenwald ohne Zweifel bedeutende Substanzmengen verbraucht. Für die Blüten- und Fruchtbildung der Buche fand GÄUMANN (1935) in einem Samen-(Mast-)Jahr einen Aufbau- und Atmungsbedarf von 40 bis 45 kg Kohlenhydrat (ungefähr auch Trockensubstanz) pro 29 kg Laubmasse. Das wären für die 2,5 t/ha Blattmasse unseres Regenwaldes etwa 4 t/ha. Da bei der Buche die Mastjahre ungefähr alle 6 Jahre erfolgen und in der Zwischenzeit die Blüten- und Fruchtbildung nicht erheblich ist, wären für den Regenwald etwa 0,8 t/ha·a eine wenn auch unsichere Schätzung; sie hat eine gewisse Stütze in der Angabe von OVINGTON (1962), daß die jährliche Produktion der Infloreszenzen von *Populus tremuloides* 0,23 t/ha und die der männlichen Zapfen von *Pinus strobus* 0,66 t/ha erfordert. Jedenfalls ist sicher, daß der verbliebene Nettorest von 4,2 t/ha·a weiter wesentlich vermindert wird.

Ein begrenzender Faktor, der auch im feuchten Tropenwald „die Bäume nicht in den Himmel wachsen" läßt, ist die Menge der mineralischen Nährstoffe. Im normalen Fall sind die Böden sehr tiefe Roterden, die in Folge der lateritischen Verwitterung und der schnellen Streuzersetzung arm an mineralischen Nährstoffen und an speichernden Adsorptionskomplexen sind. Der im Boden „kurzgeschlossene" Nährstoffkreislauf der Regenwaldbäume kann daher die in ihm umlaufende Nährstoffmenge nur wenig und langsam aus dem Boden ergänzen. Doch soll dieses Problem hier nicht weiter behandelt werden.

Daß das Problem der Nettoproduktion in Urwäldern nicht schon längst diskutiert worden ist, erscheint erstaunlich. Doch kamen mir nach Abschluß des Manuskriptes zwei schwer zugängliche Arbeiten in die Hand, die es in unserem Sinne behandeln.

KIMURA (1960) hat die Produktion eines südjapanischen Lorbeer-Regenwaldes nach zwei Methoden untersucht. Wenn er, ähnlich MÜLLER

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

u. NIELSEN, von Zuwachs, Blattfall und Atmung ausgeht, kommt er, in der Anordnung unserer Tabelle 2 (S. 427), zu folgenden Zahlen in t/ha·a:

Nettoproduktion (Zuwachs)		
Stämme + Äste	7,4	
Wurzeln	1,8	9,2
Verluste		
Blattfall	11,4	11,4
Atmung		
Blätter	24,1	
Stämme + Äste	22,7	
Wurzeln	5,7	52,5
Bruttoproduktion		73,1

Im Vergleich zu den Werten von MÜLLER u. NIELSEN ist die Blattmasse viel größer, 11,4 gegenüber 2,1 t/ha (vgl. S. 429), ebenso (Tab. 2) der Atmungsverlust, 52,5 gegenüber 39,1 t/ha·a, und die Bruttoproduktion, 73,1 gegenüber 52,5 t/ha·a. Das ist wohl die Folge sehr günstiger Boden- und Klimabedingungen. Zu fast derselben Bruttoproduktion (75,1 t/ha·a) führen Bestimmungen der Photosynthese und Atmung. Wenn auch die Bilanzaufstellung unvollständig ist, so zeigen die Zahlen doch, daß etwa 87% der Bruttoproduktion als Atmung für die Energiegewinnung und als Baustoff für die jährliche Blatterneuerung gebraucht werden. Nur 13% bleiben für den Zuwachs von Stämmen, Ästen und Wurzeln; ihm entspricht nach KIMURA ein gleichhoher Abgang an totem Holz: „In the stable virgin forest ... the net production may be almost equal to the amount lost by mortality".

ODUM (1962) hat sehr detaillierte Messungen des Blattareals, der Photosynthese und der Atmung in einem montanen Regenwald in Puerto Rico durchgeführt. Er findet die Bruttophotosynthese der Blätter in derselben Größenordnung wie die gesamte Atmung im Wald (Blätter, Holz, Boden und Fallaub), jede zu etwa 15 g/m²·24 h, also etwa 55 t/ha·a. Daraus zieht er den Schluß: „The calculation of respiration as 9,0 g/m²·day due to leaves and 5,8 due to the soil, root and litter indicates very little production is left for any net growth with most of it being used to sustain leaf and soil activity ..., the full development of the ecosysteme structure requiring most of the production for respiratory maintenance. Such metabolic arrangements are not unexpected in a climax system where nutrients must be mainly recirculated". Es entspricht das den Experimenten mit im Gleichgewicht stehenden Aquariums- und Meeressystemen. ODUM weist darauf hin, daß die Nettoproduktion in den immerfeuchten Tropen durch die temperaturgesteigerte Atmung dauernd aufgezehrt wird, während sie in Trocken- und Kälteklimaten nur zeitweise, aber dann infolge der geringeren Atmung mit hohen Gewinnen arbeitet, die der Mensch nutzen kann. Ob man darauf die Entstehung der ersten Hochkulturen in semiariden und temperierten Gebieten zurückführen und umgekehrt den Untergang der Mayakultur durch einen Klimawechsel zum immerfeuchten Regenwald verursacht sehen kann, bleibe dahingestellt. Jedenfalls aber gilt noch immer die Forderung von BOYSEN-JENSEN: „Die Stoffproduktion der grünen Pflanzen soll nicht nur konstatiert, sondern auch analysiert werden" (MÜLLER 1962).

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Zusammenfassung

Urwälder der Tropen und gemäßigten Zonen haben im allgemeinen Mosaikstruktur, d. h. sie bestehen aus Flächen verschiedener Entwicklungsphasen und verschiedener Zusammensetzung. Insoweit diese Dynamik von Aufbau-, Optimal- und Abbauphasen vom Menschen ungestört verläuft, können sie als im ganzen im Gleichgewicht befindlich bezeichnet werden. Ihre Nettoproduktion, nach der Gleichung „Nettoproduktion = Bruttoproduktion — Verluste" als Zuwachs definiert, ist im ganzen Null, während die einzelnen Phasen des Mosaiks positive, Null- und negative Werte haben. Für die Massen- und Formenfülle des feuchten tropischen Urwaldes ist lediglich die Bruttoproduktion als Substanz- und Energielieferant maßgebend. Die Nettoproduktion spielt eine entscheidende Rolle nur für die Geschwindigkeit des Aufbaus zur Optimalphase im einzelnen und des Gleichgewichtszustandes im ganzen. Forstbetrieb unterbindet den natürlichen Kreislauf durch Ernte der Optimalphase und schafft Wälder mit dirigiertem Ungleichgewicht.

Schriften

Aubréville, A. – 1938a – La forêt coloniale. Les forêts de l'Afrique occidentale française. — Ann. Acad. Sci. Colon. Paris **9:** 1. Paris.

— — – 1938b – La forêt équatoriale et les formations forestières tropicales africaines. — Scientia **63:** 157. Bologna.

Boysen-Jensen, P. – 1918 – Studies on the production of matter in light- and shadow-plants. — Bot. Tidskr. **36:** 219. København.

— — – 1932 – Die Stoffproduktion der Pflanzen. — Jena.

— — – 1949a – The production of matter in agricultural plants and its limitation. — Kgl. Danske Vid. Selskab, Biol. Medd. **21** (2). København.

— — – 1949b – Causal plant-geography. — Ibid. **21** (3). København.

Gäumann, E. – 1935 – Der Stoffhaushalt der Buche (Fagus silvatica L) im Laufe eines Jahres. — Ber. Schweiz. bot. Ges. **44:** 157. Zürich. Auch: Ber. dt. bot. Ges. **53:** 366. Berlin-Dahlem.

Greenland, D. I., a. Kowal, J. M. – 1960 – Nutrient content of moist tropical forest. — Plant and Soil **12:** 154. Den Haag.

Jones, E. W. – 1945 – The structure and reproduction of the virgin forest of the North Temperate Zone. — New Phytol. **44:** 130. London.

Iwaschkewitsch, B. A. – 1929 – Die wichtigsten Eigenarten der Struktur und der Entwicklung der Urwaldbestände. — Proc. Intern. Congr. Forest Exp. Stat. Stockholm: **129.** Stockholm.

Kimura, M. – 1960 – Primary production of the warm-temperate Laurel Forest in the Southern part of Osumi Peninsula, Kyushu, Japan. — Misc. Rep. Res. Inst. Natur. Resources **52—53:** 36. Tokyo.

Leibundgut, H. - 1959 - Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern. — Schweiz. Z. Forstw. **110:** 111.

Lemée, G. – 1956 – Recherches éco-physiologiques sur le cacaoyer. — Rev. génér. Bot. **63:** 41. Paris.

Lieth, H. (Edit.) – 1962 – Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. — Stuttgart.

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Mangenot, G. – 1954 – Étude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. — VIII[e] Congr. Int. Bot. Paris, Notes bot. et itinér. V—4: 3. Paris.

Monsi, M. – 1960 – Dry-matter reproduction in plants I. Schemata of dry-matter reproduction. — Bot. Magazine (Tokyo) **73:** 81. Tokyo.

Müller, D. – 1962a – Boysen-Jensen und die Stoffproduktion. — In: Lieth, H. (Edit.): Die Stoffproduktion der Pflanzendecke: 6. Stuttgart.

— — – 1962b – Wie groß ist der prozentuale Anteil der Nettoproduktion an der Bruttoproduktion. — In: Lieth, H. (Edit.): Die Stoffproduktion der Pflanzendecke: 26. Stuttgart.

Müller, D. u. Nielsen, J. – 1965 – Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. — Det Forstl. Forsøgsvaesen i Danmark **29:** 69. København.

Nutman, F. I. – 1937 – Studies of the physiology of Coffea arabica I, II. — Ann. of Bot. N. S. **1:** 353, 681. London.

Nye, P. H. – 1961 – Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. — Plant a. Soil **13:** 333. Den Haag.

Odum, H. T. – 1962 – Man and the ecosystem. — Proceed. Lockwood Conf. suburban forest and ecology. — Bull. Conn. Agr. Expt. Station **652:** 57.

— — , Copeland, B. a. Brown, R. – 1963 – Direct and optical assay of leaf mass of the lower montane rain forest of Puerto Rico. — Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **49:** 429. Washington, D. C.

Ogawa, H., Yoda, K. a. Kira, T. – 1961 – A preliminary survey on the vegetation of Thailand. — Nature a. Life in Southeast Asia **1:** 22. Osaka.

Ovington, I. D. – 1962 – Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. — Advances in ecolog. Res. **1:** 103. London a. New York.

Richards, P. W. – 1957 – The tropical rain forest. — Cambridge.

Stocker, O. – 1935 – Assimilation und Atmung westjavanischer Tropenbäume. — Planta **24:** 402. Berlin.

Vareschi, V. – 1951 – Zur Frage der Oberflächenentwicklung von Pflanzengesellschaften der Alpen und der Subtropen. — Planta **40:** 1. Berlin.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. O. Stocker, Botanisches Institut der Technischen Hochschule, D - 61 Darmstadt, Schnittspahnstr. 3-5

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft (alte Serie)

Jahr/Year: 1969

Band/Volume: NF_14

Autor(en)/Author(s): Stocker Otto

Artikel/Article: Die "Stoffproduktion" in Urwäldern und anderen Pflanzengesellschaften im Gleichgewicht - aus dem botanischen Institut der T. H. Darmstadt 422-434