

ÖKOLOGISCHE FRAGESTELLUNGEN
BEI DER UNTERSUCHUNG DER
BIOLOGISCHEN STOFFPRODUKTION I.
Einführung, Definitionen und Wachstumsanalysen

HELMUT LIETH
Stuttgart — Hohenheim
(mit 5 Abbildungen)

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit den ökologischen Fragestellungen der biologischen Produktivität.

In der Einleitung wird ein allgemeiner Überblick über die zu behandelnden Fragestellungen gegeben. Dabei wird auf die geplanten Arbeiten der Sektion PT (früher A1) – ‘terrestrische Produktivität’ – im Rahmen des Internationalen Biologischen Programmes (IBP) hingewiesen. Die Notwendigkeit solcher Arbeiten soll in der vorliegenden und einer nachfolgenden Arbeit erläutert werden.

Im 2. Abschnitt werden die für das Verständnis der Produktivitätsmessungen notwendigen Definitionen zusammengestellt und diskutiert.

Der 3. Abschnitt befaßt sich mit der Wachstumsanalyse als Grundlage für die Produktivitätsmessungen. An Hand einiger Beispiele (für *Sinapis alba* und *Phragmites communis*) werden die verschiedenen möglichen Arbeitsrichtungen erklärt. Dabei wird auf Fragestellungen wie Sproß/Wurzel Verhältnis, Assimilationsleistung, Chlorophyllentwicklung, Zuwachsverlauf der assimilierenden Oberfläche und die Energieausbeute bzw. den Heizwert der Trockensubstanz eingegangen.

Die Arbeit befürwortet die Planung und Mitarbeit am IBP. Sie wurde aus den Manuskripten zu 16 Vorträgen zusammengestellt, die der Verfasser seit 1961 zu diesem Thema gehalten hat. Die vorgetragenen Meinungen und Vorschläge decken sich im allgemeinen mit denjenigen der offiziellen Planungskomitees für das IBP, repräsentieren aber in den Einzelheiten die Meinung des Verfassers. Dieser Hinweis ist notwendig, da der Verfasser keinem offiziellen IBP – Planungskomitee angehört.

ABSTRACT

Ecological and physico-ecological problems of the biological productivity are considered in this paper.

The introduction gives a general survey of the problems in production biology. Herewith some remarks to the planned International Biological Program (IBP), Section PT (terrestrial productivity, former A1) are given. The need for such works will be discussed along with the problems within the present and the subsequent paper.

In the 2nd chapter the definitions are given and discussed as far as needed for productivity measurements.

The 3rd chapter deals with growth analysis as a base for productivity measurements. The different working possibilities are illustrated with two examples, *Sinapis alba* and *Phragmites communis*. The following different problems are touched: shoot/root ratio, net assimilation rate, the development of chlorophyll content and photosynthetic active surface, ecological efficiency, and caloric values respective of dry matter.

The paper is written in favour of cooperation with the IBP, and has been accumulated from the manuscripts for 16 lectures given by the author since 1961. The opinions and proposals presented here generally agree with those of the IBP official committees but represent in details the author's opinion only. This statement seems necessary since the author assists none of the mentioned committees.

1. EINLEITUNG

a) Gedanken zum Internationalen Biologischen Programm. (IBP)

Eine Anzahl von Wissenschaftlern ist zur Zeit dabei, ein großes internationales Untersuchungsprogramm zu organisieren. Das Programm läuft unter dem Titel 'The biological base of productivity and the human welfare'. Wie aus diesem Titel zu entnehmen ist, steht für die mitarbeitenden Biologen die biologische Stoffproduktion im Vordergrund der Interessen. Dabei gibt es sowohl noch viele ungeklärte Fragen beim Produktionsprozess selbst als auch bei der Untersuchung der Bedeutung der Stoffproduktion als Grundlage und Gradmesser für Umsatzmenge und-geschwindigkeit in der belebten Natur.

Im Augenblick hat es den Anschein, als ob die Planung für das IBP in manchen Ländern nur zögernd voranschreitet. Meines Erachtens beruht dies zum Teil darauf, daß die zur Mitarbeit zu gewinnenden oder aber für die finanzielle Förderung der Arbeiten notwendigen Gremien über die Bedeutung und die Arbeitsziele des IBP unzureichend informiert sind. Es ist daher begreiflich, daß die angesprochenen Wissenschaftler Zweifel und Kritiken an der Notwendigkeit des Vorhabens überhaupt sowie an der anzuwendenden Methodik vortragen.

Die an der Mitarbeit interessierten und mitplanenden Arbeitsgruppen in den verschiedenen Erdteilen stehen zwar seit langem in intensivem Gedankenaustausch; es fehlt auch nicht an der Aufforderung zu erläuternden Vorträgen über das Programm; die Schwierigkeit beider Aktionen besteht jedoch darin, daß Erfahrungsaustausch und Planungsvorschläge keine weite Verbreitung erlangen und daß man die Ziele und Vorhaben des IBP nur in ungenügendem Maße in einem Vortrag darlegen kann. Dadurch mag bei Zuhörern ohne eingehende Kenntnis der Materie leicht der Eindruck entstehen, daß die Ökologie in ihrer produktionsbiologischen Arbeitsrichtung keine klare Fragestellung besitzt. Es erscheint daher zweckmäßig mit einigen aufklärenden Aufsätzen die Problematik und die Ziele der Sektion PT des IBP zu erläutern. Das Arbeitsprogramm ist kürzlich schon durch ELLENBERG, OVINGTON et al. (1964) publiziert worden. Im Gegensatz zu der zitierten Arbeit sollen hier die Probleme nicht nur aufgezählt werden, sondern soll an Hand von Beispielen deren Bearbeitung veranschaulicht werden. Es ist zwar nicht möglich, alle dort beschriebenen Themenkreise anzuschneiden, es sollen aber doch die aus meiner Sicht als am wichtigsten erscheinenden Fragestellungen behandelt werden.

Wenn man die im Titel zum Ausdruck kommende generelle Zielsetzung des IBP betrachtet, dann drängt sich zumindest aus der Sicht der europäischen Wissenschaft sofort die Frage auf: Was soll denn ein solches Programm? Sind nicht alle physiologischen, ökologischen, land- und forstwissenschaftlichen Arbeiten dieser Frage im engeren oder weiteren Sinne zugeordnet? Aus der anschließend gegebenen Literaturübersicht geht ja bereits hervor, daß die wissenschaftliche Bearbeitung der pflanzlichen Produktivität außerordentlich umfangreich ist und intensiv betrieben wird. Steht nicht vor allem die land- und forstwirtschaftliche Forschung fast ganz im Dienste der Produktivitätsforschung und deren Nutzenanwendung durch den Menschen? Was berechtigt also das Einrichten eines speziellen Programmes zur Erforschung der biologischen Produktivität? Dazu sei folgendes gesagt:

- 1) Die bisherige land- und forstwirtschaftliche Produktionsforschung behandelt ihre Probleme meist nur im Bezug auf das eigene Land oder allenfalls im Vergleich zu Ländern im gleichen Klimagebiet oder Kontinent. Der weltweite Vergleich ist bis in unsere Zeit hinein viel zu wenig beachtet worden. Hierzu fehlen allerdings vielerorts auch die notwendigen Voraussetzungen, da der Ausbildungsstand und die Arbeitsmöglichkeiten in den einzelnen Kontinenten außerordentlich verschieden sind. Aber gerade in den nur ungenügend bearbeiteten Gebieten der Erde liegt nach allen vorhandenen Informationen eine große potentielle Produktionskraft

verborgen, über die wir uns möglichst bald Gewißheit verschaffen müssen, wenn wir die Zukunft der Menschheit vernünftig vorausplanen wollen.

2) An der Bearbeitung der Produktivität sind ganz verschiedene Wissenschaftszweige beteiligt. Bei der schnellen Ausweitung der einzelnen Arbeitsgebiete verliert jeder allmählich den Kontakt zur Arbeit der Nachbargebiete. Das IBP sieht deshalb vor, daß Vertreter aus allen benachbarten Arbeitsgebieten zusammen an einem gemeinsamen Projekt arbeiten. Weiterhin soll angestrebt werden, daß in jeder großen Vegetationsformation solche Arbeitsgruppen angesetzt werden, um dadurch Ergebnisse für den gleichen Zeitraum zu gewinnen. Die Anwendung adäquater Methoden wird dabei die beste Gewähr für deren Vergleichbarkeit bieten.

3) Die auf diese Weise durch die biologischen Arbeitsgruppen gewonnenen Ergebnisse sollen die Standardwerte darstellen, auf denen andere Arbeitsrichtungen innerhalb des IBP fußen können, um die Beziehungen zwischen der Produktivität der belebten Natur und den Lebenstätigkeiten der Menschheit herzustellen.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich, wie schon gesagt, nur mit solchen Fragen des IBP, die die Stoffproduktion der Pflanzendecke betreffen. Aber auch aus dieser Sicht heraus läßt sich die Bedeutung der Zusammenarbeit im Rahmen eines IBP gut erläutern. Wir werden bei den einzelnen Abschnitten stets wieder auf diesen Punkt zurückkommen.

Die in dieser Arbeit mitgeteilten Versuchsergebnisse sind, wenn nicht anders vermerkt, in Zusammenarbeit mit E. MEDINA, H. MARTENS, D. OSSWALD und B. PFLANZ gewonnen worden. Sie sind teilweise in deren Dissertationen bzw. Diplomarbeiten und teilweise bereits anderweitig mitgeteilt worden. (LIETH et al. 1963, MEDINA & LIETH 1963, 1965, MEDINA 1964, PFLANZ 1964, MARTENS 1965 und OSSWALD 1965).

b) Literaturübersicht

Die Literatur über die biologische Produktion, besonders wenn man auch die Abhandlungen über den Ertrag hinzunimmt, ist außerordentlich umfangreich. Wir wollen uns deshalb auf diejenige beschränken, die die Stoffproduktion aus ökologischer Sicht behandelt. Von diesen Arbeiten wiederum wollen wir nur diejenigen erwähnen, die zusammenfassenden Charakter tragen oder sonstwie geeignet sind, in die Produktivitätsbiologie in der einen oder anderen Richtung hin einzuführen. Als solche wären die Bücher, redaktionellen Bearbeitungen und Arbeitsserien zu erwähnen von DUVIGNEAUD (o.J. erschienen 1963), ODUM E. P. (1959), GESSNER (1959), LIETH (1962), NITSCHIPOROVITSCH (1963), CRAGG (1963) und TISCHLER

(1955). Arbeitsserien mit einführendem Charakter in Teilgebiete stammen von BLACKMAN et al. (1946—1959), MUSGRAVE et al. (1961—1964), MONSI et al. (1961—1964) für Wachstumsanalysen, von OVINGTON & MADGWICK (1959), KIRA et al. (1961), MÜLLER (1962, 1964) und LIETH (1962) für Produktivitätsmessungen, von BRAY (1960, 1962), MEDINA & LIETH (1963, 1965), TAKEDA (1961) und STEEMANN NIELSEN (1957) für die Beziehungen zwischen Oberflächen, Chlorophyllmenge und Stoffproduktion, sowie von GOLLEY (1960) und BLISS et al. (1962, 1964) für Fragen der ökologischen Energieausbeute und von PATERSON (1956, 1962), LIETH (1964) und FILZER (1951) über kartographische Probleme. Über die Literatursammlung der genannten und der im Literaturverzeichnis außerdem angeführten Arbeiten dürfte ein guter Überblick über den gegenwärtigen Stand der geobotanischen Bearbeitung der Stoffproduktion gewonnen werden. Auf die geozoologischen Arbeiten, die sich mit der sekundären Stoffproduktion und dem Stoffabbau befassen, werden wir im Abschnitt über den Stoffhaushalt am Standort zu sprechen kommen.

c) Zielsetzung der Arbeit

Aus dem Vorgegangenen ist zu entnehmen, daß wir mit dieser Arbeit einen Einblick in die ökologischen Fragestellungen der biologischen Stoffproduktion geben möchten. Die Zahl der Fragen ist jedoch so umfangreich, daß wir nur einige herausgreifen können. Wir beschränken uns deshalb auf solche Fragen, die einmal am geeignetsten erscheinen, den Sinn der ökologischen Stoffproduktionsanalysen zu erläutern und die außerdem von unserer Hohenheimer Arbeitsgruppe schon einmal bearbeitet wurden. Das sind die Wachstumsanalysen, der Stoffhaushalt am Standort, die Stoffproduktion als geographisches Problem und einige methodische Fragen.

2. DEFINITIONEN

Bevor wir auf die ökologischen Fragestellungen der Stoffproduktion weiter eingehen, ist es zweckmäßig eine Definition für den Begriff der Produktivität in unserem Sinne zu geben. Dieser Ausdruck wird heute so vielseitig verwendet, daß man ihn vor seiner Anwendung stets klar umreißen sollte.

In der ökologischen Betrachtungsweise ist es zunächst notwendig, eine Primärproduktivität und eine Sekundärproduktivität zu unterscheiden. Dabei verstehen wir unter Primärproduktivität das, was von den autotrophen (meist grünen) Pflanzen gebildet wird und unter Sekundärproduktivität das, was die heterotrophen Glieder einer Biocoenose produzieren.

a) Die Primärproduktivität definiert man dann in allgemeiner Form als die gesamte Masse, die von einer autotrophen Pflanzengesellschaft im Verlauf einer Zeiteinheit auf einer Bodenflächeneinheit hervorgebracht wird. Je nach der Fragestellung kann die Produktivität in verschiedenen Maßsystemen bestimmt werden, die jeweils durch Äquivalenzzahlen ineinander überführt werden können. So läßt sie sich zum Beispiel definieren:

1. gewichtsmäßig als

das Trockensubstanzgewicht, das pro Flächen- und Zeiteinheit gebildet wurde;

2. elementaranalytisch als

die Gewichtsmenge eines chemischen Elementes, das pro Flächen- und Zeiteinheit in der Biomasse festgelegt wurde; und

3. energetisch als

die Energiemenge, die von der Pflanzengesellschaft pro Flächen- und Zeiteinheit fixiert wird.

Bei diesen Definitionen wird im Rahmen des ganzen Stoffhaushaltes der Natur, der ja an sich ein Kreisprozess ist, nur die Akkumulation betrachtet. Für weltweite Vergleiche wird diese auf einen m² oder ha horizontaler Bodenfläche und ein Jahr bezogen, wobei das Jahr in einer etwa vorhandenen Vegetationsruheperiode beginnen sollte.

Die gewichtsmäßige Definition beruht auf dem Gewicht der bei 80°C bis zur Gewichtskonstanz getrockneten Biomasse. Sie ist heute die geläufigste Bezugsgröße bei Landpflanzengesellschaften. (Die früher übliche Trocknung bei 105°C gibt im Normalfall nur unbedeutende Unterschiede gegenüber der neueren Vereinbarung des Trocknens bei 80°C.)

Die elementaranalytische Definition beruht auf dem Anteil der jeweiligen interessierenden chemischen Elemente in der Biomasse. Solche Anteile müssen im Einzelfalle bestimmt werden. Aus den gewöhnlich zitierten Elementaranalysen geht hervor, daß die Trockenmasse:

zu	32—49	4—6	30—45	0,3—5	und	0,3—22%
aus	C	H	O	N		Asche besteht.

Häufig interessiert uns die Kohlenstoff-Menge, die festgelegt wird. Dies entweder in Beziehung zur atmosphärischen CO₂ - Menge oder aus methodischen Gründen (¹⁴C - Methode). Wegen der großen möglichen Variationsbreite des jeweiligen Elementanteils an der Gesamt-Trockensubstanz sollte im gegebenen Falle eine Analyse durchgeführt werden. Für kalkulative Zwecke nimmt man einen Näherungswert von 40% C in der Trockenmasse an.

Die energetische Betrachtungsweise ist die einzige, die es erlaubt, den Kreislauf der lebenden Materie in Beziehung zu ihrem Energie-

spender, der Sonne, zu betrachten. Aus vielen Heizwert-Bestimmungen hat sich herauskristallisiert, daß die Pflanzenmasse zum überwiegenden Teil einen Heizwert von etwa 4 Kcal/g Trockensubstanz besitzt.

Wenn wir die Äquivalenzzahlen aus den 3 verschiedenen Definitionen nebeneinanderstellen, dann erhalten wir folgendes Bild:

Trockensubstanz in g	Heizwert in Kcal	Kohlenstoff in g	CO ₂ in g
1 ~	4 ~	0,4 ~	1,5
2,5 ~	10 ~	1 ~	3,7

Wenn wir die bei der Primärproduktivität anfallende Trockensubstanz angeben, dann müssen wir uns darüber im Klaren sein, daß bereits ein großer Teil der Substanz während des Produktionsprozesses durch die für den Stoffaufbau notwendige Atmung verloren gegangen ist. Es ist daher notwendig mit BOYSEN JENSEN (1932) eine Bruttproduktion und eine Nettproduktion zu unterscheiden. Abweichend von der Definition durch BOYSEN JENSEN habe ich (1962) bei der Definition von Brutto- und Nettproduktion folgende einfache Beziehung vorgeschlagen:

$$\text{Bruttproduktion} = \text{Nettproduktion} + \text{Atmung.}$$

Gemäß dieser Definition ist alles der Nettproduktion zuzurechnen, was einmal gewichtsmäßig als biologische Masse erfaßbar war. Diese Definition hat zwar auch noch einige theoretische und praktische Schwächen, sie kommt aber den ökologischen Bedürfnissen doch wohl am nächsten. Es ist ja vom ökologischen Standpunkt aus wesentlich, alle Teile einzubeziehen, die einmal als Trockensubstanz angefallen sind, weil diese als Glied in der Nährstoffkette eine wichtige Rolle im Stoffkreislauf spielen. Die frühere Definition von BOYSEN JENSEN fußte auf den Gedankengängen, die für die Forstwissenschaftler geläufig sind, indem er den sogenannten Bestandesabfall von der Bruttproduktion abzog. Dadurch nähert sich sein Begriff der Nettproduktion dem, was wir heute als den Holzertrag bezeichnen. Diese Ertragsbestimmungen sind in den angewandten Wissenschaften wesentlich wichtiger als die Messung der Gesamtproduktivität. Neben dem Holzertrag werden in der Land- und Forstwissenschaft noch eine ganze Anzahl von verschiedenen Ertragsbestimmungen durchgeführt, wie z.B. Strohertrag, Körnerertrag oder Heuertrag, um nur einige zu nennen. Die ständige Registrierung solcher Ertragszahlen können für die Produktivitätsforschung sehr nützlich ausgewertet werden, wenn man die Relationen zwischen dem jeweiligen Ertrag und der Gesamtproduktivität kennt. Ein Beispiel für eine solche Relation gibt die Abb. 1, die

für Mais zeigt, daß sich der Kolbenenertrag zur Gesamtproduktivität wie 1 : 2 verhält.

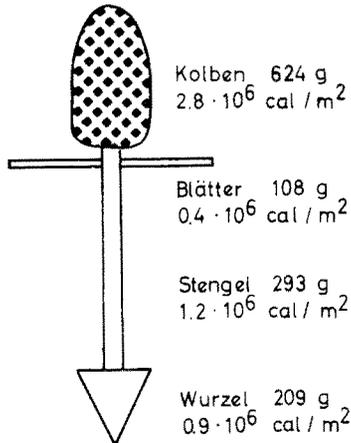


Abb. 1: Die Trockensubstanz (der Bestandesvorrat)/m² in einem Maisfeld, Sorte INRA 258 aufgeteilt auf die einzelnen Organe. Die Trockenmasse ist als Gewicht und als Heizwert angegeben. Die Flächen in der schematischen Darstellung entsprechen dem jeweiligen Massenanteil eines Organs.

Damit haben wir einen weiteren wichtigen Punkt für die Produktivitätsbestimmungen erreicht. Es ist aus meßtechnischen Gründen vielfach notwendig, daß wir die Gesamtmasse in leicht unterteilbare Partien zerlegen. Wir sprechen dann z.B. von einer unterirdischen, einer oberirdischen, einer Blatt-Produktion u.s.w. Die Bedeutung solcher Unterteilungen werden wir in den folgenden Abschnitten noch zu erläutern haben.

b) Für die Sekundärproduktivität lassen sich die bei der primären Produktivität gegebenen Definitionen sinngemäß auch anwenden. Bei der Arbeit an der sekundären Produktivität treten aber Fragen der Nährstoffkette und des Energiekreislaufes stark in den Vordergrund. Es ist daher bei deren Bestimmung notwendig, den sogenannten Trophiegrad zu beachten, das heißt solche Mitglieder einer Biocoenose jeweils zusammenzufassen, die sich entweder direkt von der primär produzierten Stoffmasse ernähren oder aber von bereits konsumierenden Mitgliedern der Biocoenose leben.

3. WACHSTUMSANALYSEN

a) Allgemeines über die Wachstumsanalyse
Wachstumsanalysen sind schon an sich interessante Aufgaben physiologischer und autökologischer Art. Daneben sind sie aber auch die hauptsächliche Grundlage jeder kausalanalytischen Bearbeitung

in der Produktionsbiologie. Da man von ihnen aus die verschiedensten Ansätze für weitere Versuche gewinnt, nehmen die Wachstumsanalysen eine zentrale Stellung bei Produktivitätsbestimmungen ein. Außerdem liefern sie die exaktesten Zahlenwerte über die jährliche Produktivität.

Unter einer Wachstumsanalyse verstehen wir die Feststellung der Massenentwicklung einer Pflanze oder eines Pflanzenbestandes im Laufe der Zeit. Die Versuchstechnik dazu ist schon sehr alt. Sie wird so durchgeführt, daß man eine genügende Anzahl gleich behandelte Versuchsglieder der zu untersuchenden Pflanzenart heranzieht und diese in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen erntet. Ein Beispiel für eine solche Wachstumsanalyse an *Sinapis alba* über den Zeitraum von 3 Monaten hinweg zeigt die Tabelle I.

Die Wachstumsanalyse ist lange Zeit gegenüber Gaswechselanalysen in den Hintergrund getreten. Sie erfordert nämlich letzteren gegenüber eine viel größere Versuchsfläche und gestattet auch nicht, alle Einzelheiten des Wachstums- und Produktionsmechanismus zu analysieren. Vor allem bei kurzfristigen Änderungen, die man am gleichen Individuum durchführen sollte, versagt die Wachstumsanalyse. Aber trotzdem sind Zuwachsmessungen für die Produktivitätsbestimmungen unerlässlich. In mehreren Arbeiten sind nämlich erhebliche Unterschiede festgestellt worden zwischen der direkt bestimmten Gewichtszunahme und deren Berechnung aus Photosynthese und Atmungsmessungen. Wenn aber auch die Werte so genau übereinstimmen wie z.B. bei WINKLER (1960, 1961), dann bleibt immer noch der theoretische Einwand bestehen, daß die wechselnden Aschebestandteile der Pflanze nicht über die Photosynthese in die Pflanze gelangen und dadurch ein Unterschied zwischen der Trockensubstanzbildung und der CO_2 -Aufnahme bestehen muß.

In der Tabelle I sind die Wachstumsanalysen aus 3 Parallelversuchen mit *Sinapis alba* zusammengestellt worden. Ziel dieser Untersuchungen war es, aus den gemessenen Größen folgendes zu berechnen:

1. den Gang des Sproß/Wurzel – Verhältnisses; das geschieht mit Hilfe der Spalten 2 und 3 der Tabelle.
2. Die Beziehungen zwischen Blattflächenindex, Chlorophyllmenge und der zugehörigen Tageszuwachsrate; das geschieht mit Hilfe der Spalten 6, 7 und 9.
3. Die Energieausbeuten in Abhängigkeit vom Alter der Pflanzen; dazu dienen die Spalten 10 bis 13.

b) Versuchsbedingungen und Arbeitsmethoden

Da die Bedingungen für diesen Versuch an anderer Stelle bereits beschrieben worden sind (MEDINA & LIETH 1964), wollen wir sie hier nur in Stichworten angeben:

Gefäßversuch im Gewächshaus; Temperaturverlauf: tagsüber kurzfristig bis 20° C ansteigend, nachts wenig unter 10° C abfallend; relative Luftfeuchte 40—50%, kurzfristig bis 80% ansteigend; Tageslicht, Kurztage gegeben durch die Wintermonate; Lichtgenuß im Mittel 60%, die täglich eingestrahlenen Energiemengen für den Bereich λ 0,3—0,7 μ sind in Tab. I Spalte 13 angegeben; Kulturgefäße: Plastikbeutel, die beim Füllen mit Hilfe einer Blechschablone auf einem Format 15 × 15 × 30 cm (Breite × Länge × Höhe) gehalten wurden; Füllung: ca. 9 kg gewaschener und gesiebter Flußsand; Wassergehalt des Sandes: ca. 60% seiner Wasserhaltefähigkeit, Düngung: 2,2 g Nitrophoska in Suspension vor der Aussaat; Pflanzdichte: 30 Samen/Gefäß, verzogen auf 9—11 Pflanzen/Gefäß nach dem Auflaufen; Besonderheiten: Die Reihe c der Tab. I hatte hinsichtlich der Lichtbedingungen etwas günstigere Verhältnisse als die Reihen a und b. Dadurch ergab sich für Reihe c eine Begünstigung im Wachstum, die bei der Ernte 4 mit einer 2,5 fachen Zunahme der Wurzelmasse gegenüber den beiden anderen Reihen beginnt. Weiterhin mußten die Ernten aus arbeitstechnischen Gründen zeitlich verschoben durchgeführt werden. Deshalb sind in der Tabelle die 3 Versuchsreihen nebeneinandergestellt worden, ohne einen gemeinsamen Mittelwert für alle Werte, bei denen dies möglich gewesen wäre, zu errechnen. Die in jeder Reihe angegebene Zahl stellt jedoch wiederum einen Mittelwert aus 6 Parallelen dar. Die Standardabweichungen sind aus Platzgründen nicht in die Tabelle aufgenommen worden. Sie können aus den Originalarbeiten entnommen werden. Die Variabilität berechnet sich daraus im Mittel zu 10%, maximal 15% der angegebenen Werte (MEDINA & LIETH 1964).

Für die Trockengewichtsbestimmung wurde das Pflanzenmaterial in diesem Versuch bei 105°C getrocknet.

Die Blattflächen bestimmten wir mit Hilfe eines FRESNEL - Lichtplanimeters nach MILLER et al. (1956).

Für die Chlorophyllbestimmung benutzten wir die kolorimetrische Bestimmung nach Mc KINNEY in Azeton bei λ 645 und 660 m μ im Spektralphotometer (vgl. hierzu MEDINA 1963).

Die Kalorienwerte haben wir mit einem adiabatischen Kalorimeter der Firma Janke und Kunkel nach den bestehenden Arbeitsvorschriften bestimmt. (SCHNEIDER 1962).

Die hier angeführten Arbeitsvorschriften gelten auch für die anderen Meßwerte, die wir in dieser Arbeit anführen, mit Ausnahme der Trockengewichtsbestimmungen, die wir im Verlauf unserer Arbeiten an die neue internationale Vorschrift - Trocknen bei 80°C - angeglichen haben.

c) Versuchsauswertung

Von den 3 genannten Versuchszielen lassen sich 2 direkt aus der Tab. I ablesen. Der Verlauf des Sproß/Wurzel Verhältnisses ist in der Spalte 4 und die Energieausbeute in Spalte 14 eingetragen. Lediglich die Beziehungen zwischen Chlorophyll, Oberfläche und Tageszuwachsrate müssen noch aus den angegebenen Daten berechnet werden.

In der Einleitung wurde aber bereits erwähnt, daß es in dieser Arbeit mehr um die jeweiligen Fragestellungen als um die Mitteilung von Versuchsergebnissen geht. Wir wollen deshalb die Versuchsauswertung für die angegebenen Versuchsziele so durchführen, daß wir

die Ergebnisse aus der Tabelle als Ausgangspunkt nehmen, um von da aus die Bedeutung solcher Untersuchungen für ökologische Arbeiten zu erläutern. Damit leiten wir gleichzeitig schon zu den Fragen der Produktivität am Standort über.

c 1) Das Sproß/Wurzel Verhältnis

Die Zahlen der Spalte 4 in Tab. I zeigen, daß zwischen der 1. und 2. Ernte das Verhältnis abfällt, d.h. in diesem Wachstumsabschnitt wird relativ zur Anfangsentwicklung mehr Wurzel gebildet. Zwischen der 2. und 3. Ernte tritt eine Umkehr ein, die Zahlenwerte steigen an, jetzt entwickelt sich der Sproß stärker als die Wurzel. Danach, von der 4. Ernte an, zeigen die Zahlen bis zum Versuchsabbruch wieder eine stärkere Entwicklung des Wurzelsystems. Obwohl die Werte in den einzelnen Versuchsreihen voneinander abweichen – die Gründe dafür wurden bereits genannt – ist die Tendenz für die Änderungen des Sproß/Wurzel Verhältnisses gleich. Die Stoffverteilung findet bei *Sinapis* offensichtlich schubweise, einmal mehr zum Sproß hin und dann wieder mehr zum Wurzelsystem hin statt. Wir wollen aber hier nicht weiter auf Einzelheiten eingehen, sondern lediglich die Schlußfolgerung aus unserem Versuch ziehen, daß das Sproß/Wurzel Verhältnis im Laufe der Entwicklung einer Pflanze nicht konstant ist. Die Kenntnis dieser Tatsache ist für Stoffproduktionsbestimmungen sehr wichtig. Häu-

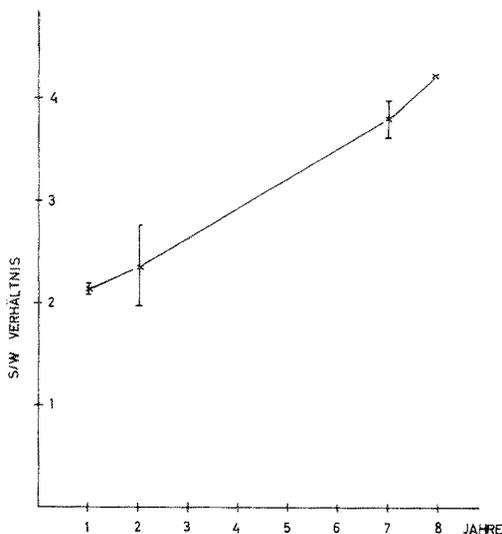


Abb. 2: Das Sproß/Wurzel Verhältnis bei Pappelkulturen verschiedenen Alters (nach OSSWALD 1964).

fig bedingt nämlich die Ernte der unterirdischen Pflanzenteile einen außerordentlich hohen Arbeitsaufwand. Wenn man daher wüßte, welchen Anteil die unterirdischen Teile einer Pflanze bestimmten Alters und unter bekannten Umweltsbedingungen wachsend ausmachen würden, dann würde das die Produktivitätsbestimmungen sehr erleichtern. Unter einigen Bedingungen kennt man bereits das Verhalten der Pflanzen in dieser Hinsicht. So zeigt z.B. die Abb. 2, daß bei Pappeln mit zunehmendem Alter der Anteil des Sprosses an der Gesamtmasse immer größer wird. Für einige weitere Bedingungen sind die Verhältnisse in der folgenden Tabelle II zusammengestellt.

TABELLE II.

An der Gesamttrockenmasse hat der Sproß in zunehmendem Maße Anteil

unter folgenden Bedingungen	bei den Pflanzen	erarbeitet von
höheres Alter	Holzgewächse	TRANQUILLINI 1959 OSSWALD 1964
mehr Licht längerer Tag bessere Bodenwasserverhältnisse	Getreide <i>Lotus corniculatus</i>	POHJAKALLIO 1954 MCKEE 1962
bessere Düngung geringere Chloridgaben schlechtere Bodendurchlüftung	Inkarnatkle <i>Yucca</i> Tomate Knaulgras	SIMONIS 1947 CZAJA o.J. ARNOLD 1955 VOSE 1962

Dies sollen nur einige Beispiele sein, die sich sicher bei weiteren Literaturstudien noch vermehren ließen. Es muß jedoch gesagt werden, daß verschiedene Pflanzen auf die gleiche Abstufung des jeweiligen Gradienten verschieden reagieren können. Ebenso kann die im jeweiligen Experiment gewählte oder naturbedingt vorhandene Lage des Gradienten für die angegebene Tendenz bestimmend sein. Aus dem Gesagten ist zu entnehmen, daß es nicht möglich ist, die unterirdische Stoffmasse ohne besondere Untersuchungen aus dem Sproß/Wurzel Verhältnis zu entnehmen. Welche Fehlerbreite dabei möglich ist, veranschaulicht die Tabelle III. In dieser Tab. sind eine Anzahl von bereits publizierten Verhältnissen der unterirdischen Stoffmasse zur oberirdischen zusammengestellt.

Zum Schluß sollte noch erwähnt werden, daß bei Produktivitätsbestimmungen nicht eigentlich das Sproß/Wurzel Verhältnis interessiert, sondern das Verhältnis der oberirdischen zu den unterirdischen Stoffmassen. In dem bisher Gesagten konnten die beiden

Termini synonym angewendet werden und man zieht dann aus sprachlichen Gründen den kürzeren Ausdruck vor. Für manche Pflanzen (z.B. Kartoffeln oder Epiphyten) ist die synonyme Anwendung der beiden Ausdrücke nicht möglich.

TABELLE III.

Das Verhältnis der oberirdischen zur unterirdischen Stoffmasse einiger Pflanzen zur Zeit der Ernte.

Pflanze	Kulturart	Verhältnis oberird./ unterird. Stoffmasse	Autor
Getreide (Weizen, Hafer, Roggen, Gerste)	Freiland	0,60—0,67	POHJAKALLIO (1954)
<i>Agropyrum cristatum</i>	„	1,34	ECKERT et al. (1961)
<i>Agropyrum desertorum</i>	„	0,92	WINKLER
Kartoffeln	„	1,23—1,96	(1962)
<i>Solanum nodiflorum</i>	Topfkultur	3,73	LARSEN (1941)
Flachs	„	7,27	BALSCHUN & JAKOB (1961)
Arven	Freiland	4,35—11,4	TRANQUILLINI (1959)
<i>Pinus silvestris</i>	„	4,75	OVINGTON & MADGWICK (1959)
Gerste	Wasserkultur	22,67 (Extrem 169)	HEYLAND (1957)

c 2) *Blattflächenindex, Chlorophyllgehalt und Tageszuwachsrate.*

Die Entwicklung von Blattflächen und Chlorophyllgehalt wird zweifellos mit am häufigsten parallel zur Trockensubstanzbildung untersucht. Das liegt daran, daß man im Chlorophyllgehalt einen Gradmesser für die Aufnahmekapazität an photosynthetisch verwertbarer Sonnenenergie sieht und die Blattfläche als maßgebend für den Gasaustausch zwischen Pflanze und Atmosphäre betrachtet. Bei solchen Messungen wird die jeweils momentan produzierte Trockensubstanz auf die Blattfläche oder den Chlorophyllgehalt der betreffenden Pflanze bezogen (= Assimilationsleistung, net assimilation rate). Derartige Versuche sollten so angelegt und durchgeführt werden, daß alle gemessenen Größen auf eine horizontale Bo-

denflächeneinheit bezogen werden können. (Weiteres zur Assimilationsleistung siehe bei WILLIAMS 1946, WATSON 1958, BLACKMAN & WILSON 1951 und WALTER 1960). Welchen Veränderungen die Assimilationsleistung bezogen auf die Blattflächeneinheit und Chlorophyllmengeneinheit im Verlauf der pflanzlichen Entwicklung unterliegt und wie unterschiedlich sie für verschiedene Pflanzen ist, wird in Abb. 3 veranschaulicht. In dieser Abb. ist der Verlauf der täglichen Assimilationsleistung für *Sinapis* derjenigen von *Phragmites* gegenübergestellt.

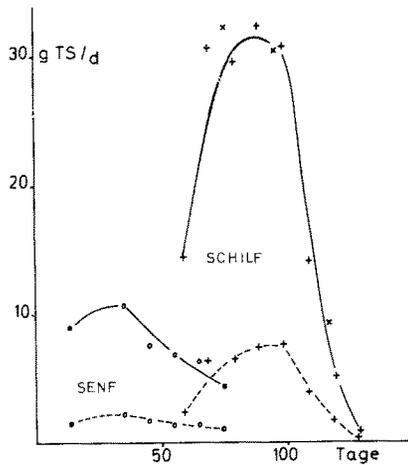


Abb. 3: Die Assimilationsleistung von Senf (*Sinapis alba*) o und Schilf (*Phragmites communis*) + im Verlaufe ihres Wachstums, — bezogen auf 1 g Chlorophyll, — — — bezogen auf 1 m² Blattfläche. Die Werte + und o sind ausgeglichenen Kurven entnommen (vgl. MEDINA 1964). × und ● sind aus den Meßwerten direkt berechnet worden. Abszisse: Zeit in Tagen nach Versuchsbeginn (*Sinapis*) oder nach Beginn der Vegetationsperiode (*Phragmites*) Ordinate: g Trockensubstanzbildung je Tag und m² Bodenfläche.

Zu den Punkten der Abb. 3, aus denen die eingetragenen Kurven konstruiert wurden, muß gesagt werden, daß diese aus ausgeglichenen Wachstumskurven entnommen worden sind. Man versucht bei Wachstumsanalysen häufig die Unregelmäßigkeiten, die sich durch die zufällige Lage der Erntetermine zur logarithmischen Wachstumsphase und durch Außenfaktoren entstehen, auszugleichen. Dazu beschreibt man die Lage der Meßwerte mit Hilfe der bestpassenden algebraischen Funktion. Diese Methode ist natürlich nur dann zulässig, wenn man die Wirkung der äußeren Wachstumsfaktoren nicht berücksichtigen möchte. Für die beiden in Abb. 3 beschriebenen

nen Pflanzen traf das zu. Die Berechnung ist bei MEDINA (1964) beschrieben. Unsere Kurven sind aus den dort ermittelten Werten gezeichnet worden. Die tatsächlich gemessenen Werte können aus der Tab. I Reihe c und der Abb. 4 entnommen werden. Einige Meßpunkte sind zum Vergleich in die Abb. 3 mit aufgenommen worden.

Die in Abb. 3 gezeigten Unterschiede in der Assimilationsleistung sollen veranschaulichen, welche Bedeutung derartige Untersuchungen für die Autökologie haben. Für die Produktivitätsbestimmungen an Pflanzengesellschaften sind die Ergebnisse insofern interessant, als sie zeigen, daß sicher keine einfache Korrelation zwischen Oberfläche, Chlorophyllmenge und Produktivität besteht. Auf diesen Punkt werden wir bei der Besprechung methodischer Probleme wieder zurückkommen. Im übrigen geben uns die Wachstumsanalysen neben Aufschlüssen über die zeitliche und räumliche Entfaltung der Biomasse auch den günstigsten Erntetermin für Jahresproduktivitätsbestimmungen an. In Abb. 4 wird als Beispiel dafür die Analyse der oberirdischen Massenentwicklung eines Schilfreinbestandes im Verlauf einer Vegetationsperiode gezeigt. Die auf solche Art gewonnenen Maximalwerte für die Blattflächenindices und Chlorophyllmengen einer Pflanzengesellschaft wollen wir im Zusammenhang mit den Fragestellungen der Produktivität am Standort besprechen.

c 3) Die Energieausbeute.

Der Energiehaushalt einer Pflanze oder Pflanzengesellschaft, die Energieverteilungen innerhalb einer Pflanze sowie die Energieausbeute von Pflanzengesellschaften bieten eine Reihe von interessanten Fragestellungen. Die Tab. I zeigt in Spalte 14 z.B. die zunehmende Effektivität der Senf - Kulturen mit zunehmendem Alter. Solche Untersuchungen sind lange Zeit hindurch stark vernachlässigt worden. In Verbindung mit der Behauptung von BAKER & MUSGRAVE (1964), MOSS et al. (1961), daß das Licht z.B. in Maiskulturen zeitweise im Minimum ist, verdienen aber Untersuchungen über Beziehungen zwischen der Energieausbeute unserer Kulturpflanzen und dem täglichen, bzw. jahreszeitlichen Gang der Energieeinstrahlung erneutes Interesse.

Die ökologische Energieausbeute wird von verschiedenen Autoren unterschiedlich berechnet. Sie kann einmal bezogen werden auf die Globalstrahlung und zum anderen nur auf den 'photosynthetisch wirksamen' Anteil der Gesamtstrahlung, das umfaßt gewöhnlich den Wellenlängenbereich 0,3—0,7 $m\mu$. Letztere Bezugsgröße wurde auch in der Tab. I gewählt. Da die sichtbare Strahlung zur Gesamtstrahlung in Annäherung im Verhältnis 1 : 2 angenommen wird,

läßt sich der Prozentsatz der Ausbeute bezogen auf die Gesamtstrahlung durch einfaches Halbieren der angegebenen Zahlen ablesen.

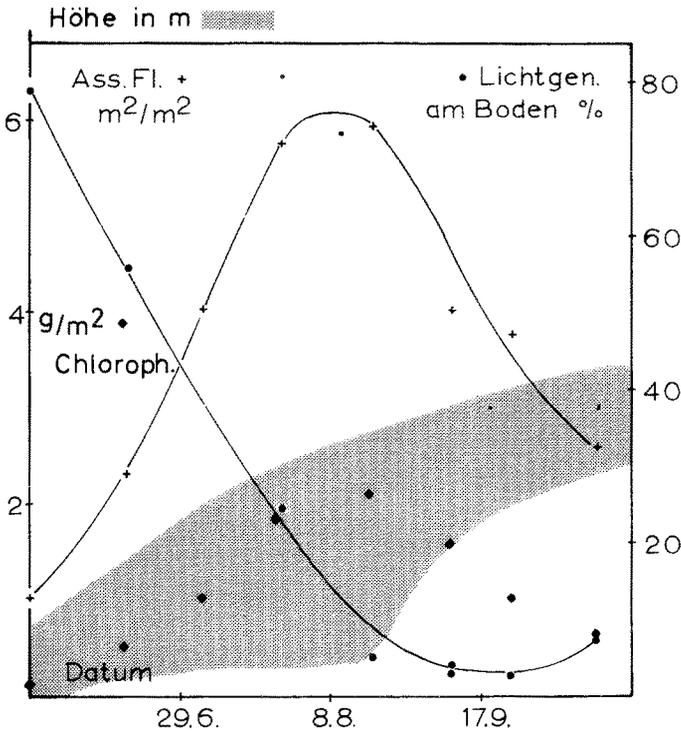


Abb. 4: Die Entwicklung eines *Phragmites* - Bestandes während einer Vegetationsperiode. Punktierter Fläche - der Raum, der von der als photosynthetisch wirksam anzunehmenden Sproßmasse eingenommen wird + die jeweilige Assimilationsfläche, ♦ der jeweilige Chlorophyllgehalt, ● der Lichtgenuß am Boden Abszisse: Datum; Ordinate: links - Höhe des Blatraumes, Assimilationsflächenindex und Chlorophyllgehalt; rechts Lichtgenuß, gemessen mit einer Selenzelle.

Im allgemeinen wird heute der photosynthetisch wirksame Anteil der Globalstrahlung als Bezugsgröße vorgezogen. Ob das überall richtig ist, muß jedoch noch bewiesen werden. Es besteht durchaus die Möglichkeit, daß in Gebieten mit unteroptimalen Temperaturen die Wärmestrahlung zu einer erhöhten Ausbeute des sichtbaren Lichtes beiträgt, indem sie für eine Erhöhung der Blattertemperaturen sorgt. Die stark erhöhte Produktivität an den Südhängen von Frostbuckeln im subarktischen Gebiet (LIETH 1961) läßt einen solchen Schluß zu. Eine entgegengesetzte Wirkung wäre dagegen in

Klimagebieten mit überoptimalen Temperaturen zu erwarten. Diese Fragestellung erfordert eine gesonderte Bearbeitung.

Interessante Aspekte ergeben sich bei der energetischen Betrachtung der Assimilateverteilung innerhalb einer Pflanze. Gehen wir einmal von der in Tab. I enthaltenen Berechnung des Sproß/Wurzel Verhältnisses aus. Das betrug z.B. für die letzte *Sinapis* Ernte 3,95, wenn man die Trockengewichte zur Berechnung verwendet. Bei der gleichen Ernte betragen die Heizwerte für den Sproß 4112 cal/g TS und für die Wurzel 4522 cal/g TS. Wenn man diese Werte für die Berechnung der Sproß/Wurzel Relation verwendet, dann erhält man die Zahl 3,6, das bedeutet gegenüber dem Verhältnis 3,95 eine Verschiebung um ca. 10% zugunsten der Wurzel. Das ist jedoch keinesfalls immer so. Für das in Abb. 1 gezeigte Beispiel der energetischen Berechnung einer Maisernte ergibt sich keine nennenswerte Differenz.

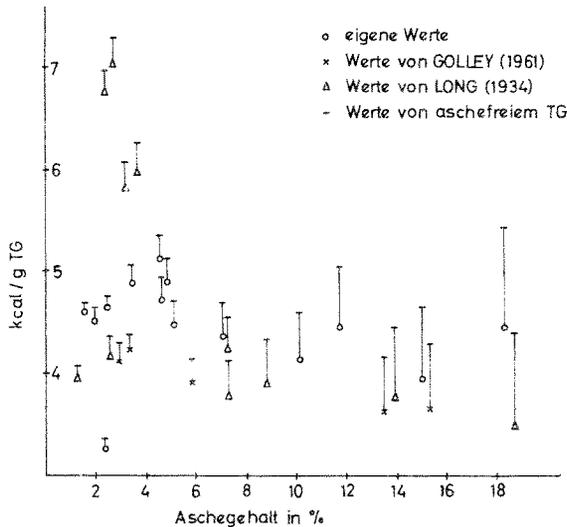


Abb. 5: Der Heizwert verschiedener Pflanzenproben bezogen auf die aschenhaltige und aschenfreie Trockensubstanz. \circ eigene Werte (nach PFLANZ 1964), Δ Werte nach LONG (1934), \times Werte nach GOLLEY (1961); der obere Begrenzungsstrich T gibt den Heizwert bezogen auf die aschenfreie Substanz der gleichen Probe an, für die das unten anhängende Zeichen den Heizwert der aschenhaltigen Substanz anzeigt. Abszisse: % Asche in der Probe, Ordinate: Heizwert in Kcal/gTg

Die hier gefundenen Differenzen begründen sich in der Hauptsache auf 2 Komponenten der Trockensubstanz, dem Aschegehalt und dem Gehalt an fettartigen und sonstigen Verbindungen mit

hohem Heizwert. Wie groß die Unterschiede durch den Aschegehalt werden können, haben wir in der Abb. 5 veranschaulicht. Aus dieser Abb. geht aber gleichzeitig hervor, daß der Aschegehalt allein nicht für die Erklärung der unterschiedlichen Energiewerte ausreicht. BLISS (1962) zeigte, daß die Heizwerte seines Materials eine hohe Korrelation zum Gehalt an fettartigen Substanzen aufweisen. Dieses Ergebnis war wegen der großen Unterschiede der Heizwerte solcher Verbindungen gegenüber denjenigen von Kohlenhydraten und Eiweiß zu erwarten.

Als Ergebnis dieser Untersuchungen kann der Schluß gezogen werden, daß zum vollen Verständnis des Energiehaushaltes einer Pflanze parallel zu den Heizwertbestimmungen der Aschegehalt und der Fett- und Wachsanteil bzw. der anderer energiereicher Verbindungen ermittelt werden sollten.

Abschließend zu den Gedanken über die Wachstumsanalyse möchten wir noch einmal auf die vielen Verbindungen hinweisen, die solche Messungen zu den im nächsten Abschnitt zu behandelnden Produktivitätsproblemen am Standort haben. Eine kausalanalytische Bearbeitung der Produktivität erscheint uns ohne die Wachstumsanalyse höchst unbefriedigend.

4. LITERATURVERZEICHNIS

- ARNOLD, A. - 1955 - Die Bedeutung der Chlorionen für die Pflanze. 148 S. *Botanische Studien*, Heft 2, VEB G. Fischer Verlag Jena.
- BAKER, D. N. & MUSGRAVE, R. B. - 1964 - Photosynthesis under field conditions 5. Further plant chamber studies of the effects of light on corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 4, 127—131.
- BALSCHUN, H. & JAKOB, F. - 1961 - Zur Frage der Beeinflussung des Leinertrages durch *Camelina* - Arten. *Flora* 151, 572—606.
- BLACKMAN, G. E. et al. - 1946 - 1959 - Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment 1—12. *Ann. Bot. n.s.* 10—23.
- & WILSON, G. L. - 1951 - Physiol. and ecological . . . 7. An analysis of the differential effects of light intensity on the net assimilation rate, leaf area ratio, and relative growth rate of different species. *Ann. Bot. n.s.* 15, 373—408.
- , & BLACK, J. N. - 1959 - Physiol. and ecological . . . 11. A further assessment of the influence of shading on the growth of different species in the vegetative phase. *Ann. Bot. n.s.* 23, 51—63.
- BLISS, L. C. - 1962 - Caloric and lipid content in alpine tundra plants. *Ecology* 43, 753—757. Siehe auch bei HADLEY, E. B.
- BOYSEN JENSEN, P. - 1932 - Die Stoffproduktion der Pflanzen. 108 S. G. Fischer Verlag Jena.
- BRAY, J. R. - 1960 - The chlorophyll content of some native and managed plant communities in Central Minnesota. *Canad. J. Bot.* 38, 313—333.
- , 1962 siehe bei LIETH 1962.
- CRAGG, J. B., (Editor) - 1962 - Advances in ecological research. 203 S. Bd. 1, Academic Press, London.

- CZAJA, A. TH. - 1943 - Neuere Erfahrungen über den Anbau der *Yucca*. 52 S. Verlag W. Girardet, Essen.
- , briefliche Mitteilung.
- DUVIGNEAUD, P. et al. - ohne Jahreszahl erschienen 1963 - Ecosystèmes et Biosphère. 130 S. Documentation 23, Minist. de l'Education et de la Culture Bruxelles.
- ECKERT, E. JR., BLEAK, A. T., ROBERTSON, J. H. & NAPHAN, E. A. - 1961 - Responses of *Agropyron cristatum*, *A. desertorum* and other range grasses to three different sites in Eastern Nevada. *Ecology* 42, 775—783.
- ELLENBERG, H. & OVERTON, J. D. unter Mitarbeit von CRAGG, J. B., DUVIGNEAUD, P. und vielen anderen - 1964 - Produktionsökologie von Land-Lebensgemeinschaften im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms. *Ber. Geobotan. Inst. ETH Zürich, Stiftung Rübél*, 35, 14—40.
- FILZER, P. - 1951 - Die natürlichen Grundlagen des Pflanzenertrages in Mitteleuropa 198 S.; E. Schweizerbart Verlag Stuttgart.
- GESSNER, F. - 1959 - Hydrobotanik II. 701 S. VEB Dtsch. Verlag Wissensch. Berlin.
- GOLLEY, F. B. - 1960 - Energy dynamics of a food chain of an old field community. *Ecol. Monogr.* 30, 187—206.
- HADLEY, E. B. & BLISS, L. C. - 1964 - Energy relationships of alpine plants on Mt. Washington, New Hampshire. *Ecol. Monogr.* 34, 331—357.
- HEYLAND, K. U. - 1957 - Untersuchungen über die Bedeutung der Ernährung mit Stickstoff, Phosphorsäure und Kali in verschiedenen Entwicklungsstadien für den Ertrag der Sommergerste. 102 S. *Arb. Landw. Hochschule Hohenheim* 7, E. Ulmer Verlag Stuttgart.
- KIRA, T. et al. siehe bei OGAWA, H. et al. 1961.
- LARSEN, P. - 1941 - Vergleich der direkt bestimmten und der aus Messungen der Assimilation und Atmung errechneten Stoffproduktion einjähriger Pflanzenbestände. *Planta* 32, 343—363.
- LIETH, H. - 1961 - Ökologische Notizen von den Frostbuckeln der Mo - Vegetation im nordöstlichen Island. *Flora* 150, 166—169.
- , teilweise als Herausgeber - 1962 - Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. 156 S., G. Fischer Verlag Stuttgart.
- , 1964 - Versuch einer kartographischen Darstellung der Produktivität der Pflanzendecke auf der Erde. *Geographisches Taschenbuch* 1964/65, S. 72—80.
- , OSSWALD, D., MARTENS, H. & PFLANZ, BRIGITTE - 1963 - Das Arbeitsprogramm zur Untersuchung der Stoffproduktion am Bot. Inst. der Landw. Hochschule Stuttgart-Hohenheim. Vervielfältigtes Manuskript.
- LONG, F. L. - 1934 - Application of calorimetric methods to ecological research. *Plant Physiol.* 9, 323—338.
- MARTENS, H. - 1964 - Untersuchungen über den Blattflächenindex und die Methoden zu seiner Messung. Zulassungsarbeit der TH Stuttgart.
- MCKEE, G. M. - 1962 - Some effects of daylength on seedlings growths and nodulation in birdsfoot trefoil. *Crop Sci.* 2, 315—317.
- MEDINA, E. - 1964 - Über die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt, assimilierender Fläche und Trockensubstanzproduktion einiger Pflanzengemeinschaften. 59 S. Dissertation Hohenheim.
- , & LIETH, H. - 1963 - Contenido de clorofila de algunas asociaciones vegetales de Europa Central y su relación con la productividad. *Qual. Plant. Mat. Veget.* 9, 217—229.

- , & ———, - 1964 - Die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt, assimilierender Fläche und Trockensubstanzproduktion in einigen Pflanzengemeinschaften. *Beitr. Biol. Pflanzen* 40, 451—494.
- MILLER, E., SHADBOLT, C. A. & HOLM, L. - 1956 - Use of an optical planimeter for measuring leaf area. *Plant Physiol.* 31, 484—486.
- MONSI, M. et al. - 1961 - 1964 - Physiological and ecological analysis of shade tolerance of plants 1—4. *Bot. Mag. Tokyo*, 74—77.
- , & SAEKI, T. - 1953 - Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.* 14, 22—52.
- MOSS, D. N., MUSGRAVE, R. B. & LEMON, E. R. - 1961 - Photosynthesis under field conditions 3. Some effects of light, carbon dioxide, temperature, and soil moisture on photosynthesis, respiration, and transpiration of corn. *Crop Sci.* 1, 83—87.
- MÜLLER D. - 1964 - Der tropische Regen-Urwald im Tiefland der Elfenbeinküste 4 S. Umdruck ohne Verlagsangabe.
- , - 1962 - siehe in LIETH 1962.
- MUSGRAVE, R. B. et al. - 1961 - 1964 - Photosynthesis under field conditions 1—5. *Crop Sci.* 1—4. Siehe auch unter Moss, D. N. et al. - 1961; BAKER, D. N. et al. - 1964.
- NITSCHIPOROVITSCH, A. A., (Herausgeber) - 1963 - Photosynthese und Fragen der pflanzlichen Produktivität. 158 S. (russ.) Verlag der Akademie der Wissenschaften USSR. Moskau.
- ODUM, E. P. unter Mitarbeit von ODUM, H. T. - 1959 - Fundamentals of ecology, 2. Auflg. 546 S. W. B. Saunders, Philadelphia, London.
- OGAWA, H., YODA, K. & KIRA, T. - 1961 - A preliminary survey on the vegetation of Thailand. *Nature and life in Southeast Asia* 1, 21—157.
- OSSWALD, D. - 1964 - Das Verhältnis der pflanzlichen Stoffproduktion über und unter der Erde. Zulassungsarbeit der TH Stuttgart.
- OVINGTON, J. D. & MADGWICK, A. A. - 1959 - Distribution of organic matter and plant nutrients in a plantation of scots pine. *Forest Sci.* 5, 344—355.
- PATERSON, S. S. - 1956 - The forest area of the world and its potential productivity. 216 S. The royal Univ. of Göteborg, Dept. of Geography.
- , 1962 - siehe in LIETH 1962.
- PFLANZ, BRIGITTE - 1964 - Der Energiegehalt und die ökologische Energieausbeute verschiedener Pflanzen und Pflanzenbestände. Zulassungsarbeit der TH Stuttgart.
- POHJAKALLIO, O. - 1954 - On the effect on dry matter yield, dry matter content, and root-top ratio of certain cultivated plants. *Acta agricult. scand* 4.
- SCHNEIDER, E. - 1962 - Zur Brennwert-Bestimmung von organischen Substanzen mit Hilfe eines adiabatischen Kalorimeters. *Janke und Kunkel Nachr.* 7, 2—4.
- SIMONIS, W. - 1947 - CO₂-Assimilation und Stoffproduktion trocken gezogener Pflanzen. *Planta* 35, 188—224.
- STEEMANN NIELSEN, E. - 1959 - The chlorophyll content and the light utilisation in communities of plancton algae and terrestrial higher plants. *Physiol. Plantarum* 10, 1009—1020.
- TAKEDA, T. - 1961 - Studies on the photosynthesis and production of dry matter in the community of rice plants. *Jap. J. Bot.* 17, 403—437.
- TISCHLER, W. - 1955 - Synökologie der Landtiere. 414 S.; G. Fischer Verlag Stuttgart.

- TRANQUILLINI, W. - 1959 - Die Stoffproduktion der Zirbe (*Pinus cembra*) an der Waldgrenze während eines Jahres. *Planta* 54, 107—129.
- VOSE, P. B. - 1962 - Nutritional response and shoot/root ratio as factors in the composition and yield of perennial ryegrass, *Lolium perenne* L. *Ann. Bot. n.s.* 26.
- WATSON, D. - 1958 - The dependence of net assimilation rate on leaf area index. *Ann. Bot. n.s.* 22, 37—54.
- WALTER, H. - 1960 - Einführung in die Phytologie Bd. III, Standortslehre, 2. Aufl. 566 S.; E. Ulmer Verlag Stuttgart.
- WILLIAMS, R. F. - 1946 - The physiology of plant growth with special reference to the concept of net assimilation. *Ann. Bot. n.s.* 10, 41—72.
- WINKLER, E. - 1960 - Die Stoffproduktion der Kartoffelpflanze im Tal (600m) im Mittelgebirge (900m) und an der Waldgrenze (1880m) bei Innsbruck. *Veröff. Museum Ferdinandeum* 39, 5—65.
- , 1961 - Assimilationsvermögen, Atmung und Erträge der Kartoffelsorten Oberarnbacher Frühe, Planet, Lori und Agnes im Tal (610m) und an der Waldgrenze bei Innsbruck und Vent (1880m bzw. 2014m). *Flora* 151, 621—662.