

Über die stoffliche Zusammensetzung der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) im Solling¹⁾

Reinhard Bornkamm und Wilfried Bennert

Within the German Solling project, the type of beech forest occurring on acidic soil (*Luzulo-Fagetum*) is represented by three stands of different age (B 1, B 3, B 4) all dominated by beech (*Fagus sylvatica*) being the only species of the tree layer and thus acting as the main producer in these ecosystems. In order to get more information on the quality of tree biomass in various of its fractions the following organic components were analyzed: protein, soluble nitrogen containing substances, lipids, soluble carbohydrates, starch, hemicellulose, cellulose and lignin. Additionally, the content of carbon and ash was determined. By combining data for biomass of different plant parts (as known from investigations by HELLER [see RUNGE 1973]) and our corresponding chemical data, the pools of various organic and anorganic components stored in the tree biomass and its fractions could be estimated and expressed on an area basis (t/ha). From these results the average composition of the total tree biomass could be calculated (as percent of dry weight). In all three stands cell wall substances (cellulose, lignin, and hemicellulose) dominate by far, both in absolute and relative terms. All other organic components analyzed contribute only very little (each less than 2%) to the tree biomass. Carbon is a major element (amounting to 48%), whereas minerals in form of ash are of only little importance (1%).

Beech forest, cell wall substances, chemical composition, Solling project.

1. Einführung

Innerhalb des Sollingprojektes (ELLENBERG 1971, 1973; ELLENBERG et al. 1979) standen neben verschiedenen Ersatzgesellschaften vor allem Bestände des bodensauren Hainsimsen-Buchenwaldes (*Luzulo-Fagetum*) als naturnahe und im westlichen Mitteleuropa häufigste Waldökosysteme im Mittelpunkt des Interesses. Entsprechend der stark dominierenden Rolle der Rotbuche in diesen Wäldern haben sich die Untersuchungen zur pflanzlichen Primärproduktion weitgehend auf diese Art konzentriert; die Krautschicht ist jedoch in einigen Arbeiten ebenfalls berücksichtigt worden (BORNKAMM, BENNERT 1971; EBER 1971; SCHULZE 1972; BENNERT 1973, 1980).

Neben den produktionsökologischen Grundgrößen, Biomasse, Produktivität und Energiegehalt (HELLER 1971; MEYER, GÖTTSCHE 1971; RUNGE 1971, 1973), waren es vor allem die anorganischen Stoffe, die in den verschiedenen Biomassefraktionen der Rotbuche genauer analysiert wurden (PAVLOV 1972, 1973) und deren Umsätze innerhalb des Ökosystems z.T. modellhaft beschrieben werden konnten (ULRICH et al. 1971; ULRICH, MEYER 1973; ULRICH et al. 1973, 1977; KHANNA et al. 1974; PRENZEL 1979). Obwohl die organischen Stoffe den größten Teil der Biomasse ausmachen, fehlen für sie entsprechende und ausführliche Untersuchungen. Lediglich für die Einnahmeseite des Kohlenstoffhaushaltes, die photosynthetische CO₂-Fixierung, liegen genaue Daten vor (SCHULZE 1970; LANGE, SCHULZE 1971).

In den von uns durchgeführten Untersuchungen sollte versucht werden, mehr über den Verbleib der Assimilate zu erfahren. Ausgangspunkt war dabei die Biomasse, deren Gehalte an wichtigen organischen Stoffklassen ermittelt wurden. Ein vergleichbarer Ansatz mit älteren Analysenmethoden ist bereits von GÄUMANN (1935) an einem anderen Standort (im schweizerischen Mittelland) durchgeführt worden; diese Untersuchung beschränkte sich aber auf die Ermittlung von Stoffgehalten in den einzelnen Biomassefraktionen, ohne eine Integration über den gesamten Bestand zu versuchen.

2. Material und Methode

Die methodischen Grundlagen der durchgeführten Pflanzenanalysen sind in entsprechenden Untersuchungen der wichtigsten Kraut- und Moosschichtarten dargestellt (BORNKAMM, BENNERT 1971; BENNERT 1973, 1980). Abweichungen ergaben sich lediglich bei der Bestimmung der Cellulose, deren Glukosegehalt in der vorliegenden Untersuchung enzymatisch (BOEHRINGER 1980) und nicht papier-

¹⁾ Ergebnisse des "Sollingprojektes der Deutschen Forschungsgemeinschaft" (Internationales Biologisches Programm): Mitteilung Nr. 322.

chromatographisch ermittelt wurde. Insgesamt wurden die Gehalte folgender Substanzen bestimmt: Protein und lösliche N-haltige Verbindungen (aus den entsprechenden N-Gehalten errechnet), lösliche Kohlenhydrate, Stärke, Lipide, Hemicellulosen, Cellulose, Lignin sowie Asche, Stickstoff und Kohlenstoff.

Das verwendete Pflanzenmaterial war weitgehend identisch mit dem von PAVLOV (1972) untersuchten; jedoch wurden verschiedene zusätzliche Proben von Blättern, Wurzeln und Früchten gesammelt. Die Aufteilung der Biomassefraktionen folgt dem von RUNGE (1973) verwendeten Schema (Stammholz, Stammrinde, Astholz, Astrinde, Zweigholz, Zweigrinde, Grobwurzelholz, Grobwurzelrinde, Feinwurzeln, Blätter, Früchte). Die Einzelergebnisse für die verschiedenen Biomassefraktionen sollen an anderer Stelle wiedergegeben werden (BENNERT, BORNKAMM, in Vorber.). In der vorliegenden Arbeit wird über den Vorrat der verschiedenen Substanzen in der gesamten Baumschichtbiomasse von drei verschiedenen Probestellen mit unterschiedlich alten Buchenbeständen (B 1: 120jährig, B 3: 80jährig, B 4: 60jährig) berichtet. Das Gesamtreservoir eines Stoffes wurde ermittelt als

$$\sum_{i=1}^n G_i \cdot B_i,$$

wobei G die Gehalte eines Inhaltsstoffes in den n Fraktionen und B die Biomasse dieser Fraktionen darstellen. Als Biomassewerte wurden die Angaben von HELLER, die auch entsprechenden Untersuchungen von RUNGE (1973) zugrunde liegen, verwendet.

3. Ergebnisse und Diskussion

In allen drei untersuchten Buchenbeständen dominieren die Zellwandsubstanzen bei weitem (Tab. 1). Ihr Vorrat beläuft sich im Altbestand (B 1) auf 211 t/ha bzw. auf jeweils etwa 125 t/ha in den beiden jüngeren Beständen. Wichtigste Komponente ist die Cellulose, die 44% der gesamten Zellwandsubstanzen ausmacht, gefolgt vom Lignin mit 33% und den Hemicellulosen mit 23%, wobei diese Anteile für alle drei Bestände gleich sind. Der überwiegende Teil der Zellwandsubstanzen ist, entsprechend dem Biomassereichtum dieser Fraktion, im Stammholz festgelegt, das damit Hauptreservoir dieser Verbindungen darstellt. Allerdings bestehen zwischen den Altersklassen deutliche Unterschiede. Da die Biomasse des Stammholzes mit dem Bestandesalter sowohl absolut als auch relativ zunimmt, steigt auch die Bedeutung dieser Fraktion als Reservoir der Zellwandsubstanzen. Während im jüngsten Buchenbestand (B 4) nur 58% des Gesamtvorrats der Zellwandsubstanzen im Stammholz festgelegt sind, sind es im ältesten (B 1) bereits 73%.

Tab. 1: Vorrat (in t/ha) und durchschnittliche Gehalte (in % der Trockensubstanz) verschiedener Inhaltsstoffe in der Buchenbiomasse der Probestellen B 1, B 3 und B 4.

	Vorrat in t/ha			Gehalt in % d. Trockensubstanz		
	B 1	B 3	B 4	B 1	B 3	B 4
lösl. N-haltige Substanzen	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
Protein	4.3	2.6	2.9	1.4	1.4	1.6
Summe N-haltiger Substanzen	4.6	2.7	3.0	1.5	1.5	1.7
Lipide	2.9	1.8	1.7	0.9	1.0	0.9
lösl. Kohlenhydrate	0.6	0.4	0.4	0.2	0.2	0.2
Stärke	0.1	0.1	0.1	0.0	0.1	0.1
Hemicellulosen	49.0	29.2	28.7	15.8	15.8	15.8
Cellulose	94.0	55.5	54.2	30.3	30.1	29.7
Lignin	68.0	40.8	41.0	21.9	22.1	22.5
Summe Zellwandsubstanzen	211.0	125.5	123.9	68.0	68.0	68.0
Asche	3.0	1.8	2.0	1.0	1.0	1.1
Kohlenstoff	149.1	88.8	87.7	48.1	48.2	48.1

Alle übrigen untersuchten Stoffe treten mengenmäßig weit hinter den Zellwandsubstanzen zurück. Die Vorräte an N-haltigen Verbindungen (überwiegend Proteine) betragen nur knapp 5 t/ha im Altbestand bzw. rund 3 t/ha in den jüngeren Beständen und sind damit um den Faktor 40 kleiner als diejenigen der Zellwandsubstanzen. Sie liegen in einer Größenordnung, die in einem gutwüchsigen Hochstaudenbestand ebenfalls erreicht werden kann (BORNKAMM 1981). Auch bei den N-haltigen Substanzen ist auf Grund der großen Biomasse die Bedeutung der Stammholzfraktion am größten; allerdings verteilen sich die Vorräte etwas gleichmäßiger auf die verschiedenen Organe und Gewebe als bei den Zellwandsubstanzen. Wurzeln und Blätter als hochaktive Organe steuern dank ihrer hohen Stickstoffgehalte fast 30% zum Reservoir an N-haltigen Verbindungen bei.

Die Lipidvorräte liegen unter 3 t/ha bzw. 2 t/ha. Davon sind fast zwei Drittel in der Stammholzfraktion lokalisiert. Lösliche Kohlenhydrate und Stärke sind in allen drei Beständen gänzlich unbedeutend (weit unter 1 t/ha). Während die löslichen Kohlenhydrate überwiegend in den Feinwurzeln und Blättern konzentriert sind, ist die Stärke fast ausschließlich auf die Stammrinde beschränkt.

Die Asche als anorganische Komponente ist in ihrem mengenmäßigen Auftreten den Lipiden vergleichbar. Sie kommt jedoch schwerpunktmäßig in Stammholz und -rinde vor. Da der Kohlenstoffgehalt in allen Organen und Geweben recht einheitlich ist, wird der Vorrat dieses Elementes in den einzelnen Fraktionen weitgehend von der entsprechenden Biomasseverteilung bestimmt.

Auf Grund der Analyse der verschiedenen Substanzen in den einzelnen Fraktionen der Buchenbestände ist es möglich, eine nach der Biomasse gewichtete durchschnittliche Zusammensetzung der gesamten Baumschicht anzugeben (Tab. 1). Sie ist in allen drei Beständen weitgehend identisch. Mit rund 30% ist die Cellulose wichtigste organische Substanz der Baumschicht, gefolgt vom Lignin mit 22% und den Hemicellulosen mit 16%. Diese drei Substanzen zusammen machen als Zellwandsubstanzen etwa 68% der gesamten Biomasse aus. Auch LIETH (1975) gibt für die Biomasse der Primärproduzenten eines Nadelwaldes sowie eines sommergrünen Laubwaldes als stoffliche Hauptkomponenten Zellwandsubstanzen an. Seine aus der Literatur zusammengestellten Werte übertreffen aber mit rund 90% die unsrigen bei weitem, was hauptsächlich auf wesentlich höhere Cellulosegehalte zurückzuführen ist. LIETH (1975) gibt hierfür 44 bzw. 47% an. Die Konzentrationen der übrigen organischen Substanzen in der Baumbiomasse sind außerordentlich klein. N-haltige Verbindungen (im wesentlichen Proteine) erreichen nur einen Anteil von rund 1,5%, Lipide von 1%. Lösliche Kohlenhydrate und Stärke sind nur mit 0,2 bzw. 0,1% am Aufbau der Biomasse beteiligt. LIETH (1975) gibt für diese Substanzen in den von ihm erwähnten Waldökosystemen ähnlich niedrige Konzentrationen an.

Insgesamt sind mit den vorliegenden Analysen etwa 73% der Biomasse der Buchenbestände erfaßt. Unter den nicht berücksichtigten Substanzen dürften Pektine - SALO (1965) gibt für Gehölze 3-5% an - und vor allem Gerbstoffe (Catechine und Tannine) mengenmäßig die größte Rolle spielen. Letztere können im Holz und in der Rinde bei Fagaceen einen Gehalt von bis zu 19% erreichen; häufig wurden Werte zwischen 4 und 8% gefunden (HEGNAUER 1966).

Für die jährlich erbrachte Produktionsleistung der Buche lassen sich entsprechende, flächenbezogene bzw. die Gesamtkonzentrationen betreffende Berechnungen anstellen. Damit ist es möglich, die Produktivität über den rein quantitativen Aspekt hinaus auch der Qualität nach zu beschreiben und den Verbleib der jährlich fixierten Kohlenstoffmenge in wesentlichen Zügen zu ermitteln. Die entsprechenden Auswertungen sollen an anderer Stelle publiziert werden.

Herrn Dr. M.B. PAVLOV danken wir für die Überlassung einiger Pflanzenproben in pulverisierter Form. Bei der Durchführung der zahlreichen Analysen haben mitgewirkt: Frau U. Hennig, Frau R. Kaup, Frau C. Vielbehr und Frau M. Zander (Berlin) sowie Frau E. Eslamy und Herr H. Mehnert (Bochum). Wir danken allen für ihre sorgfältige Mitarbeit. Die Untersuchungen wurden von der DFG durch eine Sachbeihilfe unterstützt.

Literatur

- BENNERT H.W., 1973: Chemisch-ökologische Untersuchungen an Arten der Krautschicht eines montanen Hainsimsen-Buchenwaldes (Luzulo-Fagetum). Diss. Berlin.
- BENNERT H.W., 1980: Über die stoffliche Zusammensetzung von Waldbodenpflanzen eines montanen Hainsimsen-Buchenwaldes. I. Asche-, Stickstoff- und Proteingehalte. Flora 170: 433-455.
- BOEHRINGER (GmbH), 1980: Methoden der enzymatischen Lebensmittelanalytik. Mannheim.
- BORNKAMM R., BENNERT W., 1971: Chemical composition of plants of the field layer. Preliminary report. Ecol. Stud. 2: 57-60.

- BORNKAMM R., 1981: Zusammensetzung, Biomasse und Inhaltsstoffe der Vegetation während zehnjähriger Sukzession auf Gartenboden in Köln. *Decheniana* 134: 34-48.
- EBER W., 1971: The primary production of the ground vegetation of the Luzulo-Fagetum. *Ecol. Stud.* 2: 53-56.
- ELLENBERG H., 1971: Introductory survey. *Ecol. Stud.* 2: 1-15.
- ELLENBERG H., 1973: Ökosystem-Forschung im Internationalen Biologischen Programm. In: (Ed. KURZROCK R.) *Probleme der Umweltforschung*. Berlin (Colloquium): 27-35.
- ELLENBERG H., SCHAUERMANN J., ULRICH B., 1979: Ökosystemforschung im Solling - eine knappe Synthese 1979. Göttingen.
- GAUMANN E., 1935: Der Stoffhaushalt der Buche (*Fagus silvatica* L.) im Laufe eines Jahres. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 44: 157-334.
- HEGNAUER R., 1966: Chemotaxonomie der Pflanzen. IV. Dicotyledoneae: Daphniphyllaceae - Lythraceae. Basel (Birkhäuser).
- HELLER H., 1971: Estimation of biomass of forests. *Ecol. Stud.* 2: 45-47.
- KHANNA P.K., ANGELIS D.L. de, PRENZEL J., 1974: Modellierung des Kationenaustausches in Ökosystem-Modellen. *Mitt. Dt. Bodenk. Ges.* 20: 309-314.
- LANGE O.L., SCHULZE E.-D., 1971: Measurement of CO₂ gas-exchange and transpiration in the beech (*Fagus silvatica* L.). *Ecol. Stud.* 2: 16-28.
- LIETH H., 1975: Some prospects beyond production measurement. In: (Ed. LIETH H., WHITTAKER R.H.) *Primary productivity of the biosphere*. Berlin (Springer): 285-304.
- MEYER F.H., GÖTTSCHE D., 1971: Distribution of root tips and tender roots of beech. *Ecol. Stud.* 2: 48-52.
- PAVLOV M.B., 1972: Bioelement-Inventur von Buchen- und Fichtenbeständen im Solling. *Diss. Göttingen*.
- PAVLOV M.B., 1973: Tabellen der Biomasse, der Energie- und Bioelementgehalte der Buche in einem bodensauren Buchenwald (Luzulo-Fagetum) des Solling. *Gött. Bodenk. Ber.* 29: 193-210.
- PRENZEL J., 1979: Mass flow to the root system and mineral uptake of a beech stand calculated from 3-year field data. *Pl. Soil* 51: 39-49.
- RUNGE M., 1971: Determination of energy values. *Ecol. Stud.* 2: 75-80.
- RUNGE M., 1973: Energieumsätze in den Biozönosen terrestrischer Ökosysteme. *Scripta Geobot.* 4: 1-77.
- SALO M.-L., 1965: On the content of cell-wall constituents in various plant materials. *J. Sci. Agric. Soc. Finland* 37: 127-134.
- SCHULZE E.-D., 1970: Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus silvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. *Flora* 159: 177-232.
- SCHULZE E.-D., 1972: Die Wirkung von Licht und Temperatur auf den CO₂-Gaswechsel verschiedener Lebensformen aus der Krautschicht eines montanen Buchenwaldes. *Oecologia* 9: 235-258.
- ULRICH B., MAYER R., PAVLOV M., 1971: Investigations on bioelement stores and bioelement cycling in beech and spruce stands, including input-output analysis. *Bull. Ecol. Res. Comm.* 14: 87-113.
- ULRICH B., MAYER R., 1973: Systemanalyse des Bioelement-Haushalts von Wald-Ökosystemen. In: (Ed. ELLENBERG H.) *Ökosystemforschung*. Berlin (Springer): 165-174.
- ULRICH B., MAYER R., KHANNA P.K., PRENZEL J., 1973: Modelling of bioelement cycling in a beech forest of Solling district. *Gött. Bodenk. Ber.* 29: 1-54.
- ULRICH B., MAYER R., KHANNA P.K., SEEKAMP G., FASSBENDER H.W., 1977: Input, Output und interner Umsatz von chemischen Elementen bei einem Buchen- und einem Fichtenbestand. *Verh. Ges. Ökol.* (Göttingen 1976): 17-28.

Adressen

Prof. Dr. Reinhard Bornkamm
Institut für Ökologie
der Technischen Universität
Rothenburgstr. 12
D-1000 Berlin 41

Dr. Wilfried Bennert
Arbeitsgruppe Spezielle Botanik
Abteilung für Biologie
Ruhr-Universität
Universitätsstr. 150
D-4630 Bochum 1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [10_1983](#)

Autor(en)/Author(s): Bornkamm Reinhard, Bennert Herbert Wilfried

Artikel/Article: [Über die stoffliche Zusammensetzung der Rotbuche \(*Fagus sylvatica* L.\) im Solling 89-92](#)