Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion

Masami MONSI und Tosiro SAEKI

Botanisches Institut, Naturwissenschaftliche Fakultät,
Universität zu Tokyo

Reprinted from
JAPANESE JOURNAL OF BOTANY
Vol. 14, No. 1

TOKYO
March 1953

Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion

Von

Masami MONSI und Tosiro SAEKI

(Eingegangen am 11. Oktober 1952)

I. Einleitung

Zwei Wege gibt es an den Untersuchungen über die Pflanzengesellschaften: der eine geht im großen und ganzen gegen die Studien der Verbreitung der zu einer besonderen Art gehörigen Individuen in der betreffenden Pflanzengesellschaft. Auf diesem Wege können wir, wie schon Lundegårdh (1925 S. 5) tadelte, schließlich bloß die floristische Beschreibung der Pflanzengesellschaft von Du Rietz (1921) u.a., oder die „Formelsoziologie" ohne Ökologie und stofflichen Inhalt von Kylin (1926) u.a. erreichen. Der andere Weg gründet sich physiologisch-ökologisch auf den Stoffwechsel der die Gesellschaft zusammensetzenden Individuen oder Arten. Die richtigen soziologischen Beziehungen der Individuen oder Arten können erst nach diesem Wege materialistisch erklärt werden. Unsere wissenschaftlichen Studien müssen natürlich diesen ökologisch-soziologischen Weg aufnehmen.

Ein Pflanzenindividuum kann sich in einer Pflanzengesellschaft erst nach seiner Keimung und mit seinem Wachstum unter den Beeinflussungen sowohl von Makro-, als auch von Mikro-Standortsfaktoren befinden, oder es muß einen gewissen Energie- oder Kohlenhydrat-Haushalt unter bestimmten Wasser-, Temperatur- und Nährsalzbedingungen erhalten. Dabei soll auch das Individuum selbst stets im Gegenteil zur Aktion der Standortsfaktoren durch seine Reaktion (nach Clements 1916, S. 79), d.h. stofflich durch seinen Stoffwechsel und öfters nur durch sein Dasein, wie durch das Abschirmen des Sonnenlichtes, die Mikro-Standortsfaktoren umändern. Der einheitliche soziale Verband ist nicht anders als die gegenseitigen Beziehungen zwischen zwei Individuen durch von Reaktionen veränderten Mikro-Standortsfaktoren. Diese Beziehungen bestehen nicht nur räumlich, sondern auch zeitlich, so kann die Sukzession der Pflanzengesellschaften auf Grund dieses Standpunktes logisch erörtert werden.

Das Dasein einer Pflanzenart in der Gesellschaft wird nur von dem normalen Wachstum und der vegetativen oder geschlechtlichen Reproduktion jedes zu derselben Art gehörigen Individuums erhalten. Die aufeinanderfolgenden Erscheinungen von Keimung, Wachstum und Reproduktion der Individuen oder Arten dürfen das Hauptproblem in der ökologischen Pflanzensoziologie und zwar der Schlüssel zu demselben sein. Diese Kettenerscheinungen können wir nach Boysen Jensen (1932) als Stoffproduktion oder -reproduktion (im weiteren Sinne) nennen. Auch Braun-Blanquet (1951, S. 384) bemerkte, daß für die Gesell-

[Jap. Journ. Bot. 14: 22-52. 1953]

schaftsökologie besonders wichtig Eintritt und Verlauf der Keimung, Sproßbildung, Blüte, Frucht- und Samenbildung und Versamung sein sollen. Aber diese äußerlichen Erscheinungen können wir gründlich nur auf Grund der Stoffproduktion oder -reproduktion einheitlich verstehen. Daher kommt natürlich die Stoffproduktion oder -reproduktion für die Gesellschaftsökologie oder wissenschaftliche Soziologie am wichtigsten und am wesentlichsten vor. Den Brennpunkt der Stoffproduktion macht die Photosynthese der grünen Pflanzenteile, wie es Boysen Jensen schon im Jahre 1932 begründet hat. Nach diesen Betrachtungen tritt der Lichtfaktor in die ökologische Pflanzensoziologie von Mesophyten als der erste unter zahlreichen verschiedenen Standortsfaktoren auf.

In der vorliegenden Arbeit machen die Verfasser zuerst die produktive Struktur der Pflanzengesellschaft mit der schichtweisen Abschneidenmethode klar, danach wird die Lichtstärke in verschiedenen Pflanzengesellschaften, besonders die Helligkeitsverteilung in Herbosa, berichtet werden. Die Beziehung der Lichtextinktion in Pflanzengesellschaft zur Blattmenge, -richtung und -anordnung wird sich in folgender Beschreibung sowohl experimentell, als auch theoretisch ausführlich erörtern lassen. Die jahreszeitliche Entwicklung der Pflanzengesellschaft wird auf Grund der Produktivitätsänderung in der Gesellschaft erklärt. Zuletzt werden die Verfasser die Produktivität der gesamten Gesellschaft mittelbar auf Grund der Licht-Assimilationskurve eines Blattes, der Blattmenge und der einfallenden Lichtintensität mit Erfolge berechnen.

II. Schichtweise Abschneidenmethode und die produktive Struktur der Pflanzengesellschaften

Der Lichtfaktor in Pflanzengesellschaften ist schon seit früher von Wiesner (1907), Atkins u. Stanbury (1932) u.a. studiert worden, aber ihre Arbeiten haben uns nur die dabei beobachtete Lichtstärke und die Namen der Dominanten der Gesellschaften gebracht. Noch etwas ausführliche mikroklimatische Messungen von der vertikalen Helligkeitsverteilung in Pflanzengesellschaft setzt Geiger in seinem Werke (1950) zusammen, aber auch in diesem Fall gibt es keine quantitative Beschreibung über die versuchte Gesellschaft. Daher ist es erschwert, daß wir ein allgemeines Gesetz betreffs der Beziehung zwischen dem Lichtfaktor und Pflanzendecke zu entdecken vermögen. Die in der Pflanzensoziologie orthodoxe Analyse der Pflanzengesellschaftsstruktur mit Frequenz, Deckungsgrad, oder Abschätzungsmethode, oder sogar Deckungswert (vgl. Braun-Blanquet 1951, S. 57 ff. u. S. 109 ff.) ist wesentlich mehr qualitativ, und gibt uns nur eine vorläufige subjektive Skizze der Gesellschaft. Daher müssen wir zum Zwecke die produktive Struktur der Pflanzengesellschaft mit einer neuen Versuchsmethode quantitativ studieren.

An einem Bestande einer einheitlichen Pflanzenformation bestimmten wir zuerst die vertikale Verteilung der relativen Lichtintensität mit den Eder-Hechtschen Graukeilphotometern. Die von der Struktur der Gesellschaft entschiedene Helligkeitsverteilung muß im allgemeinen unter trübem Himmel gemessen werden, weil unter klarem Himmel, einerseits das direkte Sonnenlicht sich in die Gesellschaft als zahlreiche Sonnenflecke zerstreut, anderseits der direkte Sonnen-

schein im Freien als Maßstab zu hoch ist, um die relative Lichtintensität im Schatten der Pflanzengesellschaft zu bestimmen. Dies ist sehr klar, wie es Trapp bei der Bestimmung der Helligkeitsverteilung unter klarem und trübem Himmel gezeigt (nach Geiger 1950, S. 305). Infolgedessen versuchten wir in der Regel die Helligkeitsbestimmung an trüben Tagen (hierüber vgl. auch S. 38 u. Boysen Jensen 1932, S. 42).

Auf die Messung der Helligkeitsverteilung folgend analysierten wir die produktive Struktur der betreffenden Pflanzengesellschaft. Als Probefläche haben wir bei unseren Herbosa $50 \times 50\ cm^2$ ausgewählt; freilich ist es noch weitere Probefläche wünschensbar, aber praktisch war dieselbe Größe von Probefläche im allgemeinen in einem Tage mit einigen Arbeitern die größte. Vier etwa 55 cm lange Stückchen legten wir auf die Bodenoberfläche in der Gesellschaft, um ein Quadrat, dessen innere Fläche genau $50 \times 50\ cm^2$ ist, zu machen. Von oben her schnitten wir die im Quadrat eingeschlossenen Pflanzen in die Schichten von 10 cm Dicke, bisweilen nach der Höhe der Gesellschaft von 5 oder 20 cm, ab (vgl. auch Gaird 1945). Die abgeschnittenen Pflanzenmaterien werden je nach systematischer Art gesammelt; noch einmal lassen sie sich in zwei gegensätzliche Gruppen klassifizieren, nämlich in photosynthetisches und aphotosynthetisches Gewebe, wie es schon V. H. Blackman (1919) ausgeführt hat. Als photosynthetisches Gewebe wählten wir nur die chlorophyllreiche Blattfläche, freilich die vergilbte ausgenommen, aus; der Blattstiel wurde in der Regel als aphotosynthetisches Gewebe samt Stengel, Zweig oder Halm, bisweilen Wurzel, gesammelt, weil im allgemeinen nur die Blattfläche die anderen Gewebe mit ihrem Assimilations-Mehrprodukt versorgen kann (vgl. Tab. 1), obwohl nach Stålfelt (1935) die Blattscheide und die freien Stammteile des Hafers pro Flächeneinheit ziemlich

Tab. 1. Chlorophyllgehalt und CO_2-Assimilationsfähigkeit der Blattfläche, Blattstiele und Stengel von einigen Pflanzen.

Pflanzen	Teile	Chlorophyllgehalt mg Chl./g Frischgewicht	Assimilationsfähigkeit mg CO_2/g/St.
Glycine max	Blattfläche	2.52	8.61 (25° C)
	Blattstiel	0.44	0.27 (〃)
Ipomoea Batatas	Blattfläche	1.39	6.20 (24° C)
	Blattstiel	0.03	−0.07 (〃)
Brassica oleracea (junge Pflanze)	Blattfläche	1.23	3.37 (26° C)
	Blattstiel	0.14	0.02 (〃)
Oplismenus undulatifolius	Blattfläche	2.50	
	Blattscheide	0.37	
	Halm	0.12	
Hordeum vulgare	Blattfläche	2.88	
	Blattscheide	0.44	
	Halm	0.21	
Phragmites communis	Blattfläche	2.57	
	Blattscheide	0.31	
	Halm	0.36	
Miscanthus sacchariflorus	Blattfläche	5.70	
	Blattscheide	0.54	
Helianthus tuberosus	Blattfläche (grün)	1.66	7.00 (26° C)
	〃 (gelb)	0.47	1.70 (〃)
Zelkova serrata	Blattfläche (grün)	1.62	5.38 (25° C)
	〃 (gelb)	0.57	1.55 (〃)

stark assimilieren können. Der Chlorophyllgehalt der Blattstiele und grünen Halme ist, wie in Tab. 1 ersichtlich, nur ein Fünftel oder noch weniger als der von Blattflächen. Das frische Gewicht der gesonderten Pflanzenmaterien wurde kurzfristig im Felde mit Balkenwaagen gemessen, deren Abschätzung 1 g, 2 g, 5 g, 10 g, 20 g, sowie 100 g, bisweilen 400 g oder 1 kg war; besonders bequem war dabei eine statt der Schale mit einem Umschlag von salzsauerem Gummi balanzierte Balkenwaage (Abschätzung von 20 g).

An einigen Proben der Blätter wurde die Oberflächenentwicklung bestimmt (vgl. Tab. 2), um das gesamte Blattareal im m^2 pro m^2 Bestandesareal, oder die Blattarealschicht, nach dem im Felde gewogenen Frischgewicht der Blätter zu berechnen. Der unterirdische Teil oder das Wurzelsystem, besonders bei den *Phragmites*- und *Miscanthus sacchariflorus*-Gesellschaften, machte zu viel Mühe, so daß wir nicht stets die Messung ausführen konnten.

Tab. 2. Oberflächenentwicklung und Wassergehalt der Blätter von einigen versuchten Pflanzen.

Pflanzen	Oberflächen-entwicklung cm^2/g Frischgewicht	Wassergehalt in %
Phragmites communis	37–44	68
Miscanthus sacchariflorus	50	69
Miscanthus sinensis		
Kirigamine-Bergwiese, 1600 m ü. M.	49	73
nahe Urawa	47	—
Euphorbia adenochlora	78	75
Sanguisorba tenuifolia	64–80	68
Thalictrum simplex var. *affine*	72	68
Glycine Soja im Freien	82	69
Glycine Soja im Schatten	131	81
Cissus japonica	45	87
Paederia chinensis	58	76
Hosta lancifolia Tazima-Wiese	46	88
Hosta lancifolia Kirigamine-Bergwiese	57	79
Sasa nipponica im Freien	74	56
Sasa nipponica im Schatten	85	58

Die Höhe des Bestandes nehmen wir auf der Ordinate, und das Frischgewicht der photosynthetischen Gewebe wird nach links von der Ordinatenachse, nach rechts dasselbe der aphotosynthetischen, stufenweise mit waagrechten Spalten graphisch dargestellt, wie in Abb. 1 a u. b angesehen wird. Dabei beabsichtigen wir die Korrektion über Abschneidendicke, damit das Areal der Spalten das reale Gewicht der Gewebe graphisch ausdrücken kann. Die Länge der Spalten für die aphotosynthetischen Gewebe wird in die Hälfte der für die photosynthetischen abgebildet, weil das Frischgewicht der ersteren im Verhältnisse zu demselben der letzteren zu schwer ist, um die Abbildung ordentlich zu machen, und weil die Deckung der Stengel, Zweige und Blattstiele noch zwar schwächer als die der Blattflächen selbst am gleichen Frischgewichte ist. Die Verteilung der relativen Lichtstärke wird in derselben Abbildung dargestellt. An dieser graphischen Darstellung können wir die genaue produktive Struktur der Pflanzengesellschaft sehr leicht überblicken. Vergleichshalber ist es wünschensvoll, die Originalabbildung stets in einem bestimmten Maßstabe zu bezeichnen. Nach unseren Erfahrungen ist es bei Herbosa geeignet, Höhe von

Tab. 3. Ein Beispiel für die schichtweise abgeschnittene Pflanzengesellschaft. *Miscanthus sacchariflorus*-Assoziation in der Tazima-Wiese. Am 3. Juni 1950. F^* = Frischgewicht des photosynthetischen Gewebes in *g* pro $50 \times 50\,cm^2$. *C* = Frischgewicht des aphotosynthetischen Gewebes in *g* pro dieselbe Fläche. *SZ* = Stengelzahl in $50 \times 50\,cm^2$, *b* = Frischgewicht der Blüten.

Höhe cm	relative Helligkeit in %	*Miscanthus sacchariflorus*			Andere Arten			*Thalictrum simplex* var. *affine*		
		*F**	*C*	*SZ*	*F**	*C*	*b*	*F**	*C*	*b*
260	100									
240	—	1.3								
220	78.8	11.8								
200	61.0	21.6	0.6							
180	42.2	31.0	5.7	1						
160	39.3	22.2	27.4	4						
140	26.7;33.1	12.0	49.0	7						
120	31.5	15.5	64.0	8	0.3	0.5	0.3	0.3	0.5	0.3
100	31.7	11.4(0.2)	70.0	8	0.8	0.7	—	0.8	0.7	—
80	24.1	7.3(0.2)	76.0	8	2.1	1.9	1.2	2.1	1.9	1.2
60	18.2	9.0(2.4)	80.0	8	2.6	2.6	0.3	2.6	2.6	0.3
40	16.0	1.1(4.6)	82.0	8	5.6	6.0	0.2	4.0	4.0	0.2
20	13.2	—(1.2)	86.2	9	12.5(1.5)	18.3	—	2.7(0.9)	5.9	—
0	7.4;8.9	—	71.2	9	15.5(6.9)	41.9	0.3	— —	6.0	—
		144.2(8.6)	612.1		39.4(8.4)	71.9	2.3	12.5(0.9)	21.6	2.0
		764.9			122.0			37.0		

Höhe cm	*Glycine Soja*		*Galium Aparine*		*Viola verecunda*			*Carex sp.*	*Trisetum bifidum*	
	*F**	*C*	*F**	*C*	*F**	*C*	*b*	*F**	*F**	*C*
60										
40	0.3	0.4	1.3	1.6+*b*						
20	0.8(0.1)	1.4	7.9(0.4)	9.5	0.7	1.0		0.3	0.1(0.1)	0.5
0	0.8(0.2)	1.8	6.0(2.8)	18.5	1.6(0.2)	6.3	0.3	0.2	0.5(0.1)	0.8
	1.9(0.3)	3.6	15.2(3.2)	29.6	2.3(0.2)	7.3	0.3	0.5	0.6(0.2)	1·3
	5.8		48.0		10.1			0.5	2.1	

Höhe cm	*Ophioglossum nipponicum*		*Paederia chinensis*		*Lapsana humilis*		*Trigonotis peduncularis*		*Equisetum arvense*		*Humulus japonicus*	
	*F**	*C*	*F**	*C*	*F**	*C*	*F**	*C*	*F**	*C*	*F**	*C*
20												
0	3.7(2.9)	5.0	0.3	0.3	0.6(0.4)	1.0	0.5	0.1	1.2(0.3)	2.0	0.1	0.1
	3.7(2.9)	5.0	0.3	0.3	0.6(0.4)	1.0	0.5	0.1	1.2(0.3)	2.0	0.1	0.1
	11.6		0.6		2.0		0.6		3.5		0.2	

Die Zahl der abgestorbenen Stengel von *Euphorbia adenochlora* war 62.

10 cm als 1 cm auf Ordinate, 10 g/10 cm/$50 \times 50\,cm^2$ photosynthetisches Gewebe als 1 cm auf Abszisse, also das aphotosynthetische als 0.5 cm zu zeigen. Der Dominant wird mit schraffierten Spalten, der Subdominant mit blanken, die Begleiter und die zufälligen Arten werden mit schwarzen samt gezeichnet: die äußersten,

punktierten Spalten entsprechen den vergilbten Blättern der allen Arten.

Das photosynthetische System sammelt sich in meisten Pflanzengesellschaften am oberen Teile, so daß das Maximum seiner Verteilung daran kommt, dann folgt darunter die stetige Abnahme mit langsamem Endteile. Bei den Gesellschaften mit horizontalen Blättern, oder Laub-Typus, wie z.B. bei den *Chenopodium*, *Helianthus*-Beständen, kommt das Maximum in den höheren Teile mehr ausgeprägt als bei den mit stehenden oder geneigten Blättern, nämlich

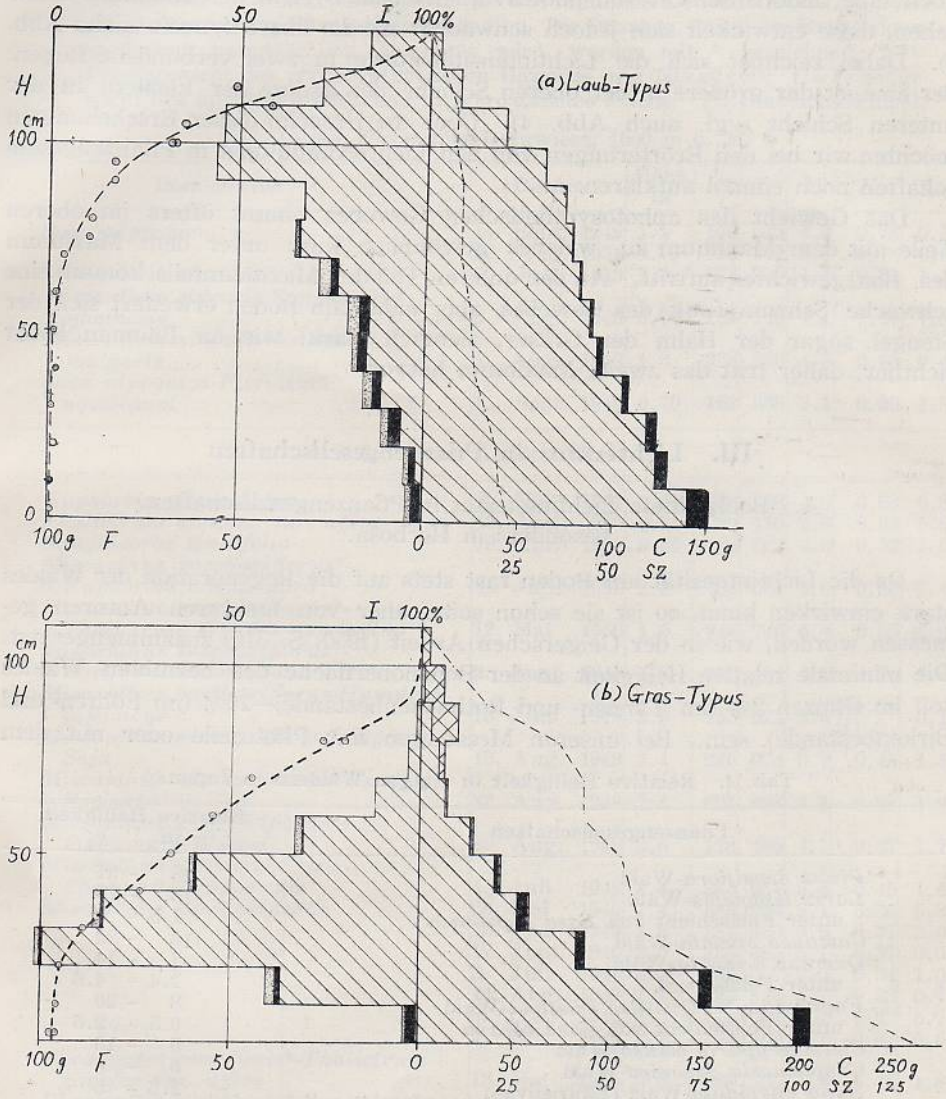


Abb. 1. Produktive Struktur der Pflanzengesellschaft. Die gestrichelte dicke Kurve zeigt die relative Lichtintensität. a. Laub-Typus: *Chenopodium album* var. *centrorubrum*-Konsoziation. Am 28. Juni 1949. b. Gras-Typus: *Pennisetum japonicum*-Konsoziation (mit Früchten). Am 28. Sept. 1949.

Gras-Typus, wie bei Grasformationen. Die Lichtstärke nimmt in den ersteren Gesellschaften schneller als in den letzteren ab. Insbesondere nimmt das Licht in den Lianen-Gesellschaften mit dichter Blattschichtung bemerkend ab. Wenn die Entwicklung des photosynthetischen Systems in der oberen Schicht der Pflanzengesellschaft schwach sei, dabei es die Lichtabnahme in diesem System langsam sein läßt, und bisweilen die relative Lichtstärke unterhalb der oberen Synusie 10% des freien Tageslichtes oder mehr bleibt, so können wir öfters noch eine andere Schicht von photosynthetischem System der unteren Synusie sehen, diese entwickelt sich jedoch schwächer als die obere Synusie (siehe Abb. 9b). Dabei zeichnet sich die Lichtintensitätskurve in zwei verbundene Bogen: der eine ist der größere in der oberen Schicht, der andere der kleinere in der unteren Schicht (vgl. auch Abb. 4). Über die Ursache dieser Erscheinungen möchten wir bei den Erörterungen von den Lichtbedingungen in Pflanzengesellschaften noch einmal aufklären.

Das Gewicht des aphotosynthetischen Gewebes nimmt öfters im oberen Teile mit dem Maximum zu, welches gewöhnlich kurz unter dem Maximum des Blattgewichtes auftritt. An den unteren Teil des Maximumteils kommt eine schwache Schrumpfung des Gewebes, aber nahe am Boden erweitert sich der Stengel, sogar der Halm der Gräser, ziemlich stark, wie an Bäumen leicht sichtbar, daher tritt das zweite Maximum hervor.

III. Lichtfaktor in Pflanzengesellschaften

A. Beobachtete Lichtintensität in Pflanzengesellschaften, besonders in Herbosa.

Da die Lichtintensität am Boden fast stets auf die Regeneration des Waldes stark einwirken kann, so ist sie schon seit früher von mehreren Autoren gemessen worden, wie in der Geigerschen Arbeit (1950, S. 316) zusammengesetzt. Die minimale relative Helligkeit an der Bodenoberfläche des belaubten Waldes soll im Ganzen 2% (im Tannen- und Rotbuchenbestande)—20% (im Föhren- und Birkenbestande) sein. Bei unseren Messungen mit Photozelle oder mit dem

Tab. 4. Relative Helligkeit in einigen Wäldern in Japan.

Pflanzengesellschaften	Relative Helligkeit in %
Pinus densiflora-Wald	28 - 37
Larix leptolepis-Wald	13 - 25
unter Feldschicht von *Sasa nipponica*	1.5 - 2
Castanea crenata-Wald	13 - 22
Quercus crispula-Wald	7 - 14
unter Feldschicht	1.4 - 4.6
Fagus crenata-Quercus crispula-Wald	8 - 20
unter Feldschicht von *Sasa oseana*	0.5 - 2.5
Chamaecyparis obtusa-Wald	5 - 15
Cryptomeria japonica-Wald	5 - 8
Shiia cuspidata-Wald (Laurisilvae)	2.5 - 5
Abies firma-Wald	1.7 - 8
Phyllostachys nigra var. *Henonis*-Dickicht	
im Sommer	0.2 - 0.5
im Winter	2.5 - 4

Eder-Hechtschen Graukeilphotometer waren die Helligkeiten in japanischen Wäldern die gleichen wie die oben zitierten (siehe Tab. 4). Am dünkelsten von den beobachteten war im Bambusdickicht von *Phyllostachys nigra* var. *Henonis*, welches sich am Rande der Tieflandwiese auf dem Flußgebiet vom Tone und Arakawa fast natürlich entwickelt. Im Sommer können wir öfters einige etwas etiolierte Pflanzensprosse, z.B. von *Rosa multiflora*, *Cissus japonica* usw., unter 0.2–0.5%iger Helligkeit in diesem Dickichte finden.

Tab. 5. Der Extinktionskoeffizient (K) und minimale Lichtintensität (I_{min}) von einigen versuchten Pflanzengesellschaften. Die Pflanzen, daran der Extinktionskoeffizient hauptsächlich bestimmt wird, werden mit * bezeichnet. F^* = Frischgewicht des photosynthetischen Gewebes in g/50 × 50 cm², C = Frischgewicht des aphotosynthetischen in g pro dieselbe Fläche. F = Blattarealschicht.

1. In der Kirigamine-Bergwiese, 1600 m ü. M.

Dominanten	Datum	Höhe m	F^*	C	F	K	I_{min}
Sasa nipponica	14. Sept. 1949	1.1	166	522	4.9	0.78	0.5
	29. Aug. 1951	0.75	123	347	3.6	0.78	0.6
Miscanthus sinensis	6. Juli 1949	1.3	573	990	11.1	0.31	1.3
Miscanthus sinensis-Sanguisorba officinalis	5. Aug. 1949	0.70	186	146	4.1	0.70	7.8
Miscanthus sinensis-Artemisia vulgaris	5. Aug. 1949	1.3	228	380	4.5	0.69	0.4
Sasa nipponica-Pteridium aquilinum	15. Sept. 1949	0.70	162	338	3.1	0.90	1.8

2. In der Tazima-Wiese

Euphorbia adenochlora	5. Mai 1951	0.40	130	188	4.0	0.92	0.8
Thalictrum simplex var. *affine*	13. April 1950	0.35	90	150	2.6	0.92	5.6
Sanguisorba tenuifolia	19. April 1950	0.35	155	227	4.0	0.52	15.0
Miscanthus sacchariflorus-Euphorbia adenochlora*	3. Juni 1952	2.6	184	684	3.9	0.60	7.4
Miscanthus sacchariflorus-Thalictrum simplex* var. *affine*	12. Mai 1950	1.5	248	746	5.4	0.55	2.6
Miscanthus sacchariflorus-Sanguisorba tenuifolia*	3. Juni 1949	1.8	183	404	4.3	0.7	1.4
Miscanthus sacchariflorus-Humulus japonicus	18. Juni 1949	2.0	153	522	3.6	M0.5 H1.2	0.1
Miscanthus sacchariflorus-Glycine Soja*	15. Aug. 1949	2.4	240	974	5.7	0.45	1.4
Miscanthus sacchariflorus-Carex Royleana*	22. Aug. 1949	2.5	201	598	4.1	0.28	1.2
Miscanthus sacchariflorus-Polygonum Blumei*	26. Aug. 1949	2.6	178	485	4.1	0.37	1.7
Miscanthus sacchariflorus-Phragmites communis	4. Juli 1949	2.4	284	954	5.6	0.45	1.4
Miscanthus sacchariflorus	28. Mai 1949	1.4	388	994	8.1	0.30	6.3
	15. Juni 1949	2.0	284	850	5.9	0.37	2.0
	17. Juni 1949	2.0	236	685	5.7	0.37	0.6
	2. Juli 1949	2.4	332	1057	7.0	0.34	1.0
	14. Aug. 1949	2.8	236	834	4.7	0.33	0.7
	8. Okt. 1949	3.0	179	1004	3.7	0.2	5.7
	4. Nov. 1949	3.0	54	1099	1.1	0.31	15.6
Phragmites communis-Thalictrum simplex* var. *affine*	13. Mai 1950	2.0	238	1335	4.8	0.45	1.8
Phragmites communis-Sanguisorba tenuifolia*	29. Juni 1949	2.4	259	702	5.1	0.55	0.8
Phragmites communis-Saururus Loureiri*	27. Juni 1949	3.0	330	823	4.7	0.35	0.4

3. Einige Gesellschaften in der Nähe von Tokyo

Dominanten	Datum	Höhe m	F^*	C	F	K	I_{min}
Miscanthus sinensis	5. Juli 1949	1.8	442	773	8.3	0.47	1.8
Heliathus tuberosus	26. Mai 1949	0.80	208	533	4.8	0.89	1.7
Polygonum Reynoutria	14. Juni 1949	1.8	335	794	6.1	0.75	0.4
Sasa paniculata	14. Juli 1949	1.6	156	493	5.2	0.4	6.1
Cissus japonica-Sasa paniculata	27. Sept. 1949	0.80	210	637	4.2	0.6	0.3
Pennisetum japonicum	9. Okt. 1949	0.70	298	843	6.5	0.5	2.9
Erigeron annuus	7. Mai 1949	0.50	187	472	4.2	0.68	5.5
Erigeron philadelphicus	7. Mai 1949	0.45	117	353	2.2	0.89	23.6
Arundinella hirta	14. Okt. 1949	1.3	127	304	2.5	0.55	12.8
Petasites japonicus	28. April 1950	0.45	154	268	3.1	1.4	0.8
Taxus cuspidata var. *umbraculifera* (Gesträuch)	13. Juni 1949	1.15	599	—	4.6	0.77	1.5
Trichosanthes japonica (Oberlicht 47%)	30. Sept. 1949	1.3	82	521	1.3	1.9	5.4
Hydrangea macrophylla var. *Otaksa-Trichosanthes japonica* (Oberlicht 44%)	30. Sept. 1949	1.0	90	340	1.9	1.4	2.1

Über die Helligkeit in Herbosa haben wir aber in Gegensatz bei Lignosa noch heute fast keine umfassenden systematischen Arbeiten, jedoch ist ihre Wichtigkeit z.B. für die Sukzession der Pflanzengesellschaften nicht weniger als bei Lignosa: besonders in Japan entwickelt sich sehr gut die Graslandvegetation als Susono-Wiese oder Bergwiese, und sie kann sich langjährig als Subklimax- oder Disklimax-Vegetation erhalten. Wie es schon von Ångstrom (1925) und Sauberer (1937) angedeutet worden ist (zitiert nach Geiger 1950, S. 279), daß die Helligkeit innerhalb der niederen Pflanzendecke schon ziemlich abgeschwächt wird, herrscht es auch an der Bodenoberfläche der meisten, von uns beobachteten Herbosa nur 2–3 %ige relative Helligkeit (vgl. Tab. 5). D. h. die in Herbosa beherrschende Dunkelheit kann öfters noch stärker als die in Lignosa sein. Dies deutet an, daß die Blattmenge der Herbosa nicht weniger als die der Waldvegetation, und bei einigen Herbosa noch etwas mehr sein dürfte. Die Blattarealschicht oder das Blattareal im m^2 pro m^2 Bodenfläche war bei unseren Herbosa im allgemeinen 4–7 oder mehr, wie in Tab. 5 zusammengesetzt, und sie beträgt beinahe die gleiche Zahl wie die schon bestimmter europäischer Waldvegetationen (vgl. Büsgen u. Münch 1927, S. 198 und Moller 1947, S. 396). Diese Tatsache wird unmittelbar an den Ganzhimmelsphotogrammen in Abb. 2 leicht erblickt. Da die Stoffproduktion grundsätzlich von der Blattmenge abhängig ist, so könne die Stoffproduktion bei jenen Vegetationen ungefähr dergleichen oder noch lebhäfter als bei diesen Vegetationen ausgeführt werden. Die Lichtarmut in den üppig gedeihenden Herbosa möge bisweilen als der erste Faktor für die Entscheidung der Sukzessionsrichtung wirken, oder eine Anzahl von den in Herbosa gewachsenen Keimlingen der Baumarten müsse beim Kampf gegen Kräuter und Gräser öfters im dichten Schatten dieser Pflanzen ums Leben kommen. Bei den Gesellschaften mit horizontalen Blättern ist die Helligkeit noch weniger als bei den Gräsern mit stehenden Blättern (vgl. auch Sauberer 1937, nach Geiger 1950, S. 279). Über diese Tatsache müssen wir unten noch weiteres erörtern.

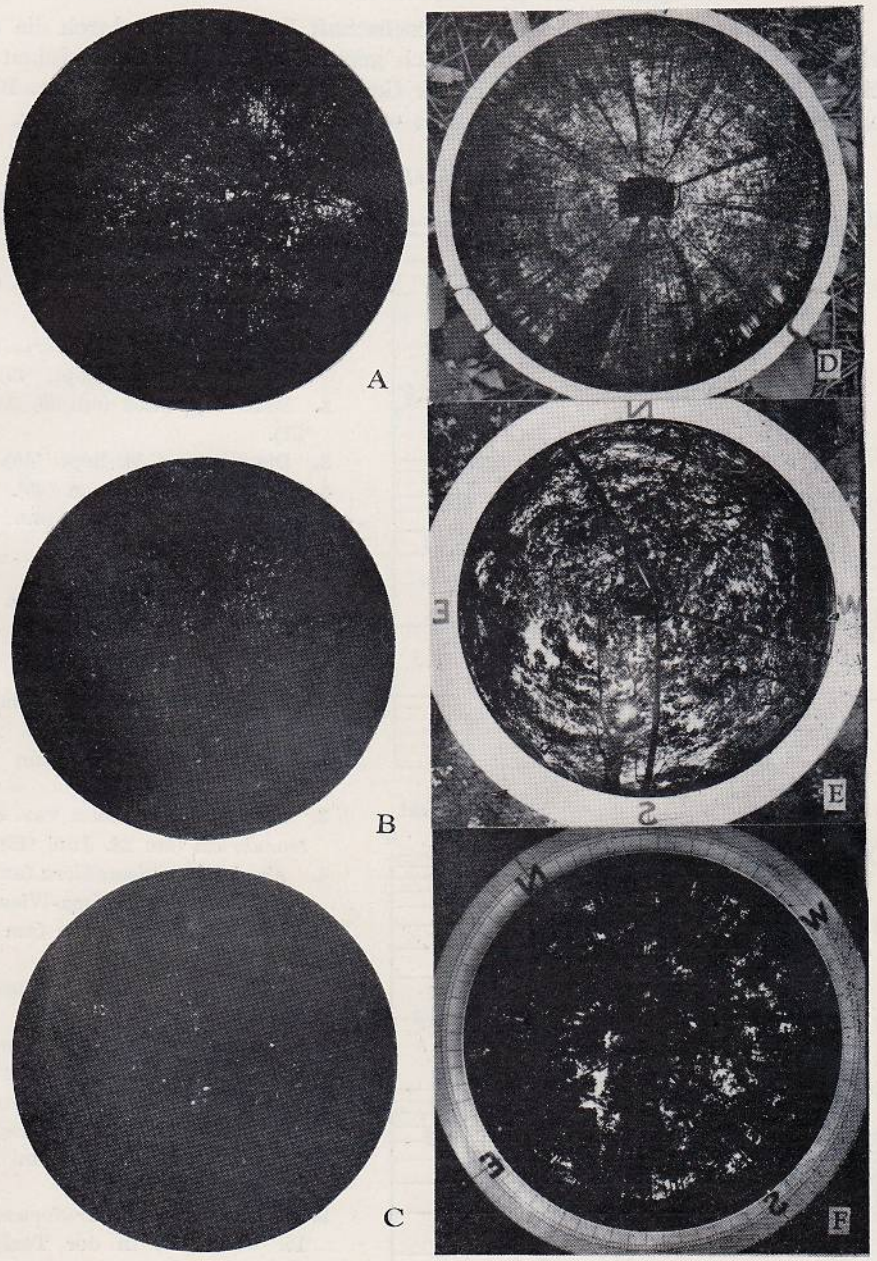


Abb. 2. Ganzhimmelsphotogramme von Herbosa (A–C) und Lignosa (D–F). A: *Phragmites communis*, $I_{min}=4.5\%$. B: *Miscanthus sacchariflorus*, $I_{min}=1.2\%$. C: *Helianthus tuberosus*, $I_{min}=0.7\%$. D: *Pinus densiflora*, $I_{min}=28\%$. E: *Castanea crenata* $I_{min}=13\%$. F: *Cryptomeria japonica*, $I_{min}=5\%$.

B. Abhängigkeit der Lichtextinktion von Blattarealschichten.

Die Helligkeit wird in der Pflanzengesellschaft hauptsächlich durch die wiederholten Abschirmen der Blätter schwach gemacht. Um die Abhängigkeit der Lichtabnahme von der Blattmenge in der Gesellschaft, praktisch von den Blattarealschichten, genau aufzuklären, haben wir eine graphische Darstellung, wie

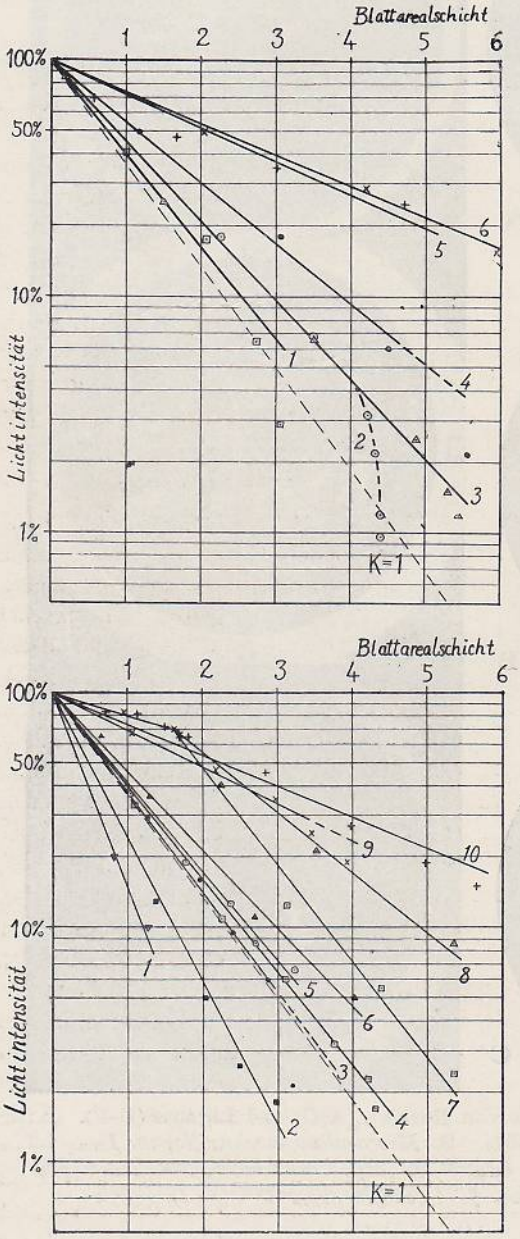


Abb. 3. Lichtintensität-Blattarealschichtkurve von einigen Pflanzengesellschaften.

a. Oben. Die Gesellschaften in der Kirigamine-Bergwiese.

1. *Sasa nipponica-Pteridium aquilinum* (am 15. Sept. '49).
2. *Sasa nipponica* (am 29. Aug. '51).
3. Dieselbe (am 14. Sept. '49).
4. Dieselbe (am 7. Aug. '49).
5. *Miscanthus sinensis* (am 15. Sept. '49).
6. Dieselbe (am 6. Juli '49).

b. Unten. Die Gesellschaften in der Tazima-Wiese und in der Nähe von Tokyo.

1. *Trichosanthes japonica* (am 30. Sept. '49, Oberlicht=47%).
2. *Petasites japonicus* (am 28. April '50).
3. *Chenopodium album* var. *centrorubrum* (am 28. Juni '49).
4. *Euphorbia adenochlora* (am 5. Mai '51, in der Tazima-Wiese).
5. *Helianthus tuberosus* (am 26. Mai '49).
6. *Taxus cuspidata* var. *umbraculifera* (am 13. Juni '49).
7. *Miscanthus sacchariflorus-Euphorbia adenochlora* (am 30. April '50, in der Tazima-Wiese).
8. *Phragmites communis-Sanguisorba tenuifolia* (am 3. Juni '49, in der Tazima-Wiese).
9. *Miscanthus sacchariflorus* (am 15. Juni '49, in der Tazima-Wiese).
10. *Phragmites communis-Thalictrum simplex* var. *affine* (am 27. Juli '49, in der Tazima-Wiese).

es in Abb. 3 a u. b gezeigt ist. Auf der Abszisse nehmen wir die Blattarealschicht von oben bis zur betreffenden Höhe an, auf der Ordinate die logarithmische Lichtintensität in % des auffallenden Freilandlichtes unter trübem Himmel. Darin zeigt sich die Beziehung zwischen den beiden Werten in einer beinahe geraden Linie, so daß wir diese Beziehung nach der allgemeinen Form der Beer-Lambertschen Formel von der Lichtextinktion, d.h.

$$I = I_0 e^{-KF},$$

formulieren können, worin I die abgeschirmte Lichtintensität unter Blattarealschicht von F, I_0 die ursprüngliche einfallende Lichtintensität, und K der Extinktionskoeffizient ist.

An den Versuchsdaten in Tab. 5 und Abb. 3 können wir bemerken, daß sich die Extinktionskoeffizienten K der versuchten Pflanzengesellschaften im großen und ganzen im Bereiche von ca. 0.3–1.5 fallen, und daß die Werte von K der großen Mehrheit der Gesellschaften sich in zwei Gruppen zu sammeln vermögen. Die kleineren Werte von ca. 0.3–0.5 kommen fast stets bei den Grasformationen, die größeren über ca. 0.7 bei den Kraut- und Staudenformationen, hervor. Anders gesagt, ist die Lichtextinktion durch eine bestimmte Blattschicht bei diesen (Laub-Typen) etwas schneller als bei jenen (Gras-Typen) (vgl. auch Boysen Jensen 1932, S. 54 ff.). Diese Erscheinung können wir sehr klar an den Gesellschaften mit zwei Schichten, deren obere zum Gras-Typus, deren untere zum Laub-Typus gehört, z.B. *Miscanthus sacchariflorus-Euphorbia*-Soziation, *Phragmites-Sanguisorba*-Soziation usw., ersehen. Dabei zeigt sich die $\log \frac{I}{I_0}$-Blattarealschichtkurve als zwei Linien mit verschiedenen Richtungskoeffizienten (siehe Abb. 3.b. 7 u. 8). Dies ist auch an der *Miscanthus sinensis-Sasa*-Soziation (Abb. 4) anschaulich, die beiden Pflanzen bilden eine ganz einheitliche Gesellschaft zusammen, aber die Lichtstärke nimmt in der oberen *Miscanthus*-Schicht (Gras-Typus) ziemlich langsamer als in der unteren *Sasa*-Schicht (Laub-Typus) ab. Bei den Gesellschaften, wie Lianen, innerhalb deren die Blätter besonders dicht gesammelt sind, oder bei den Gesellschaften mit ausnahmsweise großen Blattflächen, z.B. *Petasites*-Bestande,

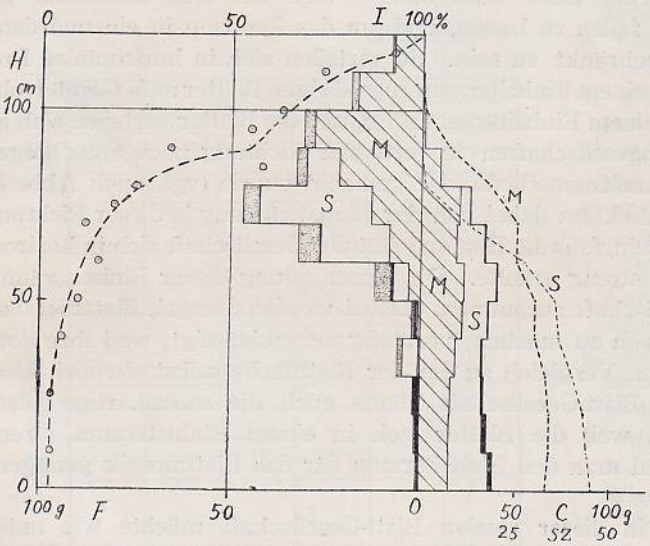


Abb. 4. Produktive Struktur von *Miscanthus sinensis* (Gras-Typus)-*Sasa nipponica* (Laub-Typus) -Soziation. Am 14. Sept. 1949, in der Kirigamine-Bergwiese.

beträgt der Extinktionskoeffizient in der Regel ziemlich weit größer als 1. Diese Erscheinungen können erst danach grundsätzlich verstanden werden, wenn die weiteren theoretischen Betrachtungen über die Lichtextinktion angestellt worden sei, welche noch von der Verteilungsweise und Neigung der Blätter bedingt werde.

C. Theoretische Betrachtungen über die Extinktionskoeffizienten der Pflanzengesellschaften.

Wie oben erwähnt, können wir die Pflanzengesellschaften betreffs der Größe des Extinktionskoeffizienten in den Laub-Typus und Gras-Typus abteilen. Zu Grunde dieser Erscheinung scheint erstens die Neigung des Blattes zu liegen, d.h. bei dem ersteren sind die Blätter am meistens horizontal gelegt, aber beim Gras-Typus sind sie schräg gestellt. Deswegen möchten wir die Pflanzengesellschaften in Bezug auf die Blattneigung in zwei Typen gruppieren, der eine ist mit horizontalen Blättern, der andere mit schräggestellten. Ein typisches Beispiel für die horizontale Stellung pflegt man beim Blattmosaik im Waldschatten zu sehen. Für die schräge macht sich die Gras-Vegetation zu demselben. An der oberen Schicht der Krone der Laubbäume, besonders in Tropen, tritt auch die schräge Stellung der Blätter auf.

1. Bei den horizontalen Blättern.

Die Extinktion des Lichtes durch die horizontal gestellten Blätter werde hier mit einem Modelle von der Blattverteilung theoretisch erörtert.

In einer statistisch einheitlichen, idealen Pflanzengesellschaft stellen wir einen vertikalen säulenförmigen Einheitsraum an, dessen Grundfläche S sei, um im Einheitsraum das Zentrum einer Blattfläche s sich auf eine horizontal gestellte Ebene ganz frei fallen zu lassen, und um das Zentrum in ein und demselben Einheitsraum bechränkt zu sein. So verteilen sich in horizontaler Projektion die Zentren der in einem Einheitsraum zugehörigen Blätter aufs Geratewohl. Die Zahl der Blätter in einem Einheitsraum sei n, und die Blätter verteilen sich an meisten realen Pflanzengesellschaften in vertikaler Richtung nach einer Regel, die schon mit dem Abschneidenmethode klar gemacht wurde (vgl. auch Abb. 1), jedoch kann die Lichtextinktion dabei von der Blattverteilung in dieser Richtung theoretisch unabhängig sein, falls die Homogenität der Gesellschaft sich in horizontaler Richtung statistisch streng erhalte. Die Ansammlung dieser Einheitsräume setze eine Pflanzengesellschaft zusammen. Dabei werden Stengel, Blattstiel u.a., um die Erörterung einfach zu machen, vorläufig vernachlässigt, weil ihre Rolle in der Lichtextinktion im Vergleich zu der der Blattfläche selbst ziemlich klein sei. Dieses Modell der Blatt-Gesellschaft könne auch die mosaikartige Blattverteilung umschließen, weil die Blätter sich in einem Einheitsraum streng beschränkt verteilen, und man den Einheitsraum für das Blattmosaik genügend schmal einrichten kann.

Die Lichtintensität in dieser idealen Blatt-Gesellschaft möchte wie unten leicht bestimmt werden; wenn ein paralleles Strahlenbündel mit einem Einfallswinkel θ auf diese Gesellschaft abfalle, so ist die Projektion einer Blattfläche s auf die Bodenoberfläche gleich s. Die erste Blattfläche schirmt den Ein-

heitsraum im Verhältnisse von $\frac{s}{S}$ ab, oder die auf der Bodenfläche ankommenden Strahlen werden mit $1-\frac{s}{S}$ bezeichnet. Wenn S im Vergleich mit s genügend groß sei, so wären wesentlich die Blattverteilungsbedingungen in einem zum einfallenden Licht parallelen schiefen Einheitsraum statistisch ganz gleich im vertikalen Einheitsraum. Komme noch eine Blattfläche s in denselben Einheitsraum, so wird das Verhältnis der beleuchteten Grundfläche statistisch $\left(1-\frac{s}{S}\right)^2$. In einem Einheitsraum gibt es n Blattflächen im horizontalen Gebilde aufs Geratewohl, so wird die Wahrscheinlichkeit p für das Erreichen der Lichtstrahlen auf die Grundfläche nach folgender Gleichung gezeigt, d.h.

$$p=\left(1-\frac{s}{S}\right)^n.$$

Diese Gleichung soll bei beliebigen Einfallswinkel θ erstehen, jedoch, falls S nahe s sei, oder θ nahe $\frac{\pi}{2}$ sei, d.i. das Strahlen ganz schief abfalle, wird die Wahrscheinlichkeit p nahe 1, aber unbestimmt.

Diffuses Licht ist nicht anders als eine Ansammlung der parallelen Strahlen von allen Richtungen, so kann das Verhältnis der in der Pflanzengesellschaft beherrschenden Lichtintensität I zu der auf die Gesellschaft einfallenden I_0 auch mit dieser Wahrscheinlichkeit gezeigt werden. Das Mittel vom Verhältnisse des Lichthineindringens muß mit p identisch sein. Bezeichnet nun das Verhältnis des hineindringenden Lichtes in der Richte von θ mit $\phi(\theta)$, so wird die Helligkeit I am Horizonte in der Gesellschaft unter der Annahme, daß die Himmelshelligkeit in allen Richtungen einheitlich sei, nach folgender Gleichung gegeben,

$$I=I_0\frac{\int_0^{\frac{\pi}{2}}\phi(\theta)2\pi\sin\theta\cos\theta d\theta}{\int_0^{\frac{\pi}{2}}2\pi\sin\theta\cos\theta d\theta}=I_0\int_0^{\frac{\pi}{2}}\phi(\theta)\sin 2\theta d\theta \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (1).$$

An der betreffenden idealen Gesellschaft besteht es, wie oben erörtert,

$$\phi(\theta)=\left(1-\frac{s}{S}\right)^n,$$

daher

$$I=I_0\left(1-\frac{s}{S}\right)^n \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (2).$$

Diese Beziehung kann an jeder Stelle in der Gesellschaft bestehen, z.B. auf die n'-ste Blattfläche von oben fällt das Licht

$$I=I_0\left(1-\frac{s}{S}\right)^{n'-1}, \text{ wo } n'<n, \text{ ein.}$$

Die Formel (2) kann man wie unten exponential umschreiben,

$$I=I_0e^{n\ln\left(1-\frac{s}{S}\right)} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (3).$$

Diese Formel (3) entspricht der schon gezeigten Formel,

$$I=I_0e^{-KF},$$

und die Blattarealschicht $F=\frac{ns}{S}$, so soll der Extinktionskoeffizient in der Pflanzengesellschaft nach folgender Formel bestimmt werden,

$$K=-\frac{S}{s}\ln\left(1-\frac{s}{S}\right) \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (4).$$

Die in realen Pflanzengesellschaften beobachtete Tatsache, daß der Extinktionskoeffizient in einer bestimmten Gesellschaft beinahe konstant ist, bringt nach dieser Formel eine Schließung, auch $\frac{s}{S}$ bei einer Gesellschaft fast konstant zu bleiben, und dies möge andeuten, daß unsere ideale Blatt-Gesellschaft bei der Erklärung der Helligkeit in realen Pflanzengesellschaften sehr nützlich wirken kann.

Je näher an 1 das Verhältnis $\frac{s}{S}$ komme, desto schneller sinkt die Lichtintensität durch dieselben Blattarealschichten ab, und desto größer wird der Extinktionskoeffizient K. Aber, je näher an Null das $\frac{s}{S}$ gehe, mit anderen Worten je größer S werde, desto schwächer ist das Lichtabsinken. An der Grenze, d.h. $\frac{s}{S}\doteqdot 0$ oder $S\rightarrow\infty$, verschwindet das Licht in der Gesellschaft nach folgender Formel,

$$I=I_0^{-\frac{ns}{S}}=I_0e^{-F} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (5).$$

D.h. der Extinktionskoeffizient K ist ganz gleich 1, oder die Lichtextinktion bedarf dabei der größten Blattarealschichten (in horizontaler Lage). Freilich kann sich in der Natur diese völlig zerstreute Blattverteilung nicht befinden, aber z.B. nun $\frac{s}{S}=\frac{1}{10}$ sei, K wird schon 1.054; mit anderen Worten ist das freie Areal S, welches nur 10-fache der einzelnen Blattfläche s ist, genügend groß, um sich der Extinktionskoeffizient fast gleich wie der Grenzwert 1 zu verkleinern. Nach dieser theoretischen Betrachtung können wir verstehen, daß an den meisten beobachteten Pflanzengesellschaften mit horizontalen Laubblättern der Extinktionskoeffizient fast nahe 1 war. Die Laubblätter der meisten Pflanzen sind aber stets schwach geneigt oder gefaltet, so kommt der beobachtete Extinktionskoeffizient von manchen Pflanzengesellschaften des Laub-Typus doch etwas kleiner als der theoretische von 1 (vgl. unten).

Das natürliche Blatt läßt einen Teil des einfallenden Lichtes durch, so muß s bzw. F mit $(1-m)s$ bzw. $(1-m)F$ ersetzen werden, wobei m die Durchlässigkeit eines Blattes bedeutet und das Licht durch doppelte Blätter auf m^2 absinken solle. Aber bei der Lichtmessung mit dem Eder-Hechtschen Photometer zeigt das photographische Papier für das durchgelassene Licht nur so schwache Sensibilität, daß die Durchlässigkeit z.B. bei *Petasites japonicus* 0.86–1.12% und bei *Helianthus tuberosus* 0.43% war.

2. Bei den schräggestellten Blättern.

Die Lichtextinktion in der Pflanzengesellschaft mit schräggestellten Blättern dürfte grundsätzlich identisch mit derselben bei den horizontalen Blättern sein, aber dabei kann man die Projektion der Blattfläche mehr schwierig als bei diesen greifen, doch müssen wir zuerst bei der theoretischen Erörterung der Licht-

extinktion das mittlere Projektionsareal $\bar{s}$ gewinnen.

Um die Erörterung zu erleichtern, nehmen wir hier die Blattfläche als ein Rechteck s an, welches seine ein Paar Seiten in horizontale Richte legt und mit einem Winkel von α gegen Horizont schräg steht. Wir drehen das Rechteck um eine vertikale Achse im parallelen Lichtbündel mit einem Einfallswinkel θ, dabei vermag der auf Horizontalebene projektierte Schatten des Rechteckes innerhalb einer Achsendrehung den Schatten der mit Neigungswinkel von α schräggestellten Rechtecke in allen Lagen zu zeigen. Auf die Horizontalebene legt man ein Achsenkreuz, dessen Zentrum auf die Drehungsachse falle und eine der horizontalen Achsen senkrecht zum einfallenden Lichte sei, der Raum wird also in vier Quadranten I, II, III, IV, abgeteilt. Wenn das Rechteck sich in den Quadranten I, II, III, und IV nach der Reihenfolge umdreht, so kommt der projektierte Schatten wie unten;

in I- und II-Quadranten,

$$s(\cos\alpha+\sin\alpha\tan\theta\sin\beta),$$

in II- und IV-Quadranten,

falls $\sin\beta\leq\cot\alpha\cot\theta$, $s(\cos\alpha-\sin\alpha\tan\theta\sin\beta)$,

falls $\sin\beta>\cot\alpha\cot\theta$, $s(-\cos\alpha+\sin\alpha\tan\theta\sin\beta)$,

dabei bedeutet β den Winkel zwischen der Horizontalachse des Achsenkreuzes und der auf Horizontalebene entworfenen Projektion der schräggestellten Seite des Rechteckes. Irgend eine Fläche ist die Summe der kleinen Rechteckchen, daher können die oben erörterten Beziehungen auch für ein Blatt in jeder Form bestehen. Es ist in der natürlichen Pflanzengesellschaft sehr wahrscheinlich, daß ein Blatt stets noch ein anderes, in der umgekehrten Richte oder mit Winkel von π gegenüberstehendes Blatt in einer Stelle innerhalb derjenigen Gesellschaft ausfinden kann. Diese einander gegenüberstehenden Blätter gehören zum gegenseitigen Quadranten I bzw. III, oder II bzw. IV, und sie sind mit dem Winkel von β bezeichnet. Der Mittelwert s' der projektierten Fläche der zwei gegenüberstehenden Blätter in I- und III-Quadranten ist,

falls $\sin\beta\leq\cot\alpha\cot\theta$, $s'=s\cos\alpha$,

falls $\sin\beta>\cot\alpha\cot\theta$, $s'=s\sin\alpha\tan\theta\sin\beta$.

Beim Quadranten II und IV ist es auch ganz gleich wie beim Quadranten I und III.

Die mittlere projektierte Fläche $\bar{s}$ der Blattfläche s kann bei s' nach der nachfolgenden Gleichung durch Veränderung des β von Null bis zu $\pi/2$ abgeschätzt werden.

D. h. wenn $\theta+\alpha\leq\frac{\pi}{2}$,

so $\bar{s}=s\cos\alpha$,

wenn $\theta+\alpha>\frac{\pi}{2}$,

so
$$\bar{s}=\frac{2}{\pi}\int_{0}^{\sin^{-1}(\cot\alpha\cot\theta)} s\cos\alpha\, d\beta+\frac{2}{\pi}\int_{\sin^{-1}(\cot\alpha\cot\theta)}^{\frac{\pi}{2}} s\sin\alpha\tan\theta\sin\beta\, d\beta$$

$$=\frac{2}{\pi}s\{\cos\alpha\sin^{-1}(\cot\alpha\cot\theta)+\sin\alpha\tan\theta\sqrt{1-\cot^2\alpha\cot^2\theta}\} \quad \ldots(6).$$

Mit der mittleren projektierten Fläche $\bar{s}$ vermögen wir nun leicht das Verhältnis des Lichthineindringens in die Pflanzengesellschaft mit schräggestellten Blättern auf dieselbe Weise wie bei den horizontalen Blättern zu erörtern. Noch einmal besteht hier also die Formel,

$$\phi(\theta)=\left(1-\frac{\bar{s}}{S}\right)^n \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (7).$$

Diese Beziehung soll es auch im allgemeinen zeigen, daß die Gesamtfläche der Sonnenflecke in der Pflanzengesellschaft im großen und ganzen zur relativen Lichtintensität proportional ist. Daher, wenn das Licht mit Sonnenflecken durch Erschütterung der Blätter oder des Meßapparates völlig durchgeschnitten werde, beträgt die relative Lichtintensität am klaren Tage fast dieselbe unter trübem Himmel. Das Versuchsergebnis in Abb. 5 bestätigt die Gültigkeit unserer Erörterung.

Bei den schrägstehenden Blättern pflegt es keine mosaikartige Anordnung der Blätter zu geben, so mag sich hier die Bedingung von $\frac{s}{S}\doteqdot 0$ im allgemeinen verwirklichen. Die oben gezeigte Formel wird also unter dieser Bedingung wie Nachfolgende umgeschrieben,

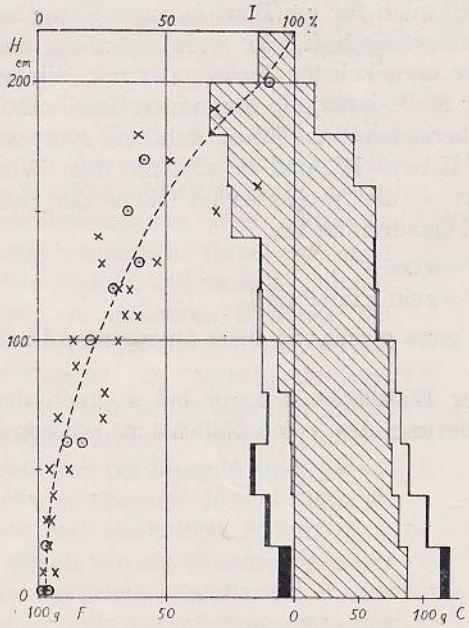


Abb. 5. Die relative Helligkeit in *Phragmites-Thalictrum*-Soziation unter klarem Himmel (mit Kreise gezeichnet) und unter bewölktem Himmel (mit Kreuze gezeichnet). Am 30. Mai 1949, in der Tazima-Wiese.

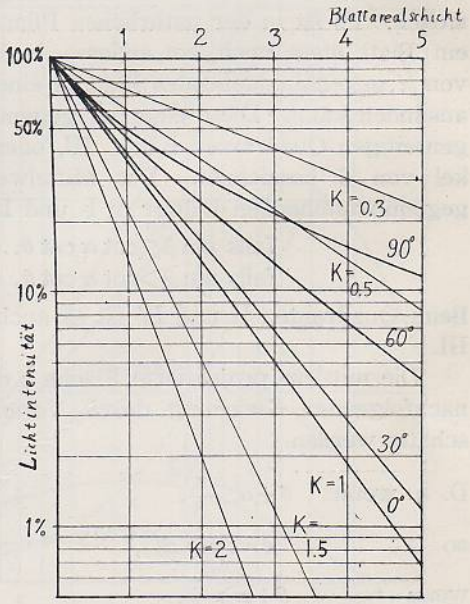


Abb. 6. Theoretische Lichtintensität-Blattarealschichtkurve bei verschiedenen Blattneigungen.

$$\phi(\theta)=e^{-\frac{n\bar{s}}{S}} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (8).$$

Mit den Formeln (1), (6) und (8) können wir eine Formel für die Lichtextinktion in Pflanzengesellschaften mit schräggestellten Blättern zusammensetzen. D.h.

$$\frac{I}{I_0}=\int_0^{\frac{\pi}{2}-\alpha} e^{-F\cos\alpha}\sin 2\theta d\theta+\int_{\frac{\pi}{2}-\alpha}^{\frac{\pi}{2}} e^{-\frac{2F}{\pi}\left\{\cos\alpha\sin^{-1}(\cot\alpha\cot\theta)+\sin\alpha\tan\theta\sqrt{1-\cot^2\alpha\cot^2\theta}\right\}}\sin 2\theta d\theta$$

$$=\cos^2\alpha\, e^{-F\cos\alpha}+\int_{\cos^2\alpha}^{1} e^{-\frac{2F}{\pi}\left\{\cos\alpha\sin^{-1}\left(\sqrt{\frac{1-u}{u}}\cot\alpha\right)+\sin\alpha\sqrt{\frac{u}{1-u}-\cot^2\alpha}\right\}}du \quad \ldots\ldots \quad (9),$$

wobei $u=\sin^2\theta$.

Die Formel (9) wird in Abb. 6 graphisch mit den durch Einsetzung der Neigungswinkel α von 30°, 60° bzw. 90° berechneten Näherungswerten dargestellt. Es ist klar mit einem Blick auf diese Abbildung, daß mit der Zunahme von α oder von Neigung der Blätter die Lichtextinktion in der Blatt-Gesellschaft schwächer wird. Die Krümmung der $\log\frac{I}{I_0}$ - Blattarealschichtkurve ist noch so schwach konkav, wie man die Kurve in erster Annäherung mit geraden Linien zu ersetzen vermöge. Dabei fällt der Extinktionskoeffizient K der Neigungswinkelzunahme von 0° zu 90° entsprechend von 1 bis zu 0.44 ab (siehe Abb. 7).

Betreffs der Durchlässigkeit des Blattes besteht es hier auch die schon bei horizontalen Blättern erörterte Beziehung, und, wenn man die Durchlässigkeit als 10% des einfallenden Lichtes annehme, so nimmt K bei $\alpha=0°$ auf 0.90, und bei $\alpha=90°$ auf 0.40 ab (Abb. 7).

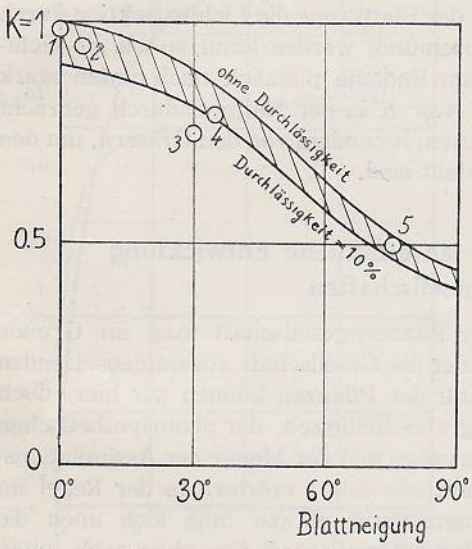


Abb. 7. Beziehung des Extinktionskoeffizienten zur Blattneigung. 1=*Chenopodium album* var. *centrorubrum*. 2=*Euphorbia adenochlora*. 3=*Helianthus tuberosus*. 4=*Sasa nipponica*. 5=*Miscanthus sacchariflorus*.

Bei Herbosa haben wir unmittelbar im Felde die relative Helligkeitsverteilung, Blattmenge und Blattneigung beobachtet, und wir vermochten, wie in Abb. 3 gezeigt, das K an jeder natürlichen Pflanzengesellschaft graphisch zu bestimmen. Im Vergleich des nach der Formel (9) berechneten K mit dem beobachteten können wir hier die Gültigkeit der theoretischen Betrachtungen bestätigen (Tab. 6, vgl. auch Abb. 7).

Aus der Tab. 6 ist es ersichtlich, daß die beiden K ziemlich gut mit einander einstimmen können, mit Ausnahme bei *Osmunda cinnamomea*-Konsoziation, dabei sind einerseits die Blattflächen so gesammelt, um das $\frac{s}{S}$ weit von Null entfernt zu sein, und anderseits ist jedes Blättchen noch mehr horizontal als die Neigung der Gesamtblattfläche.

Tab. 6. Der Vergleich des berechneten Extinktionskoeffizienten zum beobachteten. F = Blattarealschicht. K = Extinktionskoeffizient.

Dominanten	Datum	Ort	Probefläche	F	Neigungswinkel d. Blätter	K beobachtet	K berechnet
Sasa nipponica	29. Aug. 1951	Kirigamine-Bergwiese	$(1\,m)^2$	4.4	35° (direkt bestimmt)	0.75	0.87
Miscanthus sacchariflorus	19. Mai 1952	Tazima-Wiese	$(0.5\,m)^2 \times 3$	3.6	60° (photographisch)	0.50	0.64
Euphorbia adenochlora	5. Mai 1951	Tazima-Wiese	$(0.5\,m)^2$	4.3	10° (abgeschätzt)	0.92	0.98
Helianthus tuberosus	12. Sept. 1952	Koisikawa Botanisches Garten	$(1\,m)^2$	4.9	30° (photographisch)	0.75	0.90
Osmunda cinnamomea	5. Aug. 1951	Oze-Hochmoor	$(1.5\,m)^2$	2.9	60° (photographisch)	1.24	0.64

Über die ökologische Bedeutung des Extinktionskoeffizienten K möchten wir im letzten Abschnitte noch weiteres erörtern, dabei werden die hier errungenen Befunde eine wichtige Rolle spielen. Um die Bestimmung von K an jeder Pflanzengesellschaft haben wir zunächst einen einheitlichen Bestand auszuwählen. Der Probebestand und die Probefläche müssen genügend groß sein, weil bei einem kleineren Bestand die Strahlen von allen Seiten ohne Abschirmen der Blätter unmittelbar in die Gesellschaft hineinzutreten vermögen. Es muß auch berücksichtigt werden, daß am Unterteile der Blattkrone die Lichtextinktion durch Abschirmen der Stengel ziemlich stark beeinflußt werden kann, so wie die Licht-Blattarealschichtkurve in Abb. 3 öfters am Endteile plötzlich nach unten stark biegt. Noch möge eine Verkleinerung von K in der Natur dadurch gebracht werden, daß die Blätter von einigen Pflanzen, besonders von den Gräsern, um den Stengel übereinander dicht zusammengestellt sind.

IV. Produktivität und die jahreszeitliche Entwicklung der Pflanzengesellschaften

Die jahreszeitliche Entwicklung einer Pflanzengesellschaft mag im Grunde von der Stoffproduktivitätsveränderung jeder die Gesellschaft zusammensetzenden Art bestimmen werden. Die Produktivität der Pflanzen können wir hier, doch etwas ungenügsam, durch Kombinierung von Helligkeit, der photosynthetischen Aktivität des einheitlichen Assimilationsgewebes und der Menge der Assimilationsgewebe berechnen. Die Helligkeit nimmt, wie schon erörtert, in der Regel im Innern der Pflanzengesellschaft nach unten stetig ab, so muß sich auch die Produktivität des einheitlichen Gewebes in der Gesellschaft von oben nach unten vermindern. Als einheitliche Produktivität der Pflanzen nehmen wir vorläufig den Mittelwert der CO_2-Assimilation der Licht- bzw. Schattenblätter von *Fagus*, *Fraxinus* und *Betula* an, die Boysen Jensen in der „Stoffproduktion der Pflanzen" S. 44 u. 45 illustruiert hat, weil wir noch heute an der zuverlässigen Licht-Assimilationskurve sehr arm sind, oder wir keine von japanischen Pflanzen haben, jedoch eine neue Assimilationsbestimmung gegenwärtig bei uns an

manchen einheimischen Pflanzen untergenommen wird.

Von der physiologischen stündlichen Licht-Assimilationskurve nach Boysen Jensen müssen wir zuerst eine ökologische tägliche Licht-Assimilationskurve umziehen, d.h. die Assimilationsintensität wird für die Lichtstärke zu jeder Tageszeit bestimmt, und sie wird im ganzen Tag hindurch summiert (vgl. auch Boysen Jensen 1932, S. 36–37). Um die Bruttoproduktion oder Nettoassimilation in einem ganzen Tage zu berechnen, zieht man von der Bruttoassimilation oder summierten Assimilationsmenge die Atmung in Tag und Nacht, oder in Kürze das 24-fache der Atmung pro 1 Stunde, ab. Wir müssen auch die Produktion unter verschiedenen relativen Helligkeiten berechnen. Nach diesen Berechnungen können wir eine tägliche Licht-Assimilationskurve konstruieren. Bei dieser täglichen Kurve ist der Kompensationspunkt etwas heller (3.7% bei Lichtblatttypus, 1.1% bei Schattenblattypus) als bei der stündlichen (670 lux od. 1.3% bei Lichtblattypus, 250 lux od. 0.5% bei Schattenblattypus) (siehe Abb. 8). Als Helligkeit nehmen wir einen Mittelwert an, d.h. um 4^h15 und 19^h45 ganz dunkel, um 5^h und 19^h 0.8 klux, um 6^h und 18^h 8.0 klux, um 7^h und 17^h 26.5 klux, um 8^h und 16^h 37.5 klux, um 9^h und 15^h 44.0 klux, um 10^h und 14^h 47.5 klux, um 11^h und 13^h 49.4 klux, und um Mittag 50.0 klux, da nach Hirayama u.a. die Helligkeit des Mittags in Vegetationsperiode in Tokyo ca. 100 klux unter klarem Himmel, ca. 10 klux unter trübem Himmel, und die Fraktion des Sonnenscheindauers in derselben Periode etwa 0.43 ist.

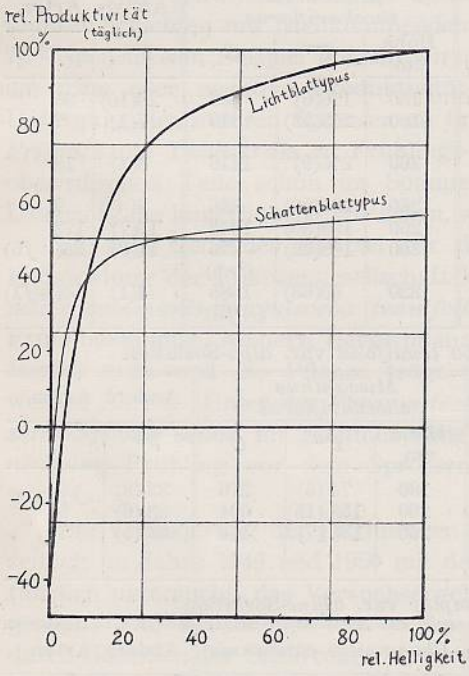


Abb. 8. Lichtintensität-relative tägliche Produktivitätskurve von Licht- und Schattenblattypus.

Die Entwicklung der unteren Synusie wird im großen und ganzen von dem Gedeihen der oberen Synusie in derselben Pflanzengesellschaft entschieden. An der Tazima-Wiese entwickeln sich im Frühling hier und da die geschlossenen Gesellschaften von *Euphorbia adenochlora* und die von *Thalictrum simplex* var. *affine*, und dazwischen blühen *Primula Sieboldi* f. *spontanea* ihre lieblichen blaßroten Blumen. Auf Gedeihen der Frühlingsvegetation folgt das Sprossen der Sommer-Dominanten, *Miscanthus sacchariflorus* und *Phragmites communis*. Gemäß der raschen Entwicklung der dominierenden *Miscanthus*- oder *Phragmites*-Gesellschaften sinkt im Mai und Juni die Helligkeit über die unteren Synusien von *Euphorbia* oder *Thalictrum* stetig herab. Schließlich herrscht im Sommer die Helligkeit von nur 3% oder noch minder in den geschlossenen Beständen von *Miscanthus* und *Phragmites*; diese Helligkeit entspricht der rela-

Tab. 7. Jahreszeitliche Entwicklung der Pflanzengesellschaften in der Tazima-Wiese. F^* = Frischgewicht des photosynthetischen Systems in g/50 × 50 cm², in Klammern das vergilbte. C = Frischgewicht des aphotosynthetischen Systems in g pro dieselbe Fläche. b = Frischgewicht der Blüten. f = Frischgewicht der Früchte.

1. *Miscanthus sacchariflorus-Euphorbia adenochlora*-Soziation

Datum	*Euphorbia adenochlora*			*Miscanthus sacchariflorus*			Andere Arten	
	Höhe cm	F^*	C	Höhe cm	F^*	C	F^*	C
24. Feb. 1950	4	6	4				1	2
13. März 1950	5	20	23				3(+)	2
29. März 1950	10	52(4)	62				3	1
5. April 1950	25	93(7)	123				21	13
22. April 1950	35	106(8)	130 (+b)	60	27	115	36(1)	46 (+b)
30. April 1950	50	100(20)	190 (+b)	100	71(+)	280	23(5)	38
3. Juni 1950	(Abgestorbene Pflanzenzahl 62)			260	144(9)	612	39(8)	74 (+b)

2. *Miscanthus sacchariflorus-Thalictrum simplex* var. *affine*-Soziation

Datum	*Thalictrum simlex* var. *affine*			*Miscanthus sacchariflorus*			Andere Arten	
	Höhe cm	F^*	C	Höhe cm	F^*	C	F^*	C
12. Mai 1950	90	34(3)	73	150	176(6)	596	23(10)	36
31. Mai 1949	100	22(+)	21	180	203(12)	849	6(1)	7
19. Juni 1950	(Abgestorbene Pflanzenzahl 50)			260	275(9)	1216	6(1)	13
25. Juli 1949	120	2(3)	16	260	233(30)	886	8(+)	9
6. Sept. 1949	20	+	+	260	138(30)	1043	10(7)	172
8. Okt. 1949	40	1	+	300	168(32)	976 (+b)	11(8)	35(+f6)
4. Nov. 1949	—	—	—	320	50(63)	1085 (+f3)	4(1)	14(+f1)

3. *Miscanthus sacchariflorus-Sanguisorba tenuifolia* var. *alba*-Soziation

Datum	*Sanguisorba tenuifolia* var. *alba*			*Miscanthus sacchariflorus*			Andere Arten	
	Höhe cm	F^*	C	Höhe cm	F^*	C	F^*	C
3. Juni 1949	60	76 (4)	63	180	74 (5)	276	33 (3)	65
9. Juli 1949	60	23 (8)	30	260	153 (15)	604	23 (6)	52
26. Aug. 1949	40	(+)	+	260	130 (7)	410	48 (5)	75
	(Dürre Blätter 56 g)							

4. *Phragmites communis-Thalictrum simplex* var. *affine*-Soziation

Datum	*Thalictrum simplex* var. *affine*			*Phragmites communis*			Andere Arten	
	Höhe cm	F^*	C	Höhe cm	F^*	C	F^*	C
13. April 1950	35	83 (5)	139	5	+	3	7 (+)	8
13. Mai 1950	110	64 (5)	128	200	150 (1)	1128	35 (9)	79
30. Mai 1949	140	80 (2)	151	220	263 (2)	1289	15	20
26. Juni 1949	140	39 (3)	83	300	398 (10)	1168	32 (1)	56
27. Juli 1949	130	13 (9)	159	320	419 (24)	1064	11 (+)	23

5. *Phragmites communis-Sanguisorba tenuifolia* var. *alba*-Soziation

Datum	*Sanguisorba tenuifolia* var. *alba*			*Phragmites communis*			Andere Arten	
	Höhe cm	*F**	*C*	Höhe cm	*F**	*C*	*F**	*C*
29. März 1950	5	13	9				4	3
19. April 1950	35	135 (12)	151	35	4	63	17 (+)	12
7. Mai 1950	60	161 (28)	255	110	42 (+)	339	11 (2)	25
16. Mai 1950	80	139 (17)	241	160	89 (1)	419	16 (3)	41
26. Mai 1950	80	102 (6)	154	200	141 (5)	557	15 (2)	28
3. Juni 1949	80	144 (6)	168	200	120 (+)	512	16 (1)	57
16. Juni 1950	80	52 (10)	107	220	290 (3)	844	24 (3)	63
	(Dürre Blätter 20 g)							
29. Juni 1949	100	49 (4)	77	240	175 (5)	526	35 (15)	99
4. Juli 1950	80	26 (2)	62	280	216 (6)	567	15 (1)	48
	(Dürre Blätter 16 g)							
*4. Juli 1950	60	41 (4)	51	60	2	5	7	7
13. Aug. 1949	80	5 (4)	18	280	157 (11)	455	52 (5)	100
	(Dürre Blätter 36 g)							

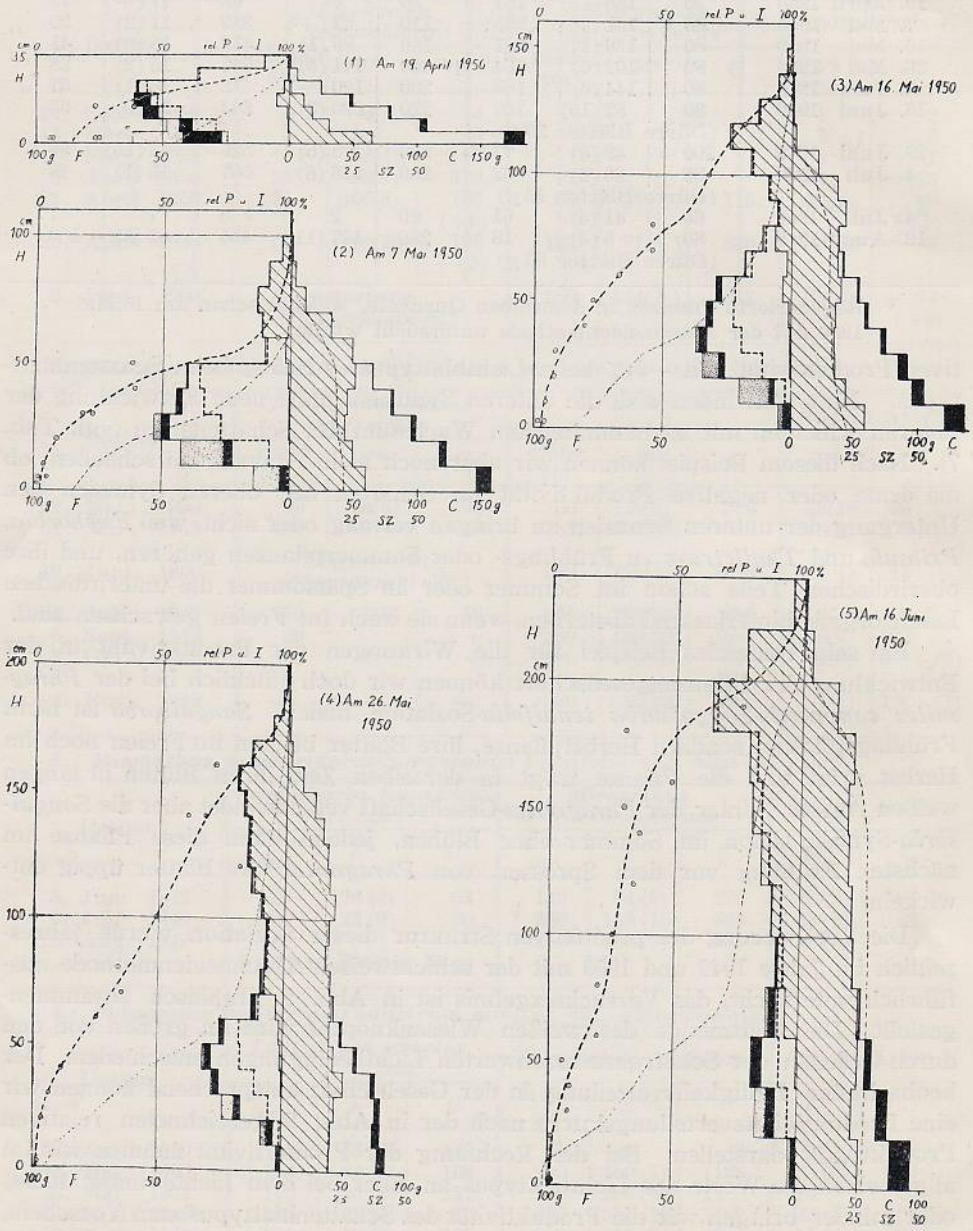
* Regenerierte Pflanzen in demselben Quadrate, welches schon am 16.Mai 1950 mit der Abschneidenmethode untersucht wurde.

tiven Produktivität von −4 % beim Lichtblattypus, +19.5 % beim Schattenblatttypus. Nun schwinden sich die unteren Synusien, ohne neue Entwicklung der unteren Schichten mit nachkommendem Wachstum der Schattenarten (vgl. Tab. 7). Nach diesem Beispiel können wir aber noch nicht einwandfrei schließen, ob die arme oder negative Produktivität im Schatten der oberen Synusien den Untergang der unteren Synusien zu bringen vermag oder nicht, weil *Euphorbia*, *Primula* und *Thalictrum* zu Frühlings- oder Sommerpflanzen gehören, und ihre oberirdischen Teile schon im Sommer oder im Spätsommer die unterirdischen Latenzorgane hinterlassend absterben, wenn sie auch im Freien gewachsen sind.

Ein sehr treffendes Beispiel für die Wirkungen der Produktivität in der Entwicklung der Pflanzengesellschaft können wir doch glücklich bei der *Phragmites communis-Sanguisorba tenuifolia*-Soziation finden. *Sanguisorba* ist nicht Frühlingspflanze, sondern Herbstpflanze, ihre Blätter bleiben im Freien noch im Herbst grün und die Pflanze trägt in derselben Zeit ihren Blüten in langen weißen Ähren. Unter der *Phragmites*-Gesellschaft verschwindet aber die *Sanguisorba*-Synusie schon im Sommer ohne Blühen, jedoch kann diese Pflanze im nächsten Frühling vor dem Sprossen von *Phragmites* ihre Blätter üppig entwickeln.

Die Veränderung der produktiven Struktur dieser Soziation wurde jahreszeitlich im Jahre 1949 und 1950 mit der schichtweisen Abschneidenmethode ausführlich untersucht, das Versuchsergebnis ist in Abb. 9 graphisch zusammengestellt. Die Blattmenge des weißen Wiesenknopfes wird im großen von den durch Gedeihen der Schilfrohre erschwerten Lichtbedingungen entschieden. Der beobachteten Helligkeitsverteilung in der Gesellschaft entsprechend können wir eine Produktivitätsverteilungskurve nach der in Abb. 8 gezeichneten relativen Produktivität darstellen. Bei der Rechnung der Produktivität nehmen wir im allgemeinen die Werte des Lichtblattypus an, aber bei dem Lichte unter 10.2% oder minder bringen wir die Produktivität des Schattenblattypus zum Vorschein, da unter dieser Bedingung der Schattenblattypus den Lichtblattypus an der As-

similationsintensität übertreffen kann. Die Produktivität jeder Schicht zeigt sich ins Produkt von Blattmenge und relativer Produktivität unter gegebenem Lichte. Die Berechnungen nach der Reihe bringen ein Verteilungsdiagramm der Produktivität in der Gesellschaft, das in Abb. 9 als das mit dicken gestrichelten



Linien eingeschlossene Histogramm gezeichnet wird. Die im Felde bestimmte reale Blattverteilung veränderte sich bis zur nächsten Bestimmung (in etwa 2 Wochen) in der parallelen Form der vorhergehenden berechneten Produktivitätsverteilung, ins besondere deutlich ist bei *Sanguisorba*-Synusie. Diese Tatsache ist auch im Jahre 1949 klar in die Erscheinung hineingetreten. Schon am 13. Aug. 1949 gab es kein frisches Blatt von *Sanguisorba* im *Phragmites*-Bestande, wo im Frühjahr jene Pflanzen sehr üppig die Bodenfläche bedekt haben. Falls die Schilfrohre abgeschnitten wurden, so regenerieren sich die Blätter des Wiesenknopfes ziemlich schnell [siehe Abb. 9 (6')]. Gemäß der Produktivität verteilt sich im allgemeinen das photosynthetische System in die Pflanzengesellschaft.

Bei der Entwicklung der Lianen-Gesellschaften können wir auch ein anderes

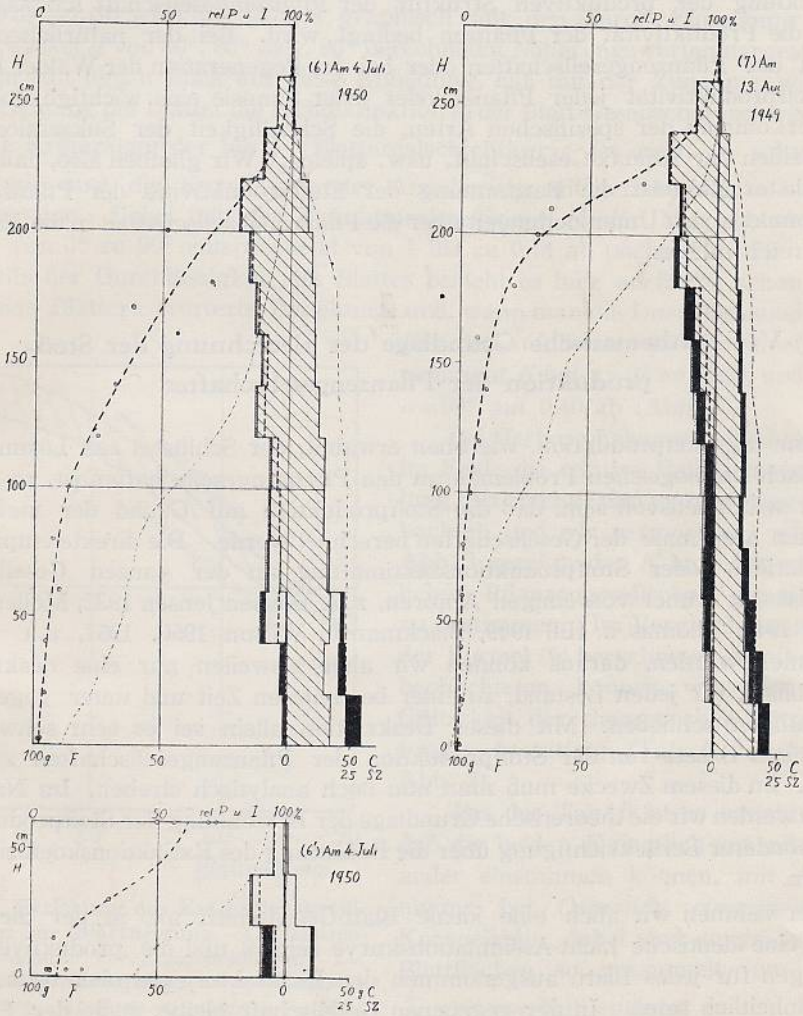


Abb. 9. Jahreszeitliche Entwicklung der *Phragmites* (schraffiert)-*Sanguisorba* (blank)-Soziation (vgl. den Text u. Tab. 7-5).

Beispiel ansehen. In *Miscanthus sacchariflorus*-Bestande oder bisweilen *Phragmites*-Bestande treten einige Lianen-Arten, z. B. *Cissus, Paederia, Glycine, Humulus*, hinein; das Wachstum dieser Lianen beginnt noch etwas später und ist langsamer als dasselbe der Dominantengräser. An der Lücken der Dominierung von *Miscanthus* oder *Phragmites*, wo die Helligkeit etwa 10% oder mehr der Außenhelligkeit ist, können die Lianen im Frühling und Frühsommer ihr Wachstum erhalten, und sich im Sommer und Herbst um die Dominantengräser winden und mit ihren Blättern die Gräser dicht bedecken, so daß die Dominanten endlich durch Lichtparasitismus zu Grunde gehen. Ausführlich werden wir aber in Zukunft hierüber eine andere Abhandlung haben.

Nach diesen Untersuchungen möchten wir erkennen, daß die jahreszeitliche Entwicklung der produktiven Struktur der Pflanzengesellschaft hauptsächlich durch die Produktivität der Pflanzen bedingt wird. Bei der natürlichen Sukzession der Pflanzengesellschaften oder bei der Regeneration der Wälder könnte die Stoffproduktivität jeder Pflanze oder jeder Synusie eine wichtige Rolle für das Vorkommen der spezifischen Arten, die Schnelligkeit der Sukzession, das Entscheiden der Klimax-Gesellschaft, usw. spielen. Wir glauben also, daß schon in nächster Zukunft die Bestimmung der Stoffproduktivität der Pflanzen als Brennpunkt in den Untersuchungen über die Pflanzengesellschaften in die Erscheinung treten müsse.

V. Mathematische Grundlage der Berechnung der Stoffproduktion der Pflanzengesellschaften

Denn die Stoffproduktion, wie oben erwähnt, der Schlüssel zur Lösung der ökologisch-soziologischen Problemen an den Pflanzengesellschaften ist, so dürfte es sehr wünschensvoll sein, daß die Stoffproduktion auf Grund der meßbaren einfachen Merkmale der Gesellschaften berechnet werde. Die direkte empirische Assimilations- oder Stoffproduktionsbestimmung an der ganzen Gesellschaft selbst ist seit früher von einigen Autoren, z.B. Boysen Jensen 1932, Moller 1947, Walter 1948, Thomas u. Hill 1949, Blackman u. Wilson 1950, 1951, u.a. untergenommen worden, daraus können wir aber bisweilen nur eine deskriptive Schlußbilanz für jeden Bestand, zu einer bestimmten Zeit und unter gegebenen Bedingungen schließen. Mit dieser Deskription allein sei es sehr schwer ein allgemeines Gesetz von der Stoffproduktion der Pflanzengesellschaften zu entdecken. Zu diesem Zwecke muß man nun noch analytisch streben. Im Nachfolgenden werden wir die theoretische Grundlage der Berechnung der Stoffproduktion, mit besonderer Berücksichtigung über die Bedeutung des Extinktionskoeffizienten, erörtern.

Hier nehmen wir auch eine ideale Blatt-Gesellschaft an, in der die allen Blätter eine identische Licht-Assimilationskurve zeigen, und die produktiven Bedingungen für jedes Blatt, ausgenommen den Lichtfaktor, von oben nach unten ganz einheitlich seien. In der gegebenen Gesellschaft bleibe auch der Extinktionskoeffizient K ständig, jedoch kann sich das K bei den anderen Gesellschaften unterscheiden.

Die Assimilationsgröße kann betreffs der Lichtintensität I nach der folgenden Formel angegeben werden (vgl. auch Tamiya 1951, S. 168),

$$q=\frac{bI}{1+aI},$$

worin a und b Konstanten sind. Das Blatt atmet stets, so muß die Nettoassimilation A mit der Formel,

$$A=\frac{bI}{1+aI}-r \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots (10),$$

berechnet werden, dabei bedeutet r die Respirationsgröße des Blattes.

Die Blattarealschicht von oben bis zu einer Tiefe in einer Pflanzengesellschaft zeigen wir hier mit F', dessen Größe freilich zwischen 0 und F fällt. Die Lichtmenge, die von der Blattfläche zwischen F' und $F'+\Delta F'$ absorbiert wird, ist

$$I_0\frac{e^{-KF'}-e^{-K(F'+\Delta F')}}{\Delta F'}.$$

Infolgedessen kann man die von der einheitlichen Blattfläche absorbierte Lichtmenge I an derselben Höhe nach der Formel bezeichnen,

$$I=\lim_{\Delta F'\to 0} I_0\frac{e^{-KF'}-e^{-K(F'+\Delta F')}}{\Delta F'}=KI_0\,e^{-KF'} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (11).$$

Innerhalb der Pflanzengesellschaft möchte im ganzen nur kleine Lichtmenge zurückgestrahlt und durchgelassen werden, so können wir die absorbierte Lichtmenge der Formel (11) unmittelbar in die Stelle des einfallenden Lichtes von Formel (10) einsetzen. Das bestimmte Integral von Null bis zu F bei Formel (10) gibt die Produktionsgröße (P) der ganzen Blatt-Gesellschaft in einer einheitlichen Bodenfläche. D.h.

$$\begin{aligned} P&=\int_0^F\left(\frac{bKI_0e^{-KF'}}{1+aKI_0e^{-KF'}}-r\right)dF' \\ &=\frac{b}{Ka}\ln\left(\frac{1+aKI_0}{1+aKI_0e^{-KF}}\right)-rF \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (12). \end{aligned}$$

Nach der Formel (12) ist es erkennbar, daß die Produktionsgröße mit der Intensität des einfallenden Lichtes zunehmen kann, aber unter einer bestimmten Lichtintensität die Produktivität betreffs der Blattarealschicht ihr Maximum zeigt, mit anderen Worten gibt es für die Produktion der Pflanzengesellschaft unter einer bestimmten Lichtintensität eine optimale Blattmenge, welche auch von der einfallenden Lichtintensität schließlich bestimmt wird. Das Produktionsmaximum der Gesellschaft wird davon verursacht, daß die Photosynthese der Blätter an einer bestimmten Höhe in der Blatt-Gesellschaft von der eigenen Respiration völlig kompensiert wird, und unterhalb dieser Höhe herrscht darin ein Schimmer unter Kompensationspunkte, so steht die Photosynthese der Respiration nach. Daher mögen die Blätter unterhalb dieser Höhe in der Regel an der positiven Stoffproduktion der Gesellschaft unbeteiligt sein, oder sie werden in einigen Zeiten zu Grunde gehen. Die Blattarealschicht von oben bis zum Kompensationspunkte kann eine kritische Blattmenge für Pflanzenstoffproduktion bedeuten, weil sie die Maximumproduktion zu geben vermag; diese Blattarealschicht bezeichnen wir hier mit

F_{opt}. Das F_{opt} wird also nach der folgenden Gleichung entschieden, d.i.

$$\frac{bKI_0e^{-KF_{opt}}}{1+aKI_0e^{-KF_{opt}}}=r.$$

Das Produktionsmaximum (P_{max}) beim F_{opt} können wir durch Einsetzen des F_{opt} in die Formel (12) berechnen. D.h.

$$P_{max}=\frac{b}{Ka}\ln\left(\frac{1+aKI_0}{1+\frac{ar}{b-ar}}\right)-\frac{r}{K}\ln\left(\frac{KI_0(b-ar)}{r}\right) \quad \ldots\ldots\ldots\ldots(13).$$

Diese Formel zeigt, daß das P_{max} beim F_{opt} sich an den Gesellschaften von verschiedenen Extinktionskoeffizienten K ziemlich verändern kann, und das P_{max} betreffs des K noch einmal ein Maximum hat. Beim Maximum ist der Differentialquotient P'_{max} gleich Null, so besteht hier KI_0=konstant. Mit Zunahme der einfallenden Lichtintensität I_0 nimmt der Extinktionskoeffizient K beim maximalen P_{max} ab; unter schwachem Lichte nimmt P_{max} gemäß der Zunahme des K zu (siehe Abb. 10). Da die Nettoassimilationskurven bei verschiedenen Pflanzen wesentlich gleichartig sind, so muß diese Beziehung auch bei verschiedenen Pflanzengesellschaften stets bestehen. Für Stoffproduktion in der Natur ist es sehr bedeutungsvoll, daß die Blätter unter starkem Lichte im Freien schräggestellt sind, z.B. bei Tropenbäumen und Steppengräsern (d.i. K ist kleiner als 1), und im Gegenteil die Blätter im Waldschatten oder die des unteren Teiles der Baumkrone mosaikartig horizontal gestellt sind (d.h. K ist größer als 1).

Jetzt sind wir einen theoretischen Grund für die Berechnung der Produktion der ganzen Pflanzengesellschaft selbst auf Grund der Licht-Assimilationskurve des einzelnen Blattes bekommen. Es sei aber nicht bedeutungslos, daß man die unmittelbar am gesamten Bestande bestimmte Produktion zu der auf Grund der Formel (12) berechneten vergleicht. Wir haben hierüber glücklich die Boysen Jensens Versuchsergebnisse bei *Sinapis*- und *Avena*-Kulturen (Boysen Jensen 1932, S. 57–64, vgl. auch 1939, S. 215).

Nach Boysen Jensen war unter einer gleichen einfallenden Lichtintensität die Assimilationsgröße der einheitlichen Blattfläche im Bestande durchschnittlich kleiner als die der einzelnen Blattfläche in horizontaler Lage, da in jenem Fall die Blätter

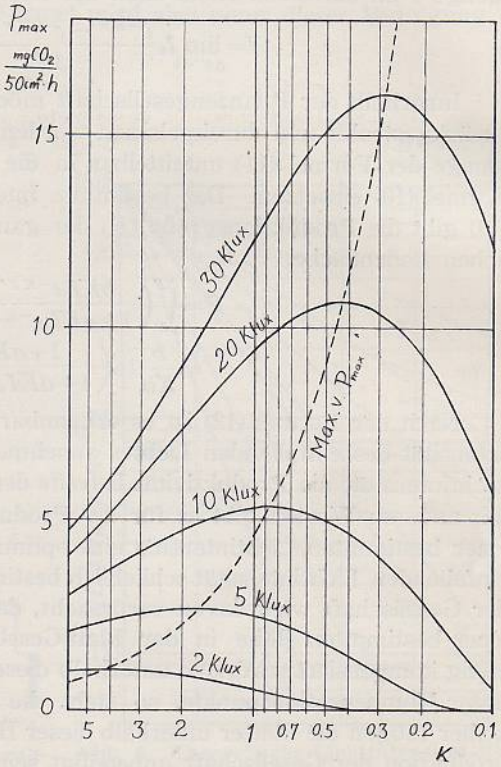


Abb. 10. Die maximale Produktivität (P_{max}) bei verschiedenen Extinktionskoeffizienten (K) und unter verschiedenen Lichtintensität.

miteinander abschirmten. Die Assimilationsgröße des Bestandes nahm mit der Verstärkung des einfallenden Lichtes fast geradlinig zu. Er hat in seiner Arbeit über die Lichtbedingungen der Kulturen nur das einfallende Licht berichtet, aber wir können die Lichtintensität in beiden Kulturen nach der Formel (5) und (9) mit einigen Annahmen abschätzen, daß die Blätter von *Sinapis* horizontal liegen, und dabei der Extinktionskoeffizient K gleich 1 sei, und die Blätter von *Avena* schräg mit einem Neigungswinkel von 60° stehen, also $K=0.64$. Die Assimilationsgröße dieser Bestände wird nun auf Grund der beobachteten einheitlichen Licht-Assimilationskurve nach unserer Formel theoretisch berechnet. Die berechneten Werte können sich bald zu den von Boysen Jensen an den Beständen unmittelbar bestimmten Werte vergleichen.

Bei *Sinapis* können wir die Assimilationskurve des einzelnen Blattes in horizontaler Lage (Boysen Jensen 1932, S. 57, Abb. 29, a) mit den nachfolgenden Formeln ausdrücken.

$$A=cI_1+\frac{b(I-I_1)}{1+a(I-I_1)}-r \quad \text{(wenn } I>6 \text{ klux)},$$

oder

$$A=cI-r \quad \text{(wenn } I\leq 6 \text{ klux)},$$

worin $r=0.87$ (mg CO_2), $I_1=6$ (klux), $a=0.56$, $b=0.64$ (mg CO_2), $c=1.23$ (mg CO_2). Für jeder Lichtstärke I berechnen wir die Produktion (P) der ganzen *Sinapis*-Kultur in derjenigen Weise bei der Berechnung der Formel (12). Die Blattarealschicht (F) des *Sinapis*-Bestandes war 3.4, daher wird die mittlere Assimilationsgröße

Tab. 8. Die theoretisch berechnete apparente Assimilationsintensität (CO_2 mg/50 cm²-Blattfläche/Stunde) in den Pflanzenkulturen, im Vergleich mit der von Boysen Jensen experimentell bestimmten.

a) Bei *Sinapis*-Kultur (Blattoberfläche 1180 cm²)

Beleuchtungsstärke „klux"	experimentell bestimmt	theoretisch berechnet
0	−0.87	−0.87
2.5	0	0
5.0	0.75	0.88
7.5	1.50	1.71
10.0	2.25	2.37
12.5	3.00	2.93
15.0	3.75	3.39

b) Bei *Avena*-Kultur (i. Blattoberfläche 992 u. 1080 cm²)

0	−0.37	−0.37
2.5	0.55	0.56
5	1.50	1.50
7.5	2.3	2.4
10	3.0	3.2
12.5	3.6	3.8

b) (ii. Blattoberfläche 2260 cm²)

0	−0.37	−0.37
2.5	0.35	0.13
5	1.2	0.62
7.5	1.9	1.1
10	2.3	1.6
12.5	2.7	1.9

pro einheitliche Blattfläche mit $\frac{P}{F}=\frac{P}{3.4}$ gegeben. Diese Werte entsprechen den beobachteten Werten in der Boysen Jensens Abb. 29, b (siehe Tab. 8).

Unsere berechnete Assimilationsgröße beeinstimmt ziemlich gut mit der von Boysen Jensen an der gesamten Kultur unmittelbar beobachteten. Wenn das einfallende Licht genug stärker werde, so muß die beobachtete geradlinige Assimilationskurve nach unten etwas biegen, weil das Versuch nur unter dem für Sonnenstrahlung verhältnismäßig schwachen Lichte gemacht wurde.

Bei der *Avena*-Kultur können wir auch in gleicher Weise die Gültigkeit der Produktionsformel (12) prüfen. Dabei sind $r=0.37$ (mg CO_2), $I_1=4.10$ (klux), $a=0.75$, $b=1.38$ (mg CO_2), $c=1.31$ (mg CO_2) und $F=3.0$ (bei Abb. 30, *b*) bzw. 6.5 (bei Abb. 30, *c*). In der Tab. 8 sind auch die von uns berechnete und die von Boysen Jensen beobachtete Assimilationsgröße in *Avena*-Kulturen miteinander vergleichbar. Die berechneten Werte eignen sich zu den Werte in Abb. 30, b oder in der Kultur mit kleinerem Blattareal ($F=3.0$), aber bei der Abb. 30, c oder bei den dichten Bestande ($F=6.5$) sind die berechneten Assimilationsgrößen im ganzen auffallend niedriger als die der beobachteten. Nach unserer Meinung ist es, daß es sterbende und gestorbene Blätter im unteren Teile der zu geschlossenen Blattdichte geben möchte, weil die berechnete Lichtintensität an der Tiefe nur 1.02% der Außenhelligkeit sein dürfte.

Aus diesen Erörterungen können wir schließen, daß wir heutzutage den Anhaltspunkt zur Bestimmung der Gesamtstoffproduktion der Pflanzengesellschaft in Stunde, ohne schwere unmittelbare Messung, welche gewöhnlich an der Waldvegetation unmöglich ist, mit der Berechnung auf der meßbaren einfachen Eigenschaften der Gesellschaft erreichen. Aber weitere schwere Probleme treten der ökologischen Bestimmung der Stoffproduktion in den Weg. Die Stoffproduktion im Tage, im Monate, oder im Jahre ist weit bedeutungsvoll für ökologisch-soziologische Untersuchungen der Pflanzengesellschaften, hier müssen wir aber die täglichen oder jährlichen Schwankungen der Lichtintensität, Temperatur und Hydratur, das direkte Sonnenlicht und diffuse Himmelslicht, die Sonnenflecke, die Respiration des aphotosynthetischen Systems, die Ernährungssalze, und schließlich das Wachstum der Pflanzen, usw. berücksichtigen und noch weiter studieren. In die jährlichen Stoffproduktion kommen noch neue verwickelte Probleme besonders betreffs Reproduktion des photosynthetischen und aphotosynthetischen Systems und des Kreislaufes der Ernährungssalze. Den „tieferen Einblick in die Arbeitsweise der Pflanzen und Pflanzenassoziationen zu gewinnen" (Boysen Jensen 1932), oder zur generellen Ökologie unseren Weg zu bahnen, müssen wir noch weitere ausführliche, theoretische und experimentelle Untersuchungen über die Stoffproduktion und -reproduktion der Pflanzengesellschaften erhalten, so daß wir jetzt manche neue genaue Versuche an künstlichen Pflanzengesellschaften beabsichtigen sollen.

Zusammenfassung

Die ökologisch-soziologischen Untersuchungen über die Pflanzengesellschaften müssen sich auf die Stoffproduktion der Pflanzen gründen. Die Stoffproduktion

wird in vorliegender Arbeit mit der Lichtstärke und Blattmenge in Pflanzengesellschaft experimentell und theoretisch erörtert.

1. Die produktive Struktur der Pflanzengesellschaft machen wir klar mit der schichtweisen Abschneidenmethode. Dabei werden die Pflanzenmaterien als das photosynthetische Gewebe und das aphotosynthetische Gewebe abgeteilt gewogen. Nach Produktionsstrukturdiagrammen können wir zwei Haupttypen von Pflanzengesellschaften ersehen, der eine ist Laub-Typus, der andere Gras-Typus.

2. Die Lichtintensität in den Waldgesellschaften ist im allgemeinen 2–20% des Außenlichtes. Die dunkelste Gesellschaft bei unseren Beobachtungen war ein Bambusdickichte von *Phyllostachys*, d.i. im Sommer 0.2–0.5%ige relative Helligkeit. Unter dieser Lichtbedingung etiolieren sich einige Pflanzen der Bodenflora im natürlichen Zustande.

3. Innerhalb der gut gedeihenden Herbosa ist im Vergleich mit dem Waldschatten gleicherweise dunkel, d.h. die relative Helligkeit ist in der Regel nur 2–3%. Das Blattareal der Herbosa ist nicht weniger als dasselbe der Lignosa. Im allgemeinen ist die Blattarealschicht (Blattareal in m^2 pro m^2 Bodenfläche) der beobachteten Herbosa 4–7 oder mehr.

4. Die Lichtintensität sinkt im großen und ganzen in den Blattschichten exponential ab. Deshalb besteht hier die Formel,

$$I = I_0 e^{-KF},$$

worin I=Lichtintensität in Pflanzengesellschaft, I_0=einfallendes Licht, K=Extinktionskoeffizient, F=Blattarealschicht. K ist in den gleichartigen Pflanzengesellschaften beinahe konstant, jedoch schwankt K zwar bei verschiedenen Gesellschaften ziemlich weit: bei unseren Beobachtungen sind die Werte von 0.3 bis zu 2 bestimmt. Aber am meisten ist K bei Gras-Typus ca. 0.3–0.5, bei Laub-Typus ca. 0.7–1.

5. Die Lichtextinktion in der Blatt-Gesellschaft wurde betreffs Blattstellung und Blattneigung theoretisch erörtert. Wir können es ins klare setzen, daß der Extinktionskoeffizient bei ideal dispergierten horizontalen Blättern gleich 1 (für Blattarealschicht) ist, dagegen bei schräggestellten mit dem Neigungswinkel bis zu 0.44 (Neigungswinkel 90°) abnehmen kann. Mosaikartige Blattstellung macht das K größer.

6. Die Entwicklung der produktiven Struktur der Pflanzengesellschaft, besonders des photosynthetischen Systems, wird durch die Stoffproduktivität desselben ziemlich streng beschränkt. Z.B. die untere Synusie kann sich nur gemäß der übriggelassenen Produktivität, die der Helligkeit unter den Blattschichten der oberen Synusie entspricht, entwickeln. Diese Erscheinung wird sehr deutlich durch die Beobachtung über die jahreszeitliche Entwicklung der *Phragmites-Sanguisorba*-Soziation und der Lianen-Gesellschaften gemacht. Untere Gesellschaft verschwindet mit dem Gedeihen der oberen Gesellschaft.

7. Eine theoretische Gleichung wird für die Berechnung der Stoffproduktion der Blatt-Gesellschaft formuliert. Nach dieser Gleichung können wir die Gesamtproduktion mittelbar mit der Licht-Assimilationskurve für ein Blatt, der Blattarealschicht und dem Extinktionskoeffizienten berechnen. Es gibt eine optimale Blattmenge für die maximale Produktion unter einer gegebenen ein-

fallenden Lichte. Ein kleinerer Extinktionskoeffizient ist zur Stoffproduktion unter stärkerem Licht vorteilhaft, dagegen ein größerer unter schwächerem.

8. An den Boysen Jensens Versuchsdaten bei *Sinapis*- und *Avena*-Kulturen prüften wir die Gültigkeit der theoretischen Produktionsformel. Dabei stimmte die berechnete Produktionsgröße mit der beobachteten ziemlich gut überein.

Zum Schluß schulden wir dafür zu danken, daß die Ausgaben des Unterrichtsministeriums für wissenschaftliche Forschung die vorliegende Arbeit zum Teil gefördert haben.

Botanisches Institut, Naturwissenschaftliche Fakultät, Universität zu Tokyo.

Literatur

Atkins, W.R.G. u. Stanbury, F.A. 1932. Photoelectric measurements of illumination in relation to plant distribution. Part III. Certain spruce, larch, oak, and holm oak woods. Proc. Roy. Dub. Soc. **19** : 145-159.

Blackman, G. E. u. Wilson, G. L. 1950. Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. VI. The constancy for different species of a loga-l lithmic relationship between net assimilation and light intensity and ecologica significance. Ann. Bot. N. S. **14** : 63-94.

——— u. ——— 1951. Detto. VII. An analysis of the differential effects of light intensity on the net assimilation rate, leaf-area ratio, and relative growth rate of different species. Ebenda. N. S. **15** : 373-408.

Blackman, V. H. 1919. The compound interest law and plant growth. Ebenda. **33**. 353-360.

Boysen Jensen, P. 1932. Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena.

——— 1939. Pflanzenphysiologie. Jena.

Braun-Blanquet, J. 1951. Pflanzensoziologie. 2. Aufl. Wien.

Büsgen, M. u. Münch, E. 1927. Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena.

Clements, F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carn. Inst. Wash. **242**.

Du Rietz, E. 1921. Methodologische Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Wien.

Gaird, R. W. 1945. Influence of site and grazing intensity of yields of grass forage in the Texas Panhandle. Journ. Forest. **43** : 45-49.

Geiger, R. 1950. Das Klima der bodennahen Luftschicht. 3. Aufl. Braunschweig.

Kylin, H. 1926. Über Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie. Bot. Not. H. **2**. : 81-180.

Lundegårdh, H. 1925. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena. (3. Aufl. 1949).

Moller, C. M. 1947. The effect of thinning, age, and site on foliage, increment, and loss of matter. Journ. Forest. **45** : 393-404.

Stålfelt, M. G. 1935. Die Transpiration und Kohlensäureassimilation bei Blättern und Stroh des Hafers. Angew. Bot. **17** : 157-190.

Tamiya, H. 1951. Some theoretical notes on the kinetics of algal growth. Bot. Mag. Tokyo. **64** : 167-173.

Thomas, M. D. u. Hill, G. R. 1949. Photosynthesis under field conditions. in Frank, J. u. Loomis, W. E. 1949. Photosynthesis in plants. Iowa 19-52.

Walter, H. 1948. Der Assimilathaushalt unserer Kulturpflanzen unter feldmäßigen Bedingungen. Biol. Ztbl. **67** : 89-94.

Wiesner, J. 1907. Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig.