

## **Tropische Regenwälder und temperate Laubwälder – Ein struktureller und funktionaler Vergleich**

– Christoph Leuschner & Jürgen Homeier, Göttingen –

### **Abstract**

This article compares tropical rainforests and temperate broad-leaved deciduous forests with respect to forest structure, above- and belowground biomass, carbon in soil and deadwood, and net primary production based on a literature review. We test the widely held opinion that tropical forests are taller, richer in biomass and more productive than temperate forests. The comparison shows that tropical forests are not principally taller and richer in biomass (this is true for certain Paleotropical forests but not for Neotropical forests), they do not store more carbon in soil and deadwood, do not have higher leaf area indices and are not more productive on a daily basis than temperate broad-leaved deciduous forests. However, tropical forests harbor an exuberant biodiversity with ~ 85 % of the world's tree species and 59-84 % of all vascular plants on less than 12 % of the earth's land surface area.

### **1. Einleitung**

Der tropische Regenwald gilt als artenreichster terrestrischer Lebensraum der Erde. Dessen hohe Biodiversität wird gerne der relativen Armut sommergrüner Laubwälder in der temperaten Zone gegenüber gestellt. Weitere Attribute, die häufig mit tropischen Regenwäldern verbunden werden, sind ein besonders komplexer struktureller Aufbau, das Vorkommen einer Vielzahl von pflanzlichen Lebensformen, hohe Biomassevorräte und eine hohe pflanzliche Produktivität (Abb. 1), gelten diese Wälder doch gemeinhin als die produktivsten natürlichen Landökosysteme der Erde (SAUGIER et al. 2001). Diese Charakteristika begründen die herausragende Stellung, die diesem Lebensraum für die Bewahrung der globalen Biodiversität, für den Kohlenstoffhaushalt der Erde und die Klimaregulation zugesprochen wird. Es ist lohnend, diese Eigenschaften zu quantifizieren und sie einmal mit jenen temperater sommergrüner Laubwälder zu vergleichen, weil unsere Wahrnehmung meist von dem Kontrast zu diesem uns vertrauten Waldbiom geprägt wird. Abgesehen von Schätzungen zum Artenreichtum existieren jedoch erstaunlich wenige verlässliche Zahlen, die einen Vergleich der Struktur und Funktionen von tropischen und temperaten Wäldern erlauben und damit eine Bewertung der relativen Rolle der Tropenwälder im Stoffhaushalt der Erde ermöglichen. In diesem Artikel sollen einige weit verbreitete Vorstellungen über den tropischen Regenwald durch den direkten Vergleich mit temperaten Laubwäldern auf ihre Stichhaltigkeit geprüft werden: Tropische Feuchtwälder sind (1) artenreicher, (2) hochwüchsiger, (3) biomassereicher und (4) speichern mehr Kohlenstoff, sind (5) am Waldboden dunkler und (6) produktiver als sommergrüne temperate Laubwälder. Diese Fragen werden anhand aktueller Datensätze, die meist zahlreiche Bestände umfassen, geprüft. Als „tropische Regenwälder“ fassen wir für diesen Vergleich solche ungestörten, humiden Tropenwälder zusammen, die unterhalb von 1000 m Meereshöhe gelegen sind und mehr als 2000 mm Jahresniederschlag erhalten. Extreme oder azonale Standorte innerhalb des Regenwaldbioms (wie z.B. Überschwemmungs- oder Weißsandgebiete) werden dabei nicht berücksichtigt.

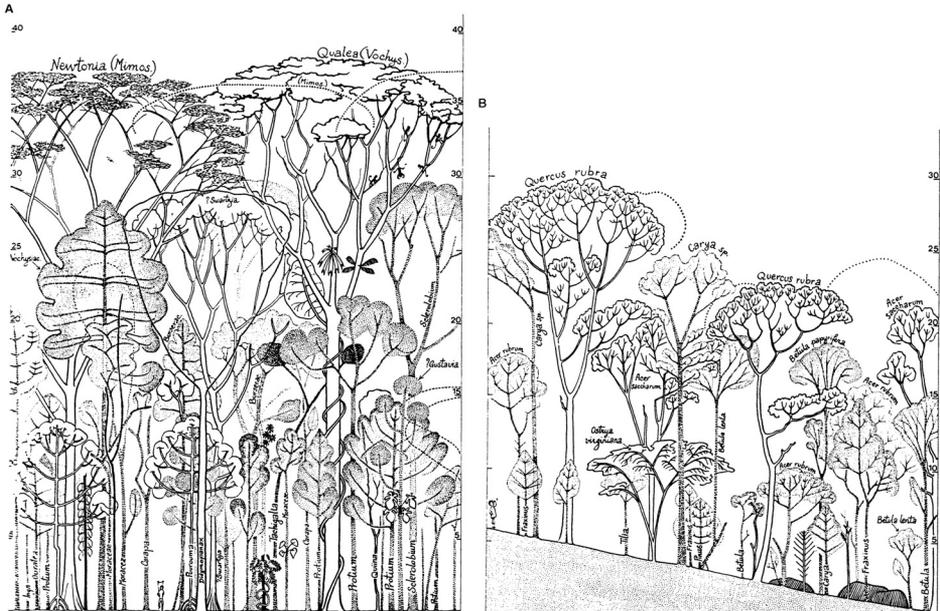


Abb. 1: Schema der Waldstruktur in einem tropischen Feuchtwald (links) im Vergleich zu einem temperaten Laubwald (nordamerikanischer Eichen-Hickory-Wald, rechts), nach RICHARDS (1996).

## 2. Biodiversität

Von den bisher beschriebenen rund 282.000 Gefäßpflanzenarten (etwa 269.000 Angiospermen, 1000 Gymnospermen und etwa 12.000 Farne) (CHAPMAN 2009) wird angenommen, dass etwa 200.000 im tropischen Regenwaldbiom vorkommen (Tabelle 1). Nach diesen Zahlen beherbergte das tropische Regenwaldbiom auf seiner ursprünglichen Fläche (rund 18.6 Millionen km<sup>2</sup> bzw. etwa 12.5 % der Landoberfläche) 59-84 % aller bekannten Höheren Pflanzen der Erde. Die enorme Artendichte erscheint noch eindrucksvoller, wenn man berücksichtigt, dass die heutige Ausdehnung des verbliebenen Regenwaldes nur etwa 7.4 % der Landfläche ausmacht. Nimmt man an, dass durch menschliche Aktivität bisher etwa 40-50 % der einstigen Regenwaldfläche durch Konvertierung oder starke Degradierung verloren gegangen sind (ASNER et al. 2009), die durch den Flächenverlust verursachten Artenverluste

Tab.1: Größe der tropischen und temperaten Waldbiome und geschätzter Reichtum an Gefäßpflanzen und Baumarten in den verschiedenen Regionen der Erde (zusammengestellt nach Zahlen von ANTONELLI & SANMARTIN 2011, CHAPMAN 2009, FINE et al. 2008, ØDEGAARD 2000).

Region	Fläche (Mio km <sup>2</sup> )	Anzahl Gefäßpflanzen	Prozent aller Gefäßpflanzen der Welt	Anzahl Baumarten
Amerikanische Tropen	9.22	90.000-110.000	33-41	22.500
Afrikanische Tropen	3.47	30.000-35.000	11-13	6.500
Asiatische Tropen/ Pazifik	5.90	40.000-82.000	15-30	14.000
Gesamtes Regenwaldbiom	18.6	160.000-227.000	59-84	43.000
Gesamte temperate Zone	16.7			1500
<b>Weltweit</b>		<b>~269.000</b>	<b>100</b>	<b>~50.000</b>

aber weniger als 40 % betragen, ist die relative Bedeutung der verbliebenen Regenwälder für den Schutz der globalen Diversität eher noch gewachsen.

Noch herausragender als für die Gesamtheit der Höheren Pflanzen ist die Bedeutung des Tropenwald-Bioms für die globale Artenvielfalt der Bäume; nach aktuellen Schätzungen kommen ungefähr 85 % aller Baumarten der Erde in diesem Lebensraum vor. Von den bisher beschriebenen ungefähr 50.000 baumartigen Holzgewächsen auf der Erde finden sich ca. 22.500 in neotropischen Wäldern, 14.000 in den asiatischen Tropenwäldern und 6.500 in den afrikanischen Tropenwäldern (FINE et al. 2008). Dem stehen etwa 1500 Baumarten in den temperaten Wäldern und gerade einmal 160 Baumarten in den borealen Wäldern gegenüber, obwohl alle drei großen Waldbiome der Erde ursprünglich eine vergleichbare Ausdehnung (Tropenwälder: 18.6 Mio km<sup>2</sup>, temperate Wälder 16.7 Mio km<sup>2</sup>, boreale Wälder 15.1 Mio km<sup>2</sup>) hatten. Stark vereinfacht ergibt sich für die mittlere Baumartendichte auf Biom-Ebene also ein Verhältnis von ungefähr 250 : 10 : 1 für die tropischen, temperaten und borealen Wälder. Entsprechend erreicht die Baumartendichte auf Bestandesebene im amazonischen Regenwald Höchstwerte von über 300 ha<sup>-1</sup> (z.B. BALSLEV et al. 1998), während in den temperaten sommergrünen Laubwäldern Europas maximal etwa 15 ha<sup>-1</sup> vorkommen (LEUSCHNER et al. 2009) und in borealen Wäldern 5 Baumarten ha<sup>-1</sup> selten überschritten werden.

Nicht nur in den Außertropen, sondern auch im Regenwaldbiom bestehen jedoch große Unterschiede im Baumartenreichtum zwischen den Kontinenten und auch zwischen verschiedenen Regionen (TURNER 2001). Im Durchschnitt am baumartenreichsten sind die neotropischen Wälder mit medianen Baumartendichten von ~180 ha<sup>-1</sup>, gefolgt von den asiatischen Tropenwäldern (etwa 150 ha<sup>-1</sup>), während die afrikanischen Regenwälder deutlich artenärmer sind (~90 ha<sup>-1</sup>; Abb. 2). Diese Unterschiede haben verschiedene Ursachen; Einflüsse der Biogeographie, des Paläo- und Rezent-Klimas und des Ausmaßes der Relief-Vielgestaltigkeit gehören zu den wichtigsten (ANTONELLI & SANMARTIN 2011, FINE et al. 2008).

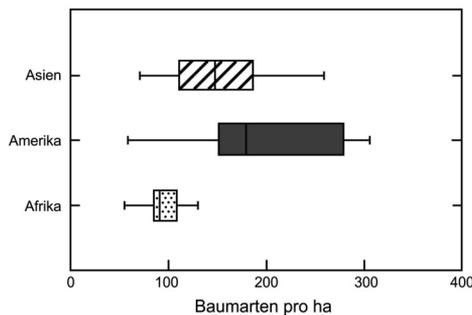


Abb. 2: Baumartenzahl in den tropischen Regenwäldern Asiens, Amerikas und Afrikas (Bäume >10 cm DBH; nach TURNER 2001, verändert). Box-Whisker-Plots mit Mittelwert, 25- und 75-Prozent-Quartilen und Minimum und Maximum.

### 3. Waldstruktur

Vergleicht man Angaben zur mittleren Kronenhöhe der herrschenden Baumschicht in tropischen Naturwäldern mit jener in lange ungenutzten temperaten Laubwäldern, ergibt sich ein Bild, das deutlich von dem in der Einleitung gezeichneten abweicht. Der oft herangezogene Vergleich tropischer Wälder mit temperaten Wäldern gründet auf unserer Kenntnis heimischer Wirtschaftswälder, die meist Altersklassenwälder darstellen und denen die Altersphase und die größten Baumindividuen fehlen. Waldstrukturaufnahmen in slowakischen Buchen-

Naturwäldern und buchenfreien Laubmischwäldern des polnisch-weißrussischen Bialowieza-Nationalparkes lassen erkennen, dass die Kronenschicht temperater Laubwälder im Naturzustand häufig 45 m erreicht und Überhälter >50 m hoch werden können (KORPEL 1995, FALINSKI 1986). Die wahrscheinlich höchste bekannte Buche Mitteleuropas steht im ostslowakischen Havešová-Reservat und erreicht 56 m (DRÖBLER 2006).

In einer vergleichenden Analyse konnten BANIN et al. (2012) zeigen, dass sich sowohl die Maximalhöhen auf Bestandesebene als auch die Höhen-Durchmesser-Beziehungen der Bäume in den drei Hauptregenwaldregionen signifikant von einander unterscheiden: Beim Vergleich der höchsten 5% der Bäume im Mittel verschiedener Bestände ergeben sich Werte von 54.9 m für Asien, 46.0 m für Afrika und 41.0 m für Amerika. Im Vergleich der Kontinente erreichen die asiatischen Bäume bei gleichen Durchmessern deutlich größere Höhen. Interessanterweise zeigen auch einzelne Familien in den verglichenen Regionen signifikante Unterschiede in ihren Maximalhöhen; so folgen die Fabaceen in ihren Maximalhöhen dem Trend der Bestände. Die Unterschiede in der vertikalen Bestandesstruktur sind demzufolge nicht direkt durch das Auftreten einzelner Familien, wie z.B. der Dipterocarpaceen in Südostasien, erklärbar.

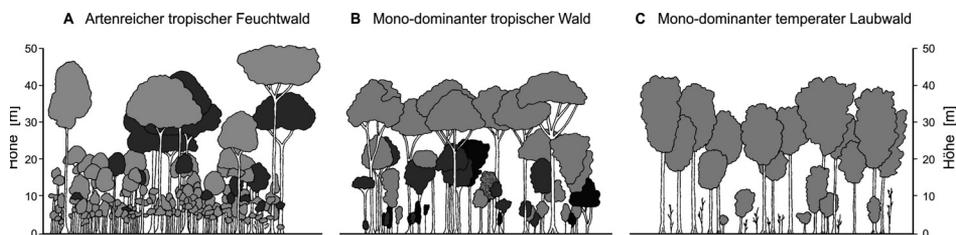


Abb. 3: Waldstruktur in einem artenreichen tropischen Regenwald (A, Dipterocarpaceen-Wald in Borneo), einem mono-dominanten tropischen Wald (B, *Mora excelsa*-Wald auf Trinidad) und einem mono-dominanten temperaten Laubwald (C, *Fagus sylvatica*-Urwald in der Slowakei). Nach P.S. ASHTON in TURNER (2001; A), nach BEARD (1946; B) und KORPEL (1995; C).

Tropische Tieflandwälder in Amazonien unterscheiden sich in der mittleren Baumhöhe nicht von Buchen-Naturwäldern; Baumhöhen über 50 m sind auch hier die Ausnahme (BANIN et al. 2012), was eine Folge von Starkwindereignissen sein kann. Auch afrikanische Feuchtwälder erreichen typischerweise mittlere Höhen der herrschenden Baumschicht von 40-45 m; sie ähneln in dieser Hinsicht ebenfalls Buchen-Naturwäldern. Mono-dominante Tropenwälder wie die *Mora excelsa*-Wälder auf Trinidad oder die *Gilbertiodendron*-Wälder Zentralafrikas erinnern in ihrer Schichtung und Höhe durchaus an artenarme Buchen-Naturwälder mit natürlicher Bestandsdynamik (Abb. 3). In ihrer Struktur deutlich abweichend sind dagegen viele Dipterocarpaceen-reiche Wälder Malaysias und Indonesiens mit mittleren Höhen von 30-50 m und Überhältern bis 70 m und mehr (CORLETT & PRIMACK 2011). Die höchsten Bäume tropischer Wälder erreichen >80 m (z.B. *Koompassia excelsa* in Borneo, RICHARDS 1996). Bezeichnenderweise finden sich die höchsten Bäume der Erde jedoch am Rande der temperaten Zonen in Australien und im Westen Nordamerikas und nicht etwa in Tropenwäldern (LARJAVAARA 2013).

Für eine vergleichende Betrachtung der Waldstruktur der Waldbiome sind jedoch Unterschiede in der Schichtung der mittleren und unteren Krone wichtiger als die mittlere Höhe der herrschenden Kronenschicht. Tropische Feuchtwälder beherbergen oft zahlreiche schattentolerante, recht kleinwüchsige Baumarten, die im Halb- und Vollschaten wachsen und den Stammraum strukturell gliedern. Entsprechende funktionale Baumtypen fehlen zumindest den mitteleuropäischen Laubwäldern weitestgehend (eine Ausnahme ist z.B. *Taxus baccata*).

Aber auch zwischen den Tropenregionen finden sich große Unterschiede in der funktionellen Zusammensetzung der unteren Baumschichten. In den Neotropen kommen sehr viele schattentolerante, kleinwüchsige Arten vor, während die Unterschicht asiatischer Wälder eher durch Jungbäume von Arten des Kronendaches dominiert wird (LAFRANKIE et al. 2006).

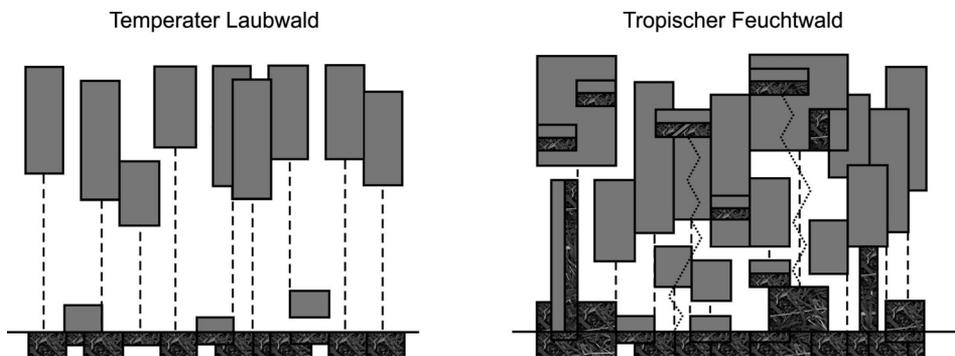


Abb. 4: Schema des Schichtenaufbaus in einem temperaten Laubwald (links, z.B. in einem Buchenurwald) und einem tropischen Feuchtwald (rechts). Nach LONGMAN & JENIK (1987).

Generell ist die Vielfalt an pflanzlichen Lebensformen im tropischen Tieflandregenwald weit größer als im temperaten Laubwald. Palmen, Baumfarne, hemiepiphytische Baumwürger, Gefäßpflanzen-Epiphyten sowie die Vielfalt der Lianen führen zu einem räumlich heterogeneren Kronenaufbau als er für die Wälder der Außertropen kennzeichnend ist (Abb. 4).

Tab. 2: Blattflächenindex in tropischen Regenwäldern und temperaten sommergrünen Laubwäldern (nach verschiedenen Quellen).

	Blattflächenindex	Quelle
<b>Tropische Regenwälder</b>		
Tropical evergreen forest mean	4.8-4.9	Asner et al. 2003
Brasilien (Ducke)	5.7	Stark et al. 2012
Brasilien (Tapajós)	5.7	Stark et al. 2012
Costa Rica (La Selva)	6.0	Clark et al. 2008
Ecuador (Loja, 1050 m)	6.0	Leuschner et al. 2013
Ecuador (Provinz Napo, 500 m)	5.6-7.8	Unger et al. 2013
Ecuador (Provinz Napo, 1000 m)	4.3-8.0	Unger et al. 2013
Malaysia (Sabah; Kinabalu, 700 m)	5.6	Kitayama & Aiba 2002
Malaysia (Sarawak, Lambir Hills)	5.2-5.6	Kho et al. 2013
Malaysia (Pasoh)	8.0	Kato et al. 1978
Indonesien (Kalimantan, Sebulu, 70 m)	7.3	Yamakura et al. 1986
Venezuela (terra firme)	7.5, 5.2	Jordan & Uhl 1978, Saldarriaga 1985
<b>Temperate humide sommergrüne Wälder</b>		
Buchenwälder (Thüringen: 14 Bestände)	7.0	Meier & Leuschner 2008
Buchenwälder (Niedersachsen, 36 Bestände)	7.7	Hertel & Leuschner (unpubl.)
Buchenwälder (Mitteldeutschland, 20 Bestände)	7.4	Leuschner et al. 2006
Buchenwälder (Mitteleuropa, 4 Bestände)	5.3	Granier et al. 2003
Lindenwälder (Deutschland) (2 Bestände)	7.1	Hagemeier 2002
Hainbuchenwälder (Deutschland) (2 Bestände)	8.3	Hagemeier 2002
Northern hardwood, oak-maple (31)	4.1	Reich 2012

Tab. 3: Strahlungstransmission zum Waldboden in Prozent der Freilandstrahlung in tropischen Feuchtwäldern und temperaten sommergrünen Laubwäldern (maximale Belaubung) (nach verschiedenen Quellen).

	<b>Transmission zum Waldboden (%)</b>	<b>Quelle</b>
<b>Tropische Regenwälder</b>		
Brasilien (Rio Negro)	1.1	Williams et al. 1972
Costa Rica (La Selva)	0-0.9, 1.5-2.2	Canham et al. 1990, Rich et al. 1993
Ecuador (Provinz Napo, 500 m)	0.9-3.9	Unger et al. 2013
Ecuador (Provinz Napo, 1000 m)	0.5-6.0	Unger et al. 2013
Malaysia (Pasoh)	0.4	Yoda 1974
Malaysia (Sabah, Danum)	1.58	Whitmore et al. 1993
Elfenbeinküste	0.7	Alexandre 1982
Kongo (mono-dominanter Gilbertiodendron-Wald)	1.2	Ghazoul & Sheil 2010
<b>Temperate humide sommergrüne Laubwälder</b>		
Nordamerikanische Acer saccharum- u. Acer saccharum/Fagus grandifolia-Wälder	1.3, 1.3, 1.9, 2.3, 2.8, 3.8	Messier & Bellefleur 1988, Beaudet et al. 2004, Canham et al. 1990
Tilia cordata-Wälder (Deutschland)	1.5	Hagemeier 2002
Carpinus betulus-Bestände (Deutschland)	1.5	Hagemeier 2002
Fagus sylvatica-Wälder (Deutschland)	1.4	Hagemeier 2002
Fagus sylvatica-Wälder (Deutschland : Silikatgestein)	2.7, 2.4, 4.4	Ellenberg et al. 1986
Fagus sylvatica-Wald (Deutschland: auf Kalk)	1.3, 2.3	Ehrhardt 1988
Fagus sylvatica-Wälder (Deutschland: arme Sande)	2 – 5	Heinken, unveröff.
USA (northern hardwoods)	0.3-1.8	Canham et al. 1990

Unerwartet ist, dass sich Tropenwälder und temperate sommergrüne Laubwälder offenbar nur unwesentlich in ihrem Blattflächenindex und folglich auch in der Strahlungstransmission zum Waldboden unterscheiden. Messungen mit optischen und biomassebasierten Methoden deuten an, dass beide Waldformationen typische Blattflächenindices im Bereich von 4 bis 8 aufweisen (Tabelle 2); tropische Regenwälder besitzen also offenbar im Mittel keine größere Blattfläche. Dieser Befund deckt sich mit Strahlungstransmissions-Messungen (Tabelle 3), nach denen in mehr oder weniger geschlossenen Waldbeständen sowohl in den Tropen als auch in der temperaten Zone regelmäßig minimale Lichtgenüsse <2 % (im Extrem bis zu 0.5 %) am Waldboden erreicht werden. Eine statistische Analyse von MESSIER et al. (2009) ergab für Tropenwälder Mittelwerte von ~1.5 % am Waldboden und von ~4 % unter der Kronenschicht der Bäume, denen Mittel von ~2 % und ~5 % in temperaten sommergrünen Laubwäldern gegenüber stehen (Abb. 5); beide Formationen unterscheiden sich nicht signifikant.

#### 4. Kohlenstoffspeicherung

Der ökosystemare Kohlenstoffvorrat enthält im Wesentlichen vier Komponenten, die oberirdische Biomasse, die unterirdische Biomasse (vor allem die Wurzeln), das stehende und lie-

gende Totholz und den Bodenkohlenstoff (SOC, soil organic carbon). Die Tabellen 4 bis 6 vergleichen die Vorräte an Bio- und Nekromasse und die entsprechenden Kohlenstoffvorräte

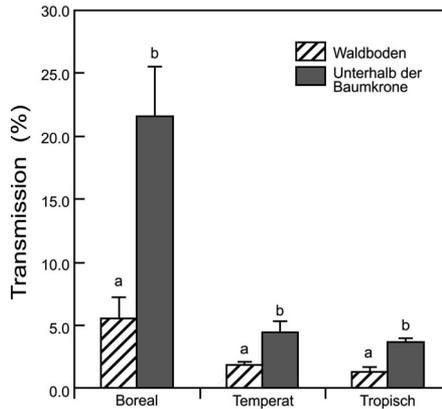


Abb. 5: Strahlungstransmission in borealen, temperaten und tropischen Wäldern durch die Baumkrone und bis zum Waldboden in Prozent der Einstrahlung (nach MESSIER et al. 2009, verändert).

in diesen Kompartimenten für tropische Regenwälder und temperate sommergrüne Laubwälder humider Regionen nach vorliegenden Literaturangaben. Soweit vorhanden wurden Mittelwerte umfangreicherer Datensätze zusammengestellt, in manchen Fällen aber auch die Ergebnisse von Einzelstudien. Angegeben werden entweder Biomasse-(Trockenmasse)-Vorräte oder C-Vorräte; auf eine Umrechnung über mittlere C-Dichten wurde verzichtet, wenn Angaben fehlten.

Temperate Laubwälder besitzen in der Reifephase der Waldentwicklung (bzw. im Hiebalter von Nutzwäldern) oberirdische Biomassevorräte im Bereich von etwa 260 – 310 t TM ha<sup>-1</sup>, (= Mg ha<sup>-1</sup>); für genutzte mitteleuropäische Buchenwälder wurden geringfügig höhere Vorräte als für naturnahe nordamerikanische Laubmischwälder gefunden (Tabelle 4). In derselben Größenordnung liegen die Biomassevorräte amazonischer Naturwälder (289 Mg ha<sup>-1</sup>; Mittel von 227 Plots, MALHI et al. 2006; 253 Mg ha<sup>-1</sup> für 17 Plots, BANIN et al. 2014). Deutlich größer sind dagegen die Vorräte afrikanischer und südostasiatischer Feuchtwälder mit typischen Werten von 400 bis >450 Mg ha<sup>-1</sup> (LEWIS et al. 2013, PAOLI et al. 2008). SLIK et al. (2010) geben einen Mittelwert von 457 Mg ha<sup>-1</sup> für die Dipterocarpaceen-reichen Wälder Borneos an (83 Plots), FELDPAUSCH et al. (2012) ein Mittel von 424 Mg ha<sup>-1</sup> für südostasiatische Wälder. Das sind etwa 30-40 % höhere Werte als für Amazonien oder die temperaten Wälder (Tabelle 4).

Globale Übersichten der Gesamtwurzelmasse und Feinwurzelmasse (Durchmesser <2 mm) zeigen, dass tropische Feuchtwälder ähnlich hohe oder nur unwesentlich höhere Wurzelbiomassen besitzen als temperate Laubwälder (Tabelle 5). JACKSON et al. (1996) geben für die Gesamtwurzelmasse Mittelwerte von 4900 und 4200 g m<sup>-2</sup> an, FINÉR et al. (2011a) für die Feinwurzelbiomasse von 456 und 480 g m<sup>-2</sup>. Auch die Tiefenverteilung der Feinwurzeln und das Wurzel-Sproß-Verhältnis sind nicht systematisch verschieden zwischen tropischen und temperaten Bäumen und Wäldern.

Weil Totholz meist als Holzvolumen gemessen und selten als C-Vorrat ausgedrückt wird, lässt sich die C-Speicherung dieses Kompartimentes weniger präzise quantifizieren. Angaben aus amazonischen Wäldern reichen von 6 bis 50 Mg C ha<sup>-1</sup> (Tabelle 6). Für ungenutzte temperate Laubwälder werden ähnliche Totholz-C-Vorräte angegeben. Seit Jahrhunderten unge-

Tab. 4: Oberirdische Biomasse (in Mg Trockenmasse ha<sup>-1</sup>) von tropischen Regenwäldern und temperaten sommergrünen Wäldern (nach verschiedenen Quellen; Mittelwerte, z.T. ist die Standardabweichung angegeben).

	<b>Oberirdische Biomasse</b> (Mg TM ha <sup>-1</sup> )	<b>Quelle</b>
<b>Tropische Regenwälder</b>		
Amazonien (227 Plots)	289	Malhi et al. 2006
Brasilianischer Schild	195	Feldpausch et al. 2012
Ost-Zentral-Amazonien	344	Feldpausch et al. 2012
Guiana-Schild	434	Feldpausch et al. 2012
West-Amazonien	251	Feldpausch et al. 2012
Nordwest-Amazonien (17 Plots)	253	Banin et al. 2014
Afrika (tropische Wälder) (260 Plots)	396	Lewis et al. 2013
Zentralafrika	429	Lewis et al. 2013
Zentralafrika	379	Feldpausch et al. 2012
Ostafrika	362	Feldpausch et al. 2012
Westafrika	330	Feldpausch et al. 2012
Borneo (83 Plots)	457	Slik et al. 2010
Nord-Borneo (11 Plots)	525	Banin et al. 2014
Südost-Asien	424	Feldpausch et al. 2012
<b>Temperate humide sommergrüne Wälder</b>		
Buchen-Wirtschaftswälder in Deutschland	ca. 290	Burschel et al. 1993
22 Buchen-Wirtschaftswälder (Mitteleuropa, >80 J.)	310 ± 59	Nach Rademacher et al.
21 Naturwälder in N-Amerika (80 - >400 Jahre)	276 ± 68	Lichstein et al. 2009
6 Naturwälder im Osten der USA	258 ± 38	Brown et al. 1997

nutzte mitteleuropäische Laubwälder erreichen Totholzvorräte bis zu 300 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> (BOBIEC 2002, WINTER 2005), seit Jahrzehnten aus der Nutzung genommene Buchennaturwälder im Mittel immerhin schon 130 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> (CHRISTENSEN et al. 2005). Letzterer Wert entspricht ungefähr 40-50 Mg C ha<sup>-1</sup>. Wahrscheinlich erreichen tropische Tieflandwälder aufgrund der höheren Produktion, aber gleichzeitig auch höheren Zersetzungsrate ungefähr gleichgroße

Tab. 5: Biomasse, vertikale Verteilung, Produktion und Umsatz der unterirdischen Biomasse (Feinwurzeln: <2 mm bzw. Gesamtwurzeln) von tropischen Regenwäldern und temperaten sommergrünen Laubwäldern (nach verschiedenen Quellen). Ebenfalls angegeben ist das Wurzel-Sproß-Verhältnis der gesamten ober- und unterirdischen Biomasse. Der  $\beta$ -Koeffizient bezieht sich auf die Tiefenfunktion von GALE & GRIGAL (1987).

	<b>Tropischer Regenwald</b>	<b>Temperater humider sommergrüner Wald</b>	<b>Quelle</b>
Gesamtwurzelbiomasse (g TM m <sup>-2</sup> )	4200	4900	Jackson et al. 1996
Feinwurzelbiomasse (g TM m <sup>-2</sup> )	480 ± 261	456 ± 285	Finér et al. 2011a
Prozent Wurzelbiomasse in 0-30 cm	65	69	Jackson et al. 1996
Feinwurzelproduktion (g TM m <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> )	428 ± 375	596 ± 478	Finér et al. 2011b
Feinwurzelumsatz (a <sup>-1</sup> )	1.21 ± 1.04	1.44 ± 0.76	Finér et al. 2011b
Wurzel-Sproß-Verhältnis	0.241	0.235	Mokany et al. 2006
Wurzel-Sproß-Verhältnis	0.23	0.19	Jackson et al. 1996
Vertikale Abnahme Feinwurzelbiomasse ( $\beta$ -Koeffizient)	0.966	0.962	Jackson et al. 1996

Tab. 6: Vorräte an Totholz (in Mg C ha<sup>-1</sup>, Mg Trockenmasse ha<sup>-1</sup> oder m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>) in tropischen Regenwäldern und temperaten Laubwäldern (nach verschiedenen Quellen). Für die Umrechnung von Totholzvolumen in C-Vorräte in den Buchenwaldreservaten wurden C-Volumendichten aus der Literatur verwendet.

<b>Tropische Regenwälder</b>		<b>Quelle</b>
	VORRAT (Mg C ha <sup>-1</sup> )	
Brasilien (Tapajos NP)	48.0	Rice et al. 2004
Costa Rica (La Selva)	25.4	Clark et al. 2002
	VORRAT (Mg TM ha <sup>-1</sup> )	
Süd-Peru	17.7-24.4	Baker et al. 2007
Kolumbien/Venezuela (oberer Rio Negro)	14.6-53.0	Saldarriaga et al. 1988
Peru (Jenaro Herrera, unfloded, clay-rich)	20.3	Chao et al. 2008
Brasilianisches Amazonien, geschlossene Wälder	33.4	Nogueira et al. 2008
Brasilianisches Amazonien, offene Wälder	24.3	Nogueira et al. 2008
Costa Rica (La Selva)	44.5-65.9	Clark et al. 2002
Brasilien (ungestört, Tapajós und Cauaxi)	55.2	Keller et al. 2004
Sumatra (Pinang Pinang)	47.8 (39.0 >10cm)	Yoneda et al. 1990
Malaysia (Sabah, Danum)	77.1	Saner et al. 2012
Malaysia (Pasoh) (Stämme >10 cm)	47.1	Kira 1978
Tropische Feuchtwälder weltweit	2.4-178.8	Palace et al. 2012
<b>Temperate humide sommergrüne Laubwälder</b>		
	VORRAT (Mg C ha <sup>-1</sup> )	
Buchenwald-Reservate (Mitteleuropa)	ca. 40-50	Christensen et al. 2005
USA (Indiana, oak-hickory forest, 80-100 Jahre)	29.7	Idol et al. 2001
USA (Northern hardwood, Hubbard Brook)	11.3	Fahey et al. 2005
	VORRAT (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )	
Temperate „Ur“wälder Mitteleuropas	150-300	Bobiec 2002, Winter
Buchenwald-Reservate (Mitteleuropa)	130	Christensen et al. 2005
USA (Indiana, oak-hickory forest, 80-100 Jahre)	65.7	Idol et al. 2001
USA (Tennessee, hardwood forest, Primärwald)	134.3	Webster & Jenkins
Temperate old growth forests, Europa	157	Burrascano et al. 2013
Temperate old growth forests, Nordamerika	151	Burrascano et al. 2013

Totholzvorräte wie temperate sommergrüne Laubwälder. Wichtiger Einflussfaktor des Totholzabbaus ist die Häufigkeit von Baumarten mit hoher Holzdichte; diese werden langsamer abgebaut.

Großräumige Übersichten des Bodenkohlenstoffvorrats (SOC) unter tropischen und temperaten Wäldern lassen ebenfalls keinen systematischen Unterschied zwischen den Biomen erkennen, wohl aber eine erhebliche regionale Variabilität, die vor allem vom Tongehalt und der Bodenfeuchte bestimmt wird (Tabelle 7). SOC-Vorräte bis in 1 m Tiefe unter Tropenwäldern liegen typischerweise im Bereich von 80 – 120 Mg C ha<sup>-1</sup>; in mitteleuropäischen und nordamerikanischen Waldböden liegen die meisten Mittelwerte ebenfalls in diesem Bereich. Deutlich höhere Werte stammen aus Bergwäldern und Wäldern auf staunassen Böden. Nach Untersuchungen von LEUSCHNER et al. (2014) in historisch alten und rezent begründeten Buchenwäldern hat die Waldzerstörung in historischer Zeit die SOC-Vorräte unter Buchenwäldern um bis zu 20 Prozent reduziert. Die Waldkontinuität spielt danach vor allem in den temperaten Laubwäldern mit langer Nutzungsgeschichte eine wichtige Rolle für die Boden-C-Vorräte.

Tab. 7: Vorräte an Bodenkohlenstoff (SOC) in 0-100 cm Tiefe von tropischen Regenwäldern und temperaten sommergrünen Laubwäldern (nach verschiedenen Quellen; in einigen Quellen fehlen genaue Tiefenangaben).

	Vorrat (Mg C ha <sup>-1</sup> )	Quelle
<b>Tropische Regenwälder</b>		
Amazonien	98	Batjes & Dikshoorn 1999
Amazonien	103	De Moraes et al. 1995
Süd-Amerika	120	Dixon et al. 1994
Costa Rica (La Selva)	185-224	Clark et al. 2002
Ecuador (Loja, 1000m)	226	Leuschner et al. 2013
Zentral-Afrika (überwiegend unter Wald)	82-84	Batjes 2008
Afrika	120	Dixon et al. 1994
SO-Asien	102-124	Chen et al. 2005
SO-Asien	55	Yonekura et al. 2010
Tropisches Asien	139	Dixon et al. 1994
Malaysia (Pasoh)	84-104	Yoda & Kira 1982
<b>Temperate humide sommergrüne Laubwälder</b>		
Buchenwälder (Deutschland) <sup>1</sup>	99	Wolff & Riek 1997
7 historisch-alte Buchenwälder (Deutschland)	122	Leuschner et al. 2014
Temperate Wälder (globaler Mittelwert)	82	Pregitzer & Euskirchen 2004
Europäische Wälder	90	Dixon et al. 1994
Wälder in den kontinentalen USA	108	Dixon et al. 1994
USA (Northern hardwood, Hubbard Brook)	128	Fahey et al. 2005
Kanada (Sugar maple, Ontario)	231-249	Morrison 1990

<sup>1</sup> 0-90 cm

Fasst man diese Ergebnisse zum ökosystemaren Kohlenstoffvorrat zusammen, lässt sich folgern, dass tropische Regenwälder in Amazonien grundsätzlich nicht mehr Kohlenstoff speichern als temperate Laubwälder im Naturzustand. Die biomassereichen südostasiatischen und afrikanischen Regenwälder dürften dagegen im Mittel höhere ökosystemare C-Vorräte als temperate Laubwälder besitzen.

## 5. Produktivität

Die meisten Zahlen zur Netto-Primärproduktion (NPP) von Wäldern beruhen auf Messungen des oberirdischen Zuwachses und Streufalles; sie vernachlässigen jedoch Fraßverluste und die unterirdische Produktion, die meist geschätzt wird. Tabelle 8 enthält eine Übersicht von NPP-Zahlen tropischer und temperater Wälder, in denen die Wurzelproduktion meist durch Schätzung mit berücksichtigt wurde. Die Mehrheit der Werte beruht auf Messungen in einer größeren Zahl von Beständen. Danach liegen die meisten NPP-Werte von tropischen Regenwäldern im Bereich von 800 – 1600 g C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> (also ungefähr 16-32 t TM ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>), jene von temperaten sommergrünen Laubwäldern zwischen 500 und 800 g C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> (ca. 10-16 t TM ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>). Demzufolge besitzen tropische Wälder eine um etwa 40-50 % höhere Gesamt-NPP. Noch geringer ist der Unterschied zwischen tropischen und temperaten Wäldern in der umfangreichen Datenbank von LUYSSAERT et al. (2009), nach der Tropenwälder im Mittel nur um 17 % produktiver sind (864 vs. 738 g C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>). Für mitteleuropäische Laubwälder geben LUYSSAERT et al. (2009) nach einer Datenbankanalyse Mittelwerte von 447 und 544 g C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> für 2 Datensätze an; ELLENBERG & LEUSCHNER (2010) nennen einen etwas

Tab. 8: Netto- und Brutto-Primärproduktion (in  $\text{g C m}^{-2} \text{a}^{-1}$ ) von tropischen Feuchtwäldern und temperaten sommergrünen Laubwäldern (nach verschiedenen Quellen). Die Angaben enthalten die oberirdische und Schätzungen der unterirdischen Produktion. Die Trockenmassenproduktion entspricht ungefähr dem doppelten Wert.

	<b>Produktivität</b> ( $\text{g C m}^{-2} \text{a}^{-1}$ )	<b>Quelle</b>
<b>NETTO-PRIMÄRPRODUKTION</b>		
<b>Tropische Regenwälder</b>		
Datenbank Tropenwälder	864 ± 96	Luyssaert et al. 2007
Datenbank Tropenwälder	765 ± 490	Cramer et al. 2001
Amerikanische und asiatische Tropenwälder	1060	Malhi 2012
10 amazonische Wälder	1280	Aragao et al. 2009
11 pantropische Studien	1120 ± 420	Grace et al. 2001
Spanne für tropische Feuchtwälder	170-1180	Clark et al. 2001
Malaysia (Sarawak, Lambir Hills)	1300-1590	Kho et al. 2013
Malaysia (Pasoh)	1370	Kira 1978
Brasilien	1000-1440	Malhi et al. 2009
<b>Temperate humide sommergrüne Wälder</b>		
Datenbank europäische Wälder	447 ± 112	Luyssaert et al. 2010
Ökologische Intensiv-Messplots in Europa	544 ± 90	Luyssaert et al. 2010
Mitteuropäische Buchenwälder	600	Ellenberg & Leuschner 2010
Nordamerikanische Laubwälder	816	Nach Vogt 1991
<b>BRUTTO-PRIMÄRPRODUKTION</b>		
<b>Tropische Feuchtwälder</b>		
Datenbank Tropenwälder	3551 ± 160	Luyssaert et al. 2007
<b>Temperate humide sommergrüne Wälder</b>		
Datenbank temperate Wälder	1199 ± 77	Luyssaert et al. 2007
Eddy-Kovarianz-Daten	1107 ± 350	Luyssaert et al. 2007

höheren Mittelwert von  $\sim 600 \text{ g C m}^{-2} \text{a}^{-1}$  für die Gesamt-NPP mitteleuropäischer Buchenwälder. Die höchsten Werte tropischer Wälder stammen aus Südostasien ( $1590 \text{ g C m}^{-2} \text{a}^{-1}$ , KHO et al. 2013) (Tabelle 8). Das höchste Flächenmittel für amazonische Wälder ermittelten ARAGAO et al. (2009) ( $1280 \text{ g C m}^{-2} \text{a}^{-1}$  in 10 Wäldern). Nach BANIN et al. (2014) haben Dipterocarpaceen-Wälder in Borneo eine um rund 49 % höhere oberirdische Holzproduktion als Tieflandwälder in Nordwest-Amazonien. Die Regenwald-Großregionen unterscheiden sich also in der Produktivität mindestens ebenso deutlich wie im Falle der Biomassen.

Berücksichtigt man nun, dass die Vegetationsperiode in den feuchten Tropen im Allgemeinen 12 Monate, in der temperaten Zone dagegen im Mittel nur 6-7 Monate beträgt, ergibt sich bei Bezug auf die aktive Zeit der Bäume kein systematischer Unterschied in der NPP tropischer und temperater Wälder. Die höhere NPP der Tropenwälder lässt sich vollständig mit der längeren Wachstumsperiode erklären, ist also offenbar keine Folge der im Mittel rund  $15^\circ\text{C}$  höheren Temperaturen. Diese Schlussfolgerung wird durch eine unabhängige Analyse von HUSTON & WOLVERTON (2009) gestützt.

Die Brutto-Primärproduktion (BPP), also die Jahres-Photosyntheseleistung ohne Abzug der Pflanzenatmung, wird dagegen in allen Vergleichen als im Tropenwald deutlich höher angegeben. Beispielsweise fanden LUYSSAERT et al. (2007) durch Auswertung einer Datenbank einen fast dreimal höheren BPP-Mittelwert für tropische Feuchtwälder ( $3551 \text{ g C m}^{-2} \text{a}^{-1}$ )

als für temperate sommergrüne Laubwälder ( $1375 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , Tabelle 8). Die deutlich höhere Photosyntheseleistung der Tropenbäume wird also vollständig durch die temperaturbedingt höhere Pflanzenatmung aufgezehrt.

## 6. Schlussfolgerungen

Allgemeingültige Aussagen im Rahmen eines strukturellen und funktionalen Vergleiches von Tropen- und temperaten Wäldern werden durch die große räumliche Variabilität innerhalb der beiden Waldbiome erschwert. Dennoch lassen sich auf der Basis der zusammengestellten umfangreichen Datensätze einige Schlussfolgerungen ziehen, die herrschenden Vorstellungen teilweise widersprechen. Trotz größerer Strukturvielfalt im Kronenraum und einer weit größeren Baumartenzahl sind tropische Regenwälder im Mittel nicht effizienter in der Strahlungsnutzung und nicht produktiver als temperate Wälder, wenn man den Einfluss der längeren Vegetationsperiode berücksichtigt. Die Jahresmitteltemperatur hat danach aus einer globalen Perspektive nur einen geringen Einfluss auf die Höhe der NPP in temperaten und tropischen Wäldern. Weiterhin lässt sich schlussfolgern, dass die Baumartenvielfalt die Produktivität temperater und tropischer Wälder offenbar nur in marginaler Weise beeinflusst, anders als es in experimentellen und theoretischen Studien hypothetisiert wurde.

Wesentliche produktionsbestimmende Faktoren sind die Länge der Vegetationsperiode, die Verfügbarkeit von Wasser und Nährstoffen, der Strahlungsgenuss und die atmosphärische  $\text{CO}_2$ -Konzentration sowie funktionale Eigenschaften der Bäume wie z.B. der Mykorrhizatyyp. Hinsichtlich der ökosystemaren Kohlenstoffspeicherung lässt unser Vergleich erkennen, dass die Konvertierung amazonischer Wälder im Mittel eine ähnlich große, aber keine größere C-Freisetzung pro Fläche verursachen dürfte als es die Rodungen der temperaten Wälder in den vergangenen Jahrhunderten getan haben. Deutlich größer dürften die C-Verluste jedoch in den paläotropischen Wäldern, und hier insbesondere in den Dipterocarpaceen-reichen Wäldern Südostasiens, sein, weil deren Biomasse im Mittel größer ist.

## Literatur

- ALEXANDRE, D. Y. (1982): Etude de l'éclaircissement du sous-bois d'une forêt dense humide sempervirente (Tai, Côte d'Ivoire). – *Acta Oecologica Oecologia Generalis* **3**: 407-447.
- ANTONELLI, A. & I. SANMARTIN (2011): Why are there so many plant species in the Neotropics? – *Taxon* **60**: 403-414.
- ARAGAO, L.E.O.C., MALHI, Y., METCALFE, D.B. et al. (2009): Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. – *Biogeosciences* **6**: 2759-2778.
- ASNER, G. P., SCURLOCK, J. M. & A.J. HICKE (2003): Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. – *Global Ecology and Biogeography* **12**: 191-205.
- ASNER, G.P., RUDEL, T.K., AIDE, T.M., DEFRIES, R. & R. EMERSON (2009): A contemporary assessment of global humid tropical forest change. – *Conservation Biology* **23**: 1386-1395.
- BAKER, T. R., CORONADO, E. N. H., PHILLIPS, O. L., MARTIN, J., VAN DER HEIJDEN, G. M., GARCIA, M., & J.S. ESPEJO (2007): Low stocks of coarse woody debris in a southwest Amazonian forest. – *Oecologia* **152**: 495-504.
- BALSLEV, H., VALENCIA, R., PAZ Y MINO, G., CHRISTENSEN, H. & I. NIELSEN (1998): Species count of vascular plants in one hectare of humid lowland forest in Amazonian Ecuador. in: DALLMEIER, F. & COMISKEY, J.A. (eds.): *Forest biodiversity in North, Central and South America, and the Caribbean. Man and The Biosphere Series, vol.21*. UNESCO, Paris. S. 585-594.
- BANIN, L., FELDPAUSCH, T.R., PHILLIPS, O.L. et al. (2012): What controls tropical forest architecture? Testing environmental, structural and floristic drivers. – *Global Ecology Biogeography* **21**: 1179-1190.

- BANIN, L., LEWIS, S. L., LOPEZ-GONZALEZ et al. (2014): Tropical forest wood production: a cross-continental comparison. – *Journal of Ecology* DOI: 10.1111/1365-2745.12263.
- BATJES, N.H. (2008): Mapping soil carbon stocks of Central Africa using SOTER. – *Geoderma* **146**: 58-65.
- BATJES, N.H. & J.A. DIJKSHOORN (1999): Carbon and nitrogen stocks in the soils of the Amazon Region. – *Geoderma* **89**: 273-286.
- BEARD, J.S. (1946): The Mora forests of Trinidad, British West Indies. – *J. Ecol.* **33**: 173-192.
- BEAUDET, M., MESSIER, C. & A. LEDUC (2004): Understorey light profiles in temperate deciduous forests: recovery process following selection cutting. – *J. Ecol.* **92**: 328-338.
- BOBIEC, A. (2002): Living stands and dead wood in the Białowieża forest: suggestions for restoration management. – *For. Ecol. Management* **165**: 125-140.
- BROWN, S., SCHROEDER, P. & R. BIRDSEY (1997): Aboveground biomass distribution of US eastern hardwood forests and the use of large trees as an indicator of forest development. – *For. Ecol. Manage.* **96**: 37-47.
- BURRASCANO, S., KEETON, W. S., SABATINI, F. M. & C. BLASI (2013): Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review. – *Forest Ecology and Management* **291**: 458-479.
- BURSCHHEL, P., KÜRSTEN, E. & B.C. LARSON (1993): Die Rolle von Wald- und Forstwirtschaft im Kohlenstoffhaushalt – Eine Betrachtung für die Bundesrepublik Deutschland. *Forstl. Forschungsber.* (München) 126. 135 S.
- CANHAM, C. D., DENSLOW, J. S., PLATT, W. J., RUNKLE, J. R., SPIES, T. A. & P.S. WHITE (1990): Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. – *Can. J. For. Res.* **20**: 620-631.
- CHAO, K.-J., PHILLIPS, O.L. & T.R. BAKER (2008): Wood density and stocks of coarse woody debris in a northwestern Amazonian landscape. – *Can. J. For. Res.* **38**: 795-805.
- CHAPMAN, A.D. (2009): Numbers of Living Species in Australia and the World. 2nd edition. Australian Biodiversity Information Services. 80 S.
- CHEN, G.-S., YANG, Y.-S., XIE, J.-S., GUO, J.-F., GAO, R. & W. QIAN (2005): Conversion of a natural broad-leaved evergreen forest into pure plantation forests in a subtropical area: Effects on carbon storage. – *Ann. For. Sci.* **62**: 659-668.
- CHRISTENSEN, M., HAHN, K., MOUNTFORD, E.P. et al. (2005): Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. – *For. Ecol. Manage.* **210**: 267-282.
- CLARK, D.A. BROWN, S., KICKLIGHTER, D.W. et al. (2001): Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. – *Ecol. Appl.* **11**: 371-384.
- CLARK, D.B., CLARK, D.A., BROWN, S., OBERBAUER, S.F. & E. VELDKAMP (2002): Stocks and flows of coarse woody debris across a tropical rain forest nutrient and topography gradient. – *For. Ecol. Manage.* **164**: 237-248.
- CLARK, D.B., OLIVAS, P.C., OBERBAUER, S.F., CLARK, D.A. & M.G. RYAN (2008): First direct landscape-scale measurement of tropical rain forest Leaf Area Index, a key driver of global primary productivity. – *Ecology Letters* **11**: 163-172.
- CORLETT, R.T. & R.B. PRIMACK (2011): Tropical Rain Forests. 2<sup>nd</sup> ed. Wiley-Blackwell, Chichester.
- CRAMER, W., OLSON, R.J., PRINCE, S.D. et al. (2001): Determining present patterns of global productivity. In: ROY, J., SAUGIER, B. & MOONEY, H.A. (eds) *Terrestrial Global Productivity*. Academic Press, San Diego. S. 429-448.
- DE MORAES, J.L., CERRI, C.C., MELILLO, J.M., KICKLIGHTER D., NEILL, C., SKOLE, D.L. & P.A. STEUDLER (1995): Soil carbon stocks of the Brazilian Amazon basin. – *Soil Sci. Soc. Am. J.* **59**: 244-247.
- DIXON, R. K., SOLOMON, A. M., BROWN, S., HOUGHTON, R. A., TREXIER, M. C., & J. WISNIEWSKI (1994): Carbon pools and flux of global forest ecosystems. – *Science* **263**: 185-190.
- DRÖBLER, L. (2006): Struktur und Dynamik von zwei Buchenwäldern in der Slowakei. – *Diss. Univ. Göttingen*. 101 S.
- EHRHARDT, O. (1988): Der Strahlungshaushalt eines Buchenwaldes und dessen Abwandlung während der verschiedenen phänologischen Entwicklungsphasen. – *Ber. Forschungszentr. Waldökosysteme (Göttingen)* **A 45**. 170 S.
- ELLENBERG, H. & C. LEUSCHNER (2010): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 6. Aufl. Ulmer Stuttgart. 1334 S.

- ELLENBERG, H., MAYER, R. & J. SCHAUERMANN (1986): Ökosystemforschung – Ergebnisse des Solingprojekts 1966-1986. Ulmer, Stuttgart. 507 S.
- FAHEY, T.J., SICCAMO, T.G., DRISCOLL, C.T., LIKENS, G.E., CAMPBELL, J., JOHNSON, C.E., BATTLES, J.J., ABER, J.D., COLE, J.J., FISK, M.C., GROFFMAN, P.M., HAMBURG, S.P., HOLMES, R.T., SCHWARZ, P.A. & R.D. YANAI (2005): The biogeochemistry of carbon at Hubbard Brook. – *Biogeochemistry* **75**: 109–176.
- FALINSKI, J.B. (1986): Vegetation Dynamics in Temperate Lowland Primeval Forests. *Ecological Studies in Bialowieza Forest. Geobotany 8*. W. Junk, Dordrecht. 537 S.
- FELDPAUSCH, T. R., LLOYD, J., LEWIS, S. L., BRIENEN, R. J. W., GLOOR, E., MENDOZA, A. M. ET AL. (2012): Tree height integrated into pan-tropical forest biomass estimates. – *Biogeosciences* **9**: 3381-3403.
- FINE, P.V.A., REE, R.H. & R. J. BURNHAM (2008): The disparity in tree species richness among tropical, temperate, and boreal biomes: The Geographic Area and Age Hypothesis. In: CARSON, W.P. & SCHNITZER, S.A. (eds.): *Tropical Forest Community Ecology*. Blackwell Publishing. S. 31-45.
- FINÉR, L., OHASHI, M., NOGUCHI, K. & Y. HIRANO (2011a): Factors causing variation in fine root biomass in forest ecosystems. – *For. Ecol. Manage.* **261**: 265-277.
- FINÉR, L., OHASHI, M., NOGUCHI, K. & Y. HIRANO (2011b): Fine root production and turnover in forest ecosystems in relation to stand and environmental characteristics. – *For. Ecol. Manage.* **262**: 2008-2023.
- GALE, M.R. & D.F. GRIGAL (1987): Vertical root distributions of northern tree species in relation to successional status. – *Can. J. For. Res.* **17**: 829-834.
- GHAZOUL, J. & D. SHEIL (2010): *Tropical Rain Forest Ecology, Diversity, and Conservation*. Oxford University Press.
- GRACE, J., MALHI, Y., HIGUCHI, N. & P. MEIR (2001): Productivity of tropical forests. In: ROY, J., SAUGIER, B. & MOONEY, H.A. (eds) *Terrestrial Global Productivity*. Academic Press, San Diego. S. 401-426.
- GRANIER, A., AUBINET, M., EPRON, D. et al. (2003): Deciduous forests: carbon and water fluxes, balances and ecophysiological determinants. In: VALENTINI, R. (ed.) *Fluxes of Carbon, Water and Energy of European Forests*. *Ecol. Stud.* 163. Springer, Berlin. S. 55-70.
- HAGEMEIER, M. (2002): Funktionale Kronenarchitektur mitteleuropäischer Baumarten am Beispiel von Hängebirke, Waldkiefer, Traubeneiche, Hainbuche, Winterlinde und Rotbuche. – *Diss. Bot.* **361**. 154 S.
- HUSTON, M.A. & S. WOLVERTON (2009): The global distribution of net primary production: resolving the paradox. – *Ecol. Monographs* **79**: 343-377.
- IDOL, T. W., FIGLER, R. A., POPE, P. E., & F. PONDER JR, (2001): Characterization of coarse woody debris across a 100 year chronosequence of upland oak-hickory forests. – *Forest Ecology and Management* **149**: 153-161.
- JACKSON, R.B., CANADELL, J., EHLERINGER, J.R., MOONEY, H.A., SALA, O.E. & E.-D. SCHULZE (1996): A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. – *Oecologia* **108**: 389-411.
- JORDAN, C.F. & C. UHL (1978): Biomass of a terra firma forest of the Amazon Basin. – *Oecologia Plantarum* **13**: 387-400.
- KATO, R., TADAKI, Y. & H. OGAWA (1978): Plant biomass and growth increment studies in Pasoh Forest. – *Malayan Nature Journal* **30**: 211-224.
- KELLER, M., PALACE, M., ASNER, G. P., PEREIRA, R. & J.N.M. SILVA (2004): Coarse woody debris in undisturbed and logged forests in the eastern Brazilian Amazon. – *Global Change Biology* **10**: 784-795.
- KHO, L. K., MALHI, Y. & S.K.S. TAN (2013): Annual budget and seasonal variation of aboveground and belowground net primary productivity in a lowland dipterocarp forest in Borneo. – *J. Geophys. Res.* **118**: 1282-1296.
- KIRA, T. (1978): Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forests of Southeast Asia with special reference to Pasoh Forest, West Malaysia. In: TOMLINSON, P.B. & ZIMMERMANN, M.H. (eds.): *Tropical Trees As Living Systems*, Cambridge University Press. S. 561-589.
- KITAYAMA, K. & S.-I. AIBA (2002): Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pools on Mount Kinabalu, Borneo. – *J. Ecol.* **90**: 37-51.
- KORPEL, S. (1995): *Die Urwälder der Westkarpaten*. Fischer, Stuttgart. 310 S.

- LAFRANKIE, J. V., ASHTON, P. S., CHUYONG, G. B., CO, L., CONDIT, R., DAVIES, S.J., FOSTER, R., HUBBELL, S.P., KENFACK, D., LAGUNZAD, D., LOSOS, E.C., SUPARDI MD.NOR, N., TAN, S., THOMAS, D.W., VALENCIA, R. & G. VILLA (2006): Contrasting structure and composition of the understorey in species-rich tropical rain forests. – *Ecology* **87**: 2298-2305.
- LARJAVAARA, M. (2013): The world's tallest trees grow in thermally similar climates. – *New Phytol.* **202**: 344-349.
- LEUSCHNER, C., VOSS, S., FOETZKI, A. & Y. CLASES (2006): Variation in leaf area index and stand leaf mass of European beech (*Fagus sylvatica* L.) across gradients of soil acidity and precipitation. – *Plant Ecol.* **186**: 247-258.
- LEUSCHNER, C., JUNGKUNST, H.F. & S. FLECK (2009): Functional role of forest diversity: Pros and cons of synthetic stands and across-site comparisons in established forests. – *Basic Appl. Ecol.* **10**: 1-9.
- LEUSCHNER, C., ZACH, A., MOSER, G. et al (2013): The carbon balance of tropical mountain forests along an altitudinal transect. In: BENDIX, J., BECK, E., BÄUNING, A. et al. (eds) *Ecosystem Services, Biodiversity and Environmental Change in a Tropical Mountain Ecosystem of South Ecuador*. *Ecol. Stud.* 221. Springer, Berlin. S. 117-139.
- LEUSCHNER, C., WULF, M., BÄUCHLER, P. & D. HERTEL (2014): Forest continuity as a key determinant of soil carbon and nutrient storage in Central European beech forests. – *Ecosystems* **17**: 497-511.
- LEWIS, S. L., SONKÉ, B., SUNDERLAND, T., BEGNE, S. K., LOPEZ-GONZALEZ, G., VAN DER HEIJDEN, G. M. et al. (2013): Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **368**: 20120295.
- LICHSTEIN, J.W., WIRTH, C., HORN, H.S. & S.W. PACALA (2009): Biomass chronosequences of United States forests: Implications for carbon storage and forest management. In: WIRTH, C., GLEIXNER, G. & HEIMANN, M. (eds): *Old-growth Forests*. *Ecol. Stud.* 207. Springer, Berlin. S. 301-341.
- LONGMAN, K.A. & J. JENIK (1987): *Tropical forest and its Environment*. 2<sup>nd</sup> ed. Longman Scientific and Technical, 347 pp.
- LUYSSAERT, S., INGLIM, I., JUNG, M. et al. (2007): CO<sub>2</sub> balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. – *Global Change Biol.* **13**: 2509-2537.
- LUYSSAERT, S., CIAIS, P., PIAO, S.L. et al. (2010): The European carbon balance: part 3: Forests. – *Global Change Biol.* **16**: 1429-1450.
- MALHI, Y. (2012): The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. – *J. Ecol.* **100**: 65-75.
- MALHI, Y., ARAGAO, L.E.O.C., METCALFE, D.B., PAIVA, R., QUESADA, C.A., ALMEIDA, S., ANDERSON, L., BRANDO, P., CHAMBERS, J.Q., DA COSTA, A.C.L., HUTYRA, L.R., OLIVEIRA, P., PATINO, S., PYLE, E.H., ROBERTSON, A.L. & L.M. TEIXEIRA (2009): Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and storage in three Amazonian forests. – *Global Change Biol.* **15**: 1255-1274.
- MALHI, Y.R., WOOD, D., BAKER, T.R. et al. (2006): The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. – *Global Change Biol.* **12**: 1107-1138.
- MEIER, I.C. & C. LEUSCHNER (2008): Leaf size and leaf area index in *Fagus sylvatica* forests: competing effects of precipitation, temperature and nitrogen availability. – *Ecosystems* **11**: 655-669.
- MEISTER, K., ASHTON, M. S., CRAVEN, D., & H. GRISCOM (2012): Carbon dynamics of tropical forests. In: ASHTON, M., TYRRE, M.L., SPALDING, D. & GENTRY, B. (eds.): *Managing Forest Carbon in a Changing Climate*. Springer Netherlands. S. 51-75.
- MESSIER, C. & P. BELLEFLEUR (1988): Light quantity and quality on the forest floor of pioneer and climax stages in a birch-beech-sugar maple stand. – *Can. J. For. Res.* **18**: 615-622.
- MESSIER, C., POSADA, J., AUBIN, I., & M. BEAUDET (2009): Functional relationships between old-growth forest canopies, understorey light and vegetation dynamics. In: WIRTH, C., GLEIXNER, G., HEIMANN, M. (eds): *Old-growth Forests*. Springer, Berlin. S. 115-139.
- MOKANY, K., RAISON, R.J. & A.S. PROKUSHKIN (2006): Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial biomes. – *Global Change Biol.* **12**: 84-96.
- MORRISON, I.K. (1990): Organic matter and mineral distribution in an old-growth *Acer-saccharum* forest near the northern limit of its range. – *Can. J. For. Res.* **20**: 1332-1342.
- NOGUEIRA, E. M., FEARNSIDE, P. M., NELSON, B. W., BARBOSA, R. I., & E.W.H. KEIZER (2008): Estimates of forest biomass in the Brazilian Amazon: New allometric equations and adjustments to

- biomass from wood-volume inventories. – *For. Ecol. Manage.* **256**: 1853-1867.
- ØDEGAARD, F. (2000): How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. – *Bot. J. Lin. Soc.* **71**: 583-597.
- PALACE, M., KELLER, M., HURTT, G. & S. FROLKING (2012): A review of aboveground necromass in tropical forests. In: SUDARSHANA, P., NAGESWARA-RAO, M. & SONEJI, J.R. (eds.): *Tropical Forests.*, InTech, DOI: 10.5772/33085.
- PREGITZER, K.S. & E.S. EUSKIRCHEN (2004): Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. – *Global Change Biol.* **10**: 2052-2077.
- RADEMACHER, P. (2009): Tree growth, biomass, and elements in tree components of three beech sites. In: BRUMME, R. & P.K. KHANNA (eds.): *Functioning and Management of European Beech Ecosystems.* Ecol. Studies 208. Springer, Berlin. S. 105-136.
- REICH, P. B. (2012): Key canopy traits drive forest productivity. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**: 2128-2134.
- RICE, A. H., PYLE, E. H., SALESKA, S. R. et al. (2004): Carbon balance and vegetation dynamics in an old-growth Amazonian forest. – *Ecological Applications* **14**: 55-71.
- RICH, P. M., D. B. CLARK, CLARK, D.A. & S. F. OBERBAUER (1993): Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. – *Agricultural and Forest Meteorology* **65**: 107-127.
- RICHARDS, P.W. (1996): *The Tropical Rain Forest.* 2<sup>nd</sup> ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- SALDARRIAGA, J.G. (1985): Forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. PhD thesis, Univ. of Tennessee, Knoxville.
- SALDARRIAGA, J. G., WEST, D. C., THARP, M. L. & C. UHL (1988): Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. – *J. Ecol.* **76**: 938-958.
- SANER, P., LOH, Y.Y., ONG, R.C. & A. HECTOR (2012): Carbon stocks and fluxes in tropical lowland Dipterocarp rainforests in Sabah, Malaysian Borneo. – *PLoS One* **7**(1): e29642.
- SAUGIER, B., ROY, J. & H.A. MOONEY (2001): Estimations of global terrestrial productivity: Converging toward a single number? In: ROY, J., SAUGIER, B., MOONEY, H.A. (eds): *Terrestrial Global Productivity.* Academic Press, San Diego. S. 543-557.
- SLIK, J.W.F., AIBA, S.-I., BREARLEY, F.Q., CANNON, C.H., FORSHED O., KITAYAMA, K., NAGAMASU, H., NILUS, R., PAYNE, J., PAOLI, G., POULSEN, A.D., RAES, N., SHEIL, D., SIDDIYASA, K., SUZUKI, E. & J.L.C.H. VAN VALKENBURG (2010): Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. – *Global Ecol. Biogeogr.* **19**: 50-60.
- STARK, S. C., LEITOLD, V., WU, J. L., HUNTER, M. O., DE CASTILHO, C. V., COSTA, F.R., MCMAHON, S.M., PARKER, G.G., TAKAKO SHIMABUKURO, M., LEFSKY, M.A., KELLER, M., ALVES, L.F., SCHIETTI, J., EDEMIR SHIMABUKURO, Y., BRANDAO, D.O., WOODCOCK, T.K., HIGUCHI, N., DE CAMARGO, P.B., DE OLIVEIRA, R.C. & S.R. SALESKA (2012): Amazon forest carbon dynamics predicted by profiles of canopy leaf area and light environment. – *Ecology Letters* **15**: 1406-1414.
- TURNER, I.M. (2001): *The Ecology of Trees in the Tropical Rain Forest.* Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- UNGER, M., HOMEIER, J. & C. LEUSCHNER (2013): Relationships among leaf area index, below-canopy light availability and tree diversity along a transect from tropical lowland to montane forests in NE Ecuador. – *Trop. Ecol.* **54**: 33-45.
- VOGT, K. (1991): Carbon budgets of temperate forest ecosystems. – *Tree Physiol.* **9**: 69-86.
- WEBSTER, C. R., & M.A. JENKINS (2005): Coarse woody debris dynamics in the southern Appalachians as affected by topographic position and anthropogenic disturbance history. – *For. Ecol. Manage.* **217**: 319-330.
- WHITMORE, T.C., BROWN, N.D., SWAINE, M.D., KENNEDY, D., GOODWIN-BAILEY, C.I. & W.-K. GONG (1993): Use of hemispherical photographs in forest ecology: Measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. – *J. Trop. Ecol.* **9**: 131-151.
- WILLIAMS, W. A., LOOMIS, R. S., & P.D.T. ALVIM (1972): Environments of evergreen rain forests on the lower Rio Negro, Brazil. – *Trop. Ecol.* **13**: 65-78.
- WINTER, S. (2005): Ermittlung von Struktur-Indikatoren zur Abschätzung des Einflusses forstlicher Bewirtschaftung auf die Biozönosen von Tiefland-Buchenwäldern. – Diss. TU Dresden. 322 S.
- WOLFF, B. & W. RIEK (1997): *Deutscher Waldbodenbericht 1996 – Ergebnisse der bundesweiten*

- Bodenzustandserhebung im Wald von 1987-1993 (BZE), Band 1. - Bundesministerium f. Ernähr., Landwirtsch. u. Forsten, Bonn.
- YAMAKURA, T., HAGIHARA, A., SUKARDJO, S. & H. OGAWA (1986): Aboveground biomass of tropical rain forest stands in Indonesian Borneo. – *Vegetatio* **68**: 71-82.
- YODA, K. (1974): Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of West Malaysia. – *Japan. J. Ecol.* **24**: 247-254.
- YODA, K. & T. KIRA (1982): Accumulation of organic matter, carbon, nitrogen, and other nutrient elements in the soils of a lowland rainforest at Pasoh, Peninsular Malaysia. – *Japan. J. Ecol.* **32**: 275-291.
- YONEDA, T., TAMIN, R. & K. OGINO (1990): Dynamics of aboveground big woody organs in a foothill dipterocarp forest, West Sumatra, Indonesia. – *Ecol. Res.* **5**: 111-130.
- YONEKURA, Y., OHTA, S., KIYONO, Y., AHSA, D., MORISADA, K., TANAKA, N. & M. KANZAKI (2010): Changes in soil carbon stocks after deforestation and subsequent establishment of “Imperata” grassland in the Asian humid tropics. – *Plant and Soil* **329**: 495-507.

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Christoph Leuschner, Dr. Jürgen Homeier, Pflanzenökologie und Ökosystemforschung, Universität Göttingen, Untere Karspüle 2, D-37073 Göttingen

e-mail: cleusch@gwdg.de



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2014

Band/Volume: [26](#)

Autor(en)/Author(s): Leuschner Christoph, Homeier Jürgen

Artikel/Article: [Tropische Regenwälder und temperate Laubwälder – Ein struktureller und funktionaler Vergleich 119-135](#)