

LUDWIG BECK

Streuabbau und Bodenfauna in Wäldern gemäßigter und tropischer Breiten

Kurzfassung

Der Abbau der Streu in Wäldern ist das Werk der Bodenorganismen. Klima, Struktur und Nährstoffangebot des Bodens sowie die Vegetation und die von ihr abhängige Ressourcenqualität für die Bodenorganismen bestimmen die Zusammensetzung der Bodenbiozönose, deren Biomasse und Leistung. Die Leistung des Abbausystems ist in Waldökosystemen so optimiert, dass sie im Klimaxstadium annähernd 100 % der jährlichen Streuproduktion erreicht.

In den gemäßigten Breiten wird ein Streujahrgang in nährstoffreichen Wäldern unter maßgeblicher Beteiligung der Makrofauna innerhalb eines Jahres abgebaut. Die Abbauleistung der Bodenfauna ist groß, ihre Steuerungsfunktion aber ist gering. Nährstoffverluste werden aus dem mineralischen Substrat nachgeliefert. In nährstoffarmen Wäldern ist die Abbaukapazität auf mehrere Streujahrgänge verteilt, deren Abbau erst in der Summe 100 % ergibt. Das mächtige Streuprofil ermöglicht die Entwicklung einer reichen Mesofauna, die eine Feinsteuerung des Abbauprozesses gewährleistet und dadurch Nährstoffverluste minimiert.

Im nährstoffarmen tropischen Regenwald bedingt das Klima einen raschen und wenig kontrollierten Abbau unter maßgeblicher Beteiligung der Makrofauna. Die notwendige Feinsteuerung wird ersetzt durch ein hochentwickeltes Filtersystem, das aus zahlreichen Organismen und biotischen Strukturen in allen Straten des Waldes besteht und die frei werdenden Nährstoffe aufnimmt und bindet.

Abstract

Litter decomposition and soil fauna in temperate and tropical forests

Forest litter is decomposed by soil organisms. Diversity, biomass and output of these organisms depend on an hierarchical sequence of factors, beginning with climate as the most important factor, followed by structure and nutrient supply from the soil, and ending with vegetation and litter quality. The efficiency of the decomposition system of forest ecosystems is optimized to achieve nearly 100 % of the litter production of a year.

In temperate regions and in forests with high nutrient supply the annually fallen litter is decomposed within one year. The macrofauna contributes highly to the decomposition, but the control of the decomposition process by the soil fauna is insignificant. Nutrients are mainly supplied by the mineral soil. In nutrient poor forests of temperate regions the decomposition capacity is distributed over several years of litter fall summing up to 100 %. The big litter profile allows the development of a rich soil mesofauna which ensures the fine-control of the decomposition process and minimizes nutrient loss.

In nutrient poor tropical rain forests the climatic conditions cause a rapid and weakly controlled decomposition mostly done by the macrofauna. The fine tuning of the decomposition process – normally necessary in nutrient poor forests – is re-

placed by a highly developed filtering system that consists of many organisms and biotic structures in all strata of the forest. This filtering system is able to retain smallest amounts of nutrients delivered by the decomposition so that losses are minimized.

Autor

Prof. Dr. LUDWIG BECK, Staatliches Museum für Naturkunde, Postfach 111364, D-76063 Karlsruhe; e-mail: lbeck_smnk@compuserve.com

1. Einleitung

Wälder gehören innerhalb unserer flächendeckenden Kulturlandschaft zu den naturnächsten Lebensräumen, vor allem dann, wenn sie dem Bemühen um einen standortgerechten Waldbau entspringen. Solche Wälder sind dem Optimum der potentiellen natürlichen Vegetation angenähert und können als Maßstab für die Abschätzung der biologischen Leistungsfähigkeit eines Standorts dienen.

Innerhalb solcher Wälder ist der Boden in besonderer Weise angesprochen, was im 1998 in Kraft getretenen Bundesbodenschutzgesetz mit folgenden „Leistungen“ des Bodens beschrieben wird: Lebensraum für Bodenorganismen, Standort für die natürliche Vegetation, Ausgleichskörper im Wasserhaushalt. Dass Wälder auch als Standorte für Kulturpflanzen dienen, etwa durch Umwandlung eines Buchenmischwaldes in einen Fichtenforst oder eine Wiese, oder, bedingt durch den flächendeckenden Eintrag von Luftschadstoffen, zur Senke für Schadstoffe werden, sind die unvermeidlichen Folgen der Einbindung in unsere Kulturlandschaft. Damit ist auch die Frage nach der Belastung und Belastbarkeit unserer Wälder zu stellen, unabhängig davon, ob „neuartige Waldschäden“ gesellschaftliche Konjunktur haben. Wenn wir Belastung und Belastbarkeit untersuchen wollen, brauchen wir Standards, an denen wir den Zustand einzelner Standorte messen können, und dafür können wir nur möglichst naturnahe Wälder heranziehen, wobei die Hintergrundbelastung immer mitbedacht werden muss.

Der Boden ist die Nahtstelle des Stoffkreislaufs und dieser ist in naturnahen Wäldern bei gegebenem Nährstoffangebot des mineralischen Untergrunds diejenige Quelle der Nährstoffversorgung, die über das

komplexe System des Abbaus des Bestandesabfalls, überwiegend der Laub- oder Nadelstreu, reguliert wird. Im Folgenden soll dies am Beispiel zweier einheimischer Wälder, einem Moderbuchenwald und einem Auwald, erläutert und dann ein erster Vergleich mit einem tropischen Regenwald, auf einer allerdings noch dünnen Datenbasis, gezogen werden. Die vorgestellten Ergebnisse und ihre Interpretationen sind aus den langjährigen Untersuchungen an einheimischen und tropischen Wäldern hervorgegangen, die in den vergangenen 25 Jahren im Mittelpunkt der Arbeit der Bodenzologischen Arbeitsgruppe am Karlsruher Naturkundemuseum standen und die auch aktueller Forschungsgegenstand sind.

2. Untersuchungsgebiete und Methoden

Der Moderbuchenwald liegt bei Schluttenbach im Stadtwald Ettlingen im nördlichen Schwarzwaldvorland, 340 m ü. NN (Abb. 1), der Auwald bei Au am Rhein, etwa 15 km vom erstgenannten Standort entfernt, 110 m ü. NN und flussseitig des Rheinhauptdamms (Abb. 2). Der untersuchte tropische Regenwald liegt im zentralen Amazonasgebiet Brasiliens, ca. 30 nördlich von Manaus, auf dem Gelände der agroforstwirtschaftlichen Forschungsstation der Embrapa-CPAA (Abb. 3). 1992 wurde dort eine Versuchsfläche auf einer aufgelassenen Kautschukplantage eingerichtet. Sie besteht aus 50 Ver-

suchsplots verschiedener Holz-Mischkulturen. Zwei dieser Plots sowie je eine benachbarte Fläche des auf der aufgelassenen Pflanzung herangewachsenen Sekundärwaldes und des ursprünglichen Primärwaldes wurden von uns vergleichend untersucht. Die in dieser Arbeit aufgeführten Ergebnisse beziehen sich nur auf den Primärwald. Weitere Daten zu den drei Standorten in Mitteleuropa und am Amazonas sind Tabelle 1 zu entnehmen.

Die Ergebnisse zum Moderbuchenwald stammen aus einer vom Bundesministerium für Forschung und Technologie (BMFT) unterstützten ökotoxikologischen Studie innerhalb des Forschungsprogramms „Auffindung von Indikatoren zur prospektiven Bewertung der Belastbarkeit von Ökosystemen“ (1980-86, BECK et al. 1988). Die Daten zum Auwald wurden im Rahmen der Routineuntersuchungen des Staatlichen Museums für Naturkunde Karlsruhe zum „Faunistischen Fundkaster Baden-Württemberg“ erhoben (1990-98). Die Angaben zum Tropischen Regenwald sind erste Ergebnisse des vom Bundesministeriums für Bildung und Forschung (BMBF) geförderten Projekts ENV 52 innerhalb des Forschungsprogramms „Studies on Human Impact on Tropical Forests and Floodplains“ (SHIFT, 1996-99, siehe BECK et al. 1998 a, b). Die verwendeten Methoden sind Standardmethoden der Bodenbiologie (siehe DUNGER & FIEDLER 1997), die für die Untersuchungen in den Tropen teilweise modifiziert wurden (RÖMBKE et al. 1998).

Der Streuabbau wurde mittels Netzbeuteln erfasst. Hierzu wurden auf den Standorten in Deutschland je 15 g frisches Falllaub im November bei ca. 30°C luftgetrocknet, in ca. 20 x 25 cm große Netzbeutel dreier Maschenweiten gefüllt, grob = 8-10 mm, mittel = 250 µm, fein = 20 µm, und im Freiland zwi-



Abbildung 1. Untersuchungsfläche Moderbuchenwald: ca. 150jähriger Hallenwald im Stadtwald Ettlingen bei Schluttenbach, südlich von Karlsruhe. – Alle Fotos: L. BECK.

Tabelle 1. Standortfaktoren der beiden Laubwälder bei Karlsruhe und des tropischen Regenwaldes bei Manaus

	Moderbuchenwald	Auwald	Tropischer Regenwald
Temperatur, Jahresmittel	8,3°C	10,0°C	26°C
Niederschlag, Jahressumme	1000 - 1100 mm	620 - 700 mm	1850 - 2400 mm
Ausgangsgestein	Buntsandstein	Auenlehm	tertiäre limnische Sedimente
Bodentyp	Braunerde	Paternia	Ferralsol
Nährstoffangebot im Boden	sehr niedrig	hoch	sehr niedrig
Humusform	Moder	A-Mull	Mull
pH	3,2 - 4,2	7,0 - 7,4	4,2 - 4,8
Vegetationstyp	Hainsimsen-Buchenwald	Hartholz-Auwald	Primärwald
Vegetationsstruktur	Klimax-Hallenwald, ca. 150jährig, ohne jeden Unterwuchs	reiche vertikale Gliederung in Baum-, Strauch- und Krautschicht	vielgliedrige, mehrstufige Baumschicht mit Baumsämlingen und Jungbäumen im Unterwuchs, "Krautschicht" als Epiphyten im Kronenraum

schen dem frischen Falllaub ausgelegt (Abb 4). Im Moderbuchenwald wurden Blätter der Rotbuche (*Fagus sylvatica*), im Auwald je zur Hälfte Blätter von Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) und Linde (*Tilia platyphyllos*) verwendet. In zweimonatigen Abständen wurden jeweils 2 (Moderbuchenwald) bzw. 3 Netzbeutel (Auwald) eingeholt und in der Berlese-Tullgren-Apparatur getrocknet. Die Versuchsdauer lag standortabhängig zwischen 2 und 5 Jahren. Das getrocknete Substrat wurde gemahlen, aus dem Mahlgut wurden pH-Wert (CaCl₂),

Asche (550°C) sowie C und N (Vario EL-Analysator, Fa. Elementar) bestimmt. Um die Verunreinigungen des Beutelinhalts durch Erde zu berücksichtigen, wurde stets das aschefreie Trockengewicht (ATG) als Messgröße verwendet und als weitgehend identisch mit der organischen Substanz betrachtet.

Den parallel durchgeführten Bestandsaufnahmen der Bodenfauna liegen folgende Proben je Probetermin zugrunde: Stechrahmen-Proben 3 x 1/9 m² = 1/3 m² für die Makrofauna



Abbildung 2. Untersuchungsfläche Auwald: Reich gegliederter Auwald bei Au am Rhein, südlich von Karlsruhe.



Abbildung 3. Tropischer Regenwald ("Hochwald") auf Latosol in der Umgebung von Manaus/Amazonas.

(Handauslese) inkl. Regenwürmer (Elektrofang mittels Oktettmethode nach THIELEMANN, Nachgraben mit Handauslese und anschließend Wässern mit 0,2% Formalinlösung) und Bodenstecher-Proben $3 \times 1/450 \text{ m}^2 = 1/150 \text{ m}^2$ jeweils für die Arthropoden-Mesofauna (Berlese-Tullgren-Extraktion) und für die Enchyträen (Nassextraktion).

Im Netzbeutelversuch in Manaus wurden die gleichen Maschenweiten verwendet, gefüllt mit *Vismia*-Laub, mit jeweils 12 Netzbeuteln – 7 davon dienten zur Ermittlung des Streuabbaus, die übrigen zur Messungen mikrobieller und faunistischer Parameter – bei 7 (6) Probenterminen, 4, 8, (12), 16, 25, 36 und 52 Wochen nach Ausbringung. Die Bodenfauna wurde prinzipiell mit den gleichen Methoden wie hierzulande

beprobte, mit Ausnahme der Regenwürmer, für die kein Elektrofang, sondern Handauslese der Streu und anschließende Austreibung mittels Formalinlösung gewählt wurde (RÖMBKE et al. 1999).

Der Elektrofang ist im Prinzip überflüssig, da die aufwändigere Handauslese mit anschließender Formalinaustreibung bessere Ergebnisse liefert. Wir haben ihn dennoch bei den hiesigen Probenahmen mit einbezogen, um die Möglichkeiten zu testen, die er bietet. Entscheidendes Manko für quantitative Beprobungen ist die Feststellung, dass seine Effektivität sehr schwankt, vor allem in Abhängigkeit von der Bodenfeuchte, so dass eine anschließende Handauslese zur Kontrolle stets notwendig ist. Nur für qualitative Proben, etwa zur Erlangung von Regenwür-



Abbildung 4. Netzbeutelserie im ersten Winter im Moderbuchenwald.

mern für Testzwecke oder Lebenduntersuchung, ist der Elektrofang die Methode der Wahl, da weder die gefangenen Tiere noch die Probenfläche nennenswert geschädigt werden.

Der Probenumfang an jedem der 8 Probentermine in Manus betrug $2 \times 4 \text{ m}^2 = 8 \text{ m}^2$ für große Makrofauna-Organismen inkl. Regenwürmer, $20 \times 0,035 \text{ m}^2 = 0,7 \text{ m}^2$ für Makrofauna (Berleseextraktion), $20 \times 0,0032 \text{ m}^2 = 0,065 \text{ m}^2$ für Mesofauna-Arthropoden (Kempsonextraktion) und gleicher Probenumfang für Enchyträen (Nasseextraktion).

3. Moderbuchenwald und Auwald – zwei Wälder der gemäßigten Breiten

Der Streuabbau im Moderbuchenwald in den grobmaschigen Netzbeuteln, die in etwa den Normalverlauf des Abbaus unter Zutritt der gesamten Bodenfauna wiedergeben, erreicht nach 2 Jahren erst etwas über 50 %. Danach verzögert sich der Abbau, so dass sich der strukturelle Abbau erst nach 4-5 Jahren seinem Ende nähert. Das bedeutet, dass nach rund 5 Jahren die Blattstrukturen weitgehend verschwunden sind und die noch verbliebenen, etwa 25 % der organischen Substanz eines Streujahrgangs, im wesentlichen als Humus in die H-Schicht gelangen (Abb. 5). Der Ausschluss der Bodenfauna durch die feine Maschenweite bewirkt zunächst eine Verzögerung des Abbaus um 8 bis 18 Monate und einen maximalen mengenmäßigen Rückstand zwischen 33 und 40 %. Die mittlere Maschenweite erlaubt eine Differenzierung des Einflusses der Bodenfauna: Die Kurve der mittleren Maschenweite ist derjenigen der groben angenähert; d. h. der Ausschluss der Makrofauna kann offensichtlich durch die Mesofauna, überwiegend Milben, Collembolen und Enchyträen, weitgehend kompensiert werden (Abb. 5).

Im Auwald wird, im Gegensatz zum Moderbuchenwald, die Bodenstreu extrem rasch abgebaut. In den grobmaschigen Netzbeuteln ist das Laub bereits im Mai, ein halbes Jahr nach dem Ausbringen, zu 85-100 % abgebaut, im Juli ist es bis auf einige Blattstiele vollständig verschwunden (Abb. 6).

Der Ausschluss der Bodenfauna in den feinmaschigen Netzbeuteln hat hier gravierendere Folgen als im Moderbuchenwald: Nach 6 Monaten sind erst 35 % abgebaut und auch nach 1,5 Jahren sind es erst etwas über 60 %, wobei sich der Abbau im zweiten Jahr deutlich verlangsamt. Drei zufällig während der laufenden Probennahmen gefundene Netzbeutel (2 fein, 1 mittel) einer früheren Versuchsserie erlauben einen ersten Ausblick auf die Abbausituation nach 2,5 Jahren: Die Netzbeutel enthielten immer noch zwischen 2,2 und 3,3 g ATG, entsprechend einem Abbaugrad von 83-89%. Es ist also damit zu rechnen, dass der Ausschluss nur der Makrofauna den Abbau von einem Jahr auf über drei Jahre ausdehnt und dass die Mesofauna diesen Ausschluss in keiner Weise kompensieren kann, wie die Kurve der mittelmassigen Netzbeutel zeigt (Abb. 6).

Die zugehörige Bodenfauna offenbart entsprechend extreme Unterschiede in der Gruppenzusammensetzung, in der Biomasse und letztlich auch in der Leistung (Tab. 2). Im Auwald beträgt die Biomasse der Bodenfauna im Durchschnitt über 60 Gramm pro m^2 , die zu rund 90 % von Regenwürmern gestellt werden, darunter große anözische Arten wie *Lumbricus terrestris* und endogäisch bis anözische Arten wie *Aporrectodea caliginosa* und *A. rosea* (RÖMBKE, mündl. Mitt.). Sie bestimmen das Abbaugeschehen, ihr Ausschalten kann durch die Mesofauna nicht kompensiert werden. Im Moderbuchenwald sind nur vereinzelte Regenwür-

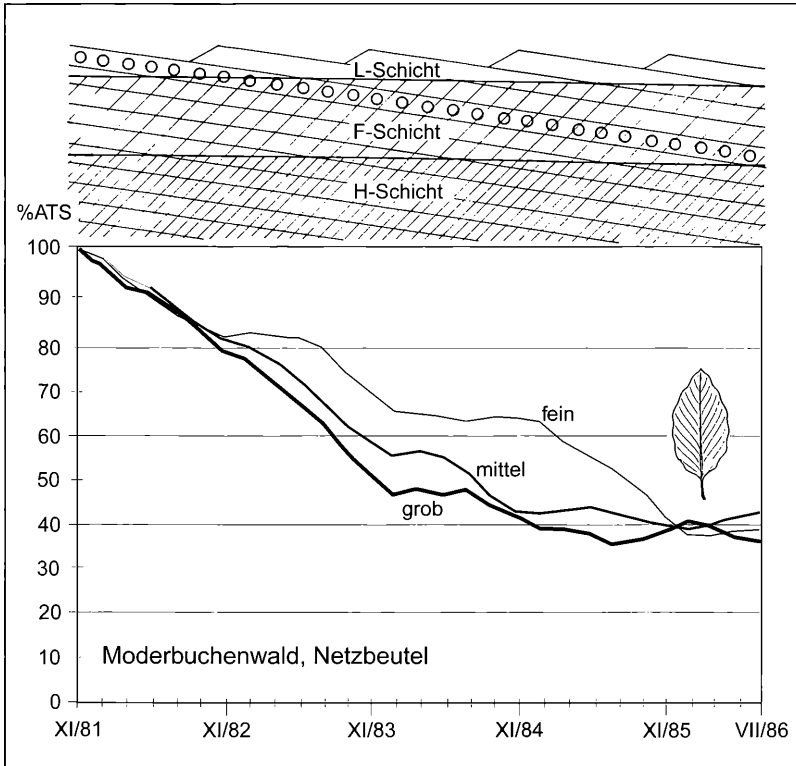


Abbildung 5. Abbau von Buchenlaub im Moderbuchenwald bei Ettlingen, Netzbeutelversuch 1981-1986. Angegeben ist die verbleibende Blattmenge in den Netzbeuteln als aschefreie Trockensubstanz. Oben: Schema des Streuprofiles mit der Lage der einzelnen Streujahrgänge. Die Kreise geben die Lage der Netzbeutel im Streujahrgang 1981 zum Zeitpunkt der jeweiligen Probenahme an. (nach BECK 1993)

mer zu finden, und zwar ausschließlich epigäische Streubewohner wie *Lumbricus rubellus* und wenige *Dendrobaena rubida* und *D. subrubicunda* (RÖMBKE 1985). Daneben spielen die Dipterenlarven unter der Makrofauna die bedeutendste Rolle, die einer eigenen Betrachtung bedürfte: Hier sind mehrjährige Durchschnittswerte angegeben; Dipterenlarven, besonders der Familie Lycoriidae, können aber in manchen Jahren in regelrechten Gradationen ihre Siedlungsdichte bis zum 20fachen steigern und dann beträchtliche Mengen an Streu vertilgen (FRANKE 1989). Die Makrofauna erzielt vor allem im zweiten und dritten Jahr der Zersetzung eines Streujahrgangs durchaus Wirkung, ihr Ausfall kann aber durch die Mesofauna weitgehend kompensiert werden. Dies zeigt sich in den mittelmächtigen Netzbeuteln, wo sie ohne Konkurrenz und Prädatorendruck durch die Makrofauna und in dem entsprechend langen Zeitraum von mehreren Jahren ihre Populationsstärken vervielfachen können.

Auch bei der Mesofauna spielt die artliche Zusammensetzung der Fauna, hier zusammengefasst zu funktionellen Gruppen, eine wichtige Rolle. So werden beispielsweise bei den Oribatiden im Moderbuchenwald über 60% der Individuen von kleinen Oppiiden gestellt, die ein vergleichsweise großes Vermehrungspotential haben und weitgehend mykophag sind, also als Sekundärzersetzer mit der Mikroflora interagieren und sich wie r-Strategen verhalten. Im Auwald dagegen werden die wenigen Oribatiden von großen Formen wie Phthiracariden, verschiedenen Pterogasterinen, Liacariden und Belbiden repräsentiert, die als K-Strategen an die Konkurrenz oder zumindest Koexistenz mit der Biomasse, Fraßleistung und Stoffumsatz weit überlegenen Regenwurmfauna angepasst sind und die die frei werdenden Positionen bei deren Ausschalten nicht besetzen können.

Die Rolle der Enchyträen ist nicht eindeutig festzulegen und muss wohl als recht variabel angesehen werden. Auch hier spielt selbstverständlich die artliche Zusammensetzung eine Rolle, beispielsweise der unterschiedliche Anteil an großen Formen der Gattungen *Mesenchytraeus* oder *Fridericia* (RÖMBKE 1989). Generell dürfte die Leistung dieser großen Arten eher bei der Primärzersetzung anzusiedeln sein, also in Konkurrenz zur Makrofauna stehen, wie sich anhand des alternierenden Auftretens von Dipterenlarven und großen Enchyträen bei der langjährigen Beobachtung der Tiergruppen im Moderbuchenwald vermuten lässt (BECK 1993). Die kleinen, in der H-Schicht und im Mineralboden lebenden Arten, die im Moderbuchenwald zeitweilig mehr als 100.000 Ind./m² stellen, sind dagegen als mikrobio- oder koprophag anzusehen.

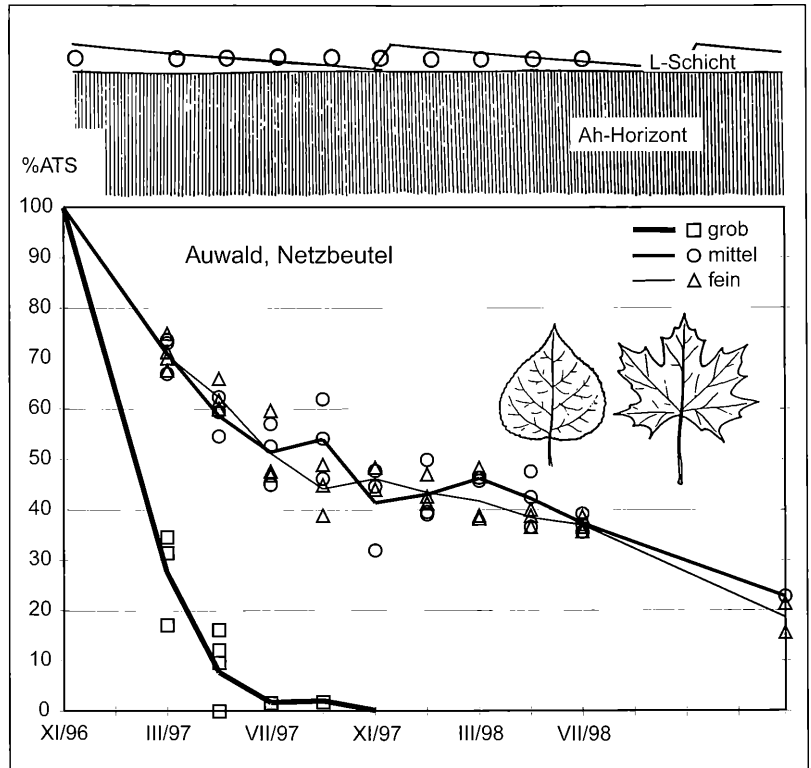


Abbildung 6. Abbau von Linden-Ahorn-Laub im Auwald bei Au am Rhein, Netzbeutelversuch 1996 - 1999. Weitere Erklärung siehe Abbildung 1 und Text.

Der Auwald mit seinem L- bis A-Mull auf basenreichem Boden und extrem raschem Streuabbau auf der einen Seite und der Moderbuchenwald mit Moder- bis Rohhumus auf saurem bis sehr saurem, basenarmem Boden mit sehr langsamem Streuabbau auf der anderen Seite zeigen die Extreme des Streuabbaus. An ihnen lässt sich die Wirkung der Bodenfauna und die Rollenverteilung innerhalb derselben klar erkennen: Die überragende Bedeutung der Makrofauna, vor allem der Regenwürmer auf der einen, und die kompensatorische Wirkung der Mesofauna auf der anderen Seite. Dazwischen gibt es ein breites Spektrum unterschiedlicher Möglichkeiten im Übergang der Streuauflagen von Mull über Moder zu Rohhumus.

4. Die Hierarchie des Abbausystems

Klima, Bodenart, Basengehalt und entsprechender pH-Wert sind die den Streuabbau bestimmenden abiotischen Faktoren, die Vegetation kommt als biotischer Faktor hinzu. Der Faktor Vegetation hängt aber bereits deutlich von den genannten abiotischen Parametern ab, und diese bestimmen zusammen mit der Vegetation die nachgeordneten Parameter wie C/N-Verhältnis, Gehalt an organischer Substanz und Humusform, die

in dieser Reihenfolge bereits zunehmend mit Mikroorganismen und Bodenfauna, also den Destruenten, interagieren.

Mit LAVELLE et al. (1993), LODGE et al. (1996) und anderen Autoren kann man dieser Faktorenfolge eine „hierarchische Struktur“ unterlegen mit dem Klima als Kardinalfaktor (Abb. 7). Obwohl die Haupteinflussrichtung vom Klima zum Abbausystem geht, ist es dennoch auch ein Rückkopplungssystem, bei dem beispielsweise der Abbau durch die Mineralisierung der organischen Substanz die Ressourcenqualität und diese den Nährstoffgehalt und die Bodeneigenschaften beeinflusst (BECK et al. 1997). Selbst eine Rückkopplung zum Klima ist gegeben – neben dem Treibhauseffekt von CO₂ und CH₄ –, wie Änderungen des Niederschlagsregimes in lokaler, regionaler und vielleicht sogar globaler Dimension als Folge der großflächigen Abholzung der Tropenwälder belegen. Ein Beispiel für die Bedeutung der Faktoren „Nährstoffgehalt“ und „Qualität der Nahrungsressource“ im Abhängigkeitsgefüge des Abbaugeschehens gibt folgender Versuch: Gleichzeitig mit dem auwaldeigenen Linden-Ahorn-Laub wurden grobschichtige Netzbeutel mit Rotbuchenlaub aus dem Moderbuchenwald im Auwald ausgebracht. Obwohl die Regenwürmer ungehinderten Zugang zu den Laubbeuteln mit dem Buchen-

Tabelle 2. Abundanz, Biomasse (Lebendgewicht) und Biomassedominanz der Hauptgruppen der saprophagen Bodenfauna in den beiden Laubwäldern bei Karlsruhe und in dem tropischen Regenwald bei Manaus.

	Moderbuchenwald			Auwald			Tropischer Regenwald		
	Ind./m ²	mg/m ²	%	Ind./m ²	mg/m ²	%	Ind./m ²	mg/m ²	%
Regenwürmer	13	1.310	10,6	270	54.780	89,5	2	15.410	66,7
Diplopoden & Asseln	21	220	1,8	220	745	1,2	155	1.450	6,3
Dipterenlarven	325	655	5,3	265	220	0,4	20	130	0,6
übrige Makrosaprophage		410	3,3		175	0,3	*)	4.520	19,6
Summe Makrosaprophage		2.595	21,0		55.920	91,4		21.510	93,1
Enchyträen	46.000	8.800	71,0	27.000	5.200	8,5	4.300	510	2,2
Mikroarthropoden (Orib. & Coll.)	87.000	990	8,0	1.920	110	0,2	13.800	1.080	4,7
Summe Mesosaprophage		9.790	79,0		5.310	8,7		1.590	6,9
Summe Saprophage		12.385			61.230			23.100	
					*) darunter Termiten		1.146	3.100	13,4

laub hatten, war der Abbauverlauf nahezu identisch mit demjenigen der mittleren und feinen Maschenweiten, in denen die Makrofauna ausgeschlossen war (Abb. 8). Dass die Regenwürmer die Rotbuchenbeutel eifrig nutzten, zeigen die großen Mengen an Regenwurmkot in den Beuteln, besonders im zweiten Sommer. Offenbar dient das Buchenlaub aber im wesentlichen als Unterschlupf auf dem zu dieser Zeit schon weitgehend von Streu entblößten Boden und wird als Nahrung (noch) nicht akzeptiert. Eine erste Erklärung hierfür kann das C/N-Verhältnis liefern (Abb. 8): Es ist mit 55 beim frischen Buchenlaub sehr hoch und spiegelt ebenso wie der geringe Aschegehalt von 3,5% die Nährstoffarmut des Bodens

im Moderbuchenwald wider. Der Nährstoffgehalt bestimmt die Ressourcenqualität. Diese verbessert sich zwar im Verlauf des Abbaus durch die bevorzugte Veratmung der Kohlenhydrate im Moderbuchenwald bis zu einem Verhältnis von etwa 30 und damit in den Bereich des auwaldeigenen Linden-Ahorn-Fallaubs, für das Buchenlaub im Auwald durch Beimengung von Mineralboden mit einem C/N-Verhältnis von 17 sogar noch deutlich unter 30. Dennoch wird das Buchenlaub aus dem Moderbuchenwald im Auwald auch im 2. Jahr von der Bodenfauna verschmäht, wobei mit einiger Wahrscheinlichkeit auch die ungünstigen mechanischen Eigenschaften des Buchenlaubs wie Festigkeit der Blattgewebes, vor allem der Epidermis, eine wichtige Rolle spielen (vergl. BECK et al. 1980).

Im hierarchischen System, in den das Abbaugeschehen eingebunden ist, bestimmt generell die Differenzierung des höheren Faktors diejenige des untergeordneten. In den gemäßigten und höheren Breiten entscheidet primär das Klima mit seinen beträchtlichen jahreszeitlichen und kurzfristigen Wetterschwankungen, vor allem deren Auswirkungen auf Temperatur und Feuchte, was auf einem bestimmten Boden gedeiht. Innerhalb des Rahmens, den das Klima vorgibt, sind dann Bodenart und Nährstoffgehalt die wichtigsten Faktoren, nach denen sich die Vegetation differenziert. Die Vegetation wiederum bestimmt mit der Qualität ihres Bestandesabfalls, der primären Nahrungsressource der Bodenorganismen, welches Abbausystem mit welcher Aufgabenverteilung zwischen Mikroorganismen, Meso- und Makrofauna sich etabliert. Dass dieses auf die Ressourcenqualität abgestimmt ist, zeigt das Beispiel des Moderbuchenlaubes im Auwaldsystem, in dem es nur sehr zögerlich und keinesfalls in der auwaldtypischen Geschwindigkeit abgebaut wird.

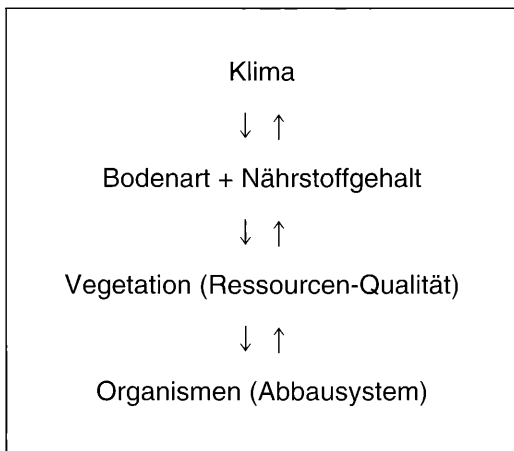


Abbildung 7 Hierarchisches Modell der Faktoren, die das Abbaugeschehen in terrestrischen Ökosystemen bestimmen (verändert nach LAVELLE et al. 1993).

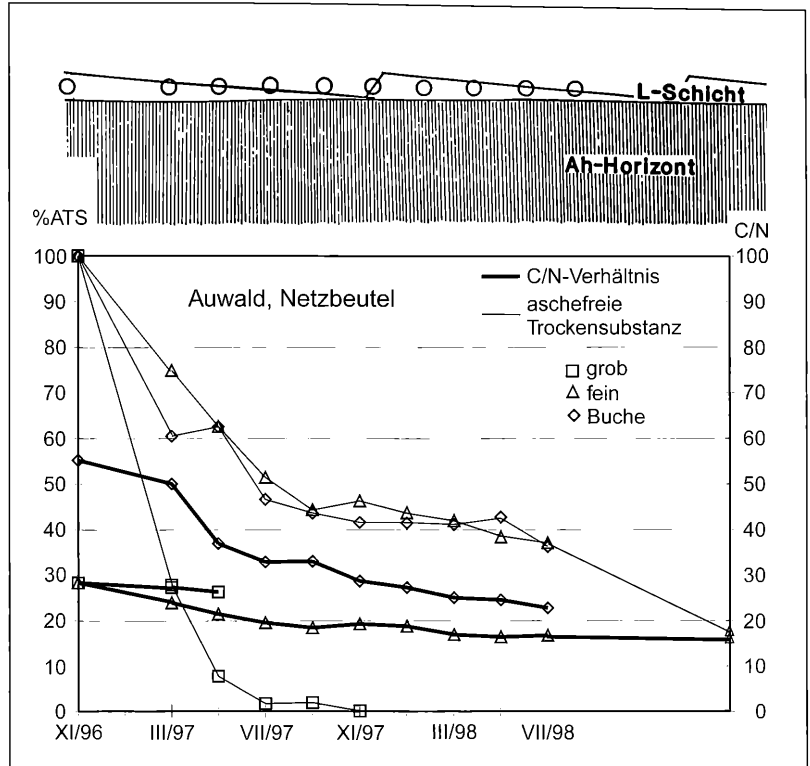


Abbildung 8. Abbau und C/N-Verhältnis von Linden-Ahorn-Laub und im Auwald bei Au am Rhein, Netzbeutelversuch 1996-1999. Das Buchenlaub stammt aus dem Moderbuchenwald und wurde in grobmaschigen Netzbeuteln im Auwald exponiert. Weitere Erklärung siehe Abbildung 1 und Text.

5. Primärwald bei Manaus – ein tropischer Regenwald

Bei einem Vergleich gemäßigter Breiten mit den Tropen kommt als erster und drastischer Unterschied derjenige des Klimas zum Tragen. Das höhere Niveau der Temperatur, ihre geringe jahreszeitliche Schwankung bei einer zumindest in den Regenwaldregionen über den größeren Teil des Jahres ausreichenden Wasserversorgung, schaffen die Voraussetzung für ein generell höheres Potential des Stoff- und Energieumsatzes.

Die Differenzierung geschieht hier vor allem auf der nächsten hierarchischen Ebene: Die Bodenqualität entscheidet, wie weit sich dieses höhere Potential manifestieren kann: Auf Lateritböden des zentralen Amazonasgebietes kommt es zu Steigerungen der Primärproduktion um das 2-3fache gegenüber unseren Breiten, auf den Podsolböden aus reinem, schneeweißen Quarzsand liegt sie eher im Bereich einer mediterranen Macchie.

Der Primärwald auf unserer Versuchsfläche bei Manaus steht auf Lateritboden (= Ferralsol mit Eisen- und Aluminiumoxiden als dominierenden Bestandteilen) und ist ein typischer, nicht oder wenig gestörter Hochwald. Als Material für die Netzbeutelversuche wurde

das Laub von *Vismia guayanensis* verwendet, ein mehrere Meter hoher Strauch, der im Sekundärwald und auf den Kulturflächen dominiert und vereinzelt auch im Primärwald vorkommt. Er bot die Möglichkeit, eine hinreichend große Menge einheitlichen Falllaubs zu erhalten, was wegen der fehlenden Synchronität des Laubabwurfs und der Heterogenität des Baumbestandes in den Tropen generell schwierig ist.

Zum Ende der Trockenzeit 1997 und der Regenzeit 1998 wurde je ein Abbauversuch angesetzt. Die Auswertung der Versuche ist abgeschlossen, die Daten sind aber bisher nur im unveröffentlichten Abschlussbericht niedergelegt (HÖFER & LUIZÃO 2000).

Die Abbaukurven (Abb. 9) bestätigen die Vorstellung, dass der Streuabbau in Tieflandregenwäldern im Allgemeinen rascher abläuft als in gemäßigten Breiten, dass es aber eine breite Überlappung gibt und zwar sowohl der Bandbreiten der Abbaukapazität der Standorte, als auch der Bandbreiten der Ressourcen, d.h. zwischen der langsamst abbaubenden tropischen Blattart und der raschest abbaubenden in den gemäßigten Breiten (LODGE et al. 1996). Der Abbau des *Vismia*-Laubes in unserem Versuch vollzog sich unter 2 negativen Grenzbedingungen: Extreme Trockenheit 1997 durch das El Niño-Phänomen und *Vismia* als ausgesprochen schwer abbaubare Laubart.

Der Abbau verlief halb so rasch wie in unserem Auwald, aber immer noch um ein Mehrfaches rascher als im Moderbuchenwald. Man darf annehmen, dass rasch abbaubare Blattarten im tropischen Regenwald mindestens die Abbaugeschwindigkeit unserer Auwaldarten erreichen. Auch darüber hinaus gibt es deutliche Parallelen zu unseren Auwaldverhältnissen: Die Kurven für mittlere und feine Maschenweite decken sich weitgehend, weichen aber beide hochsignifikant von derjenigen der groben Maschenweite ab.

Die Bodenfauna spiegelt die geschilderten Unterschiede im Streuabbau zwischen den drei Standorten wider (Tab. 2). Für den tropischen Regenwald zeigen die Aufnahmen auf der Basis von 8 Probestimmen einen hohen Biomasseanteil der Makrofauna und einen niedrigen Anteil der Mesofauna, besonders der En-

chyträren. Trotz ihrer geringen Abundanz dominieren biomassemäßig die großen Regenwürmer aus der Familie der Glossoscoleciden mit einer Körperlänge bis ca. 1 m. Im Vergleich mit den Wäldern der gemäßigten Breiten treten aber vor allem die Arthropoden wie Diplopoden, Schaben und – als typische Tropentiere – besonders Termiten hervor.

Aus den Abbaukurven ergibt sich, dass der Abbau im Regenwald offensichtlich ähnlich deutlich von der Makrofauna bestimmt wird wie in unserem Auwald, bei einer gewissen Verschiebung der Leistung von den Oligochäten zu den Arthropoden. Diese verhältnismäßig starke Beteiligung der Makroarthropoden dürfte auch die Ursache sein für die sehr große Schwankungsbreite der Abbauwerte in den grobmaschigen Netzbeuteln im Primärwald; denn schließt man die Makrofauna in den mittel- und feinmaschigen Netzbeuteln aus, dann reduziert sich die Schwankungsbreite auf eine aus vielen Untersuchungen bekannte, wesentlich niedrigere Größenordnung (Abb. 9). Wie oben erwähnt, handelt es sich bei den Makroarthropoden hauptsächlich um Termiten, also um soziale Insekten, die sich in Nestern und deren Umgebung konzentrieren. So ist zu erwarten, dass sich an Stellen, an denen z. B. streufressende Termiten gehäuft auftreten, der Abbau beschleunigt, während er sich andererseits bei einer Anhäufung von räuberischen Ameisen verlangsamen sollte, wenn diese Saprophage jagen, vertreiben oder fernhalten. Und schließlich konzentriert sich die Abbauleistung der Regenwürmer ebenfalls auf einzelne, große Individuen, die die Fläche keineswegs so „abdecken“ können wie etwa die Regenwurmfauna im heimischen Auwald.

Entgegen früheren Annahmen nach ersten Stichproben, dass „die Detritivoren weitgehend auf Pilznahrung übergehen“ und deshalb „fast sämtlich als Folgezersetzer einzustufen“ seien (BECK 1972), dürfte die Makrofauna mit den Mikroorganismen als Primärzersetzer interagieren. Und auch die noch darüber hinausgehende Vorstellung, dass der kurzgeschlossene Nährstoffkreislauf in Tropenwäldern weitgehend ohne Beteiligung der Fauna von statten ginge (WENT & STARK 1968), ist nach den Ergebnissen des Netzbeutelversuchs nicht mehr zu halten.

6. Schlussfolgerungen

Die Geschwindigkeit des Streuabbaus in den als Beispiel vorgestellten Wäldern der gemäßigten Breiten korreliert deutlich mit der Biomasse der streubewohnenden, saprophagen Bodenfauna: Mit der Verfünfachung ihrer Biomasse zwischen Moderbuchenwald und Buchenmischwald verringert sich die Dauer des strukturellen Abbaus, die etwa dem Erreichen des 65-70%-Niveaus abgebauter Blattmasse entspricht, etwa von 4,5 auf 0,3 Jahre, also um den Faktor 15.

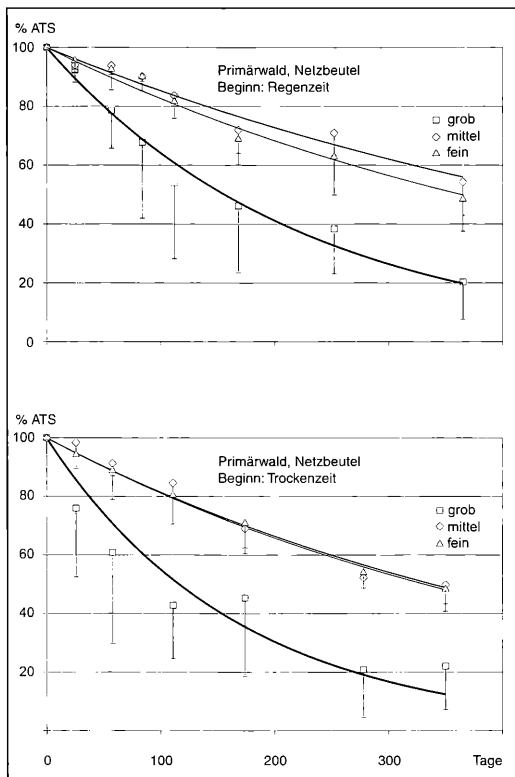


Abbildung 9. Abbau von *Vismia*-Laub im tropischen Regenwald auf der Versuchsfläche bei Manaus (Amazonas, Brasilien). Netzbeutelversuch 1997 – 1999; oben: 1. Abbauserie, Beginn Oktober 1997, unten: 2. Abbauserie, Beginn April 1998. Angegeben ist die verbleibende Blattmenge in den Netzbeuteln als aschefreie Trockensubstanz. Aufgetragen sind die Mittelwerte aus jeweils 7 Netzbeuteln und die Standardabweichung sowie die berechneten Regressionskurven (nach Daten von HÖFER & LUIZÃO 2000).

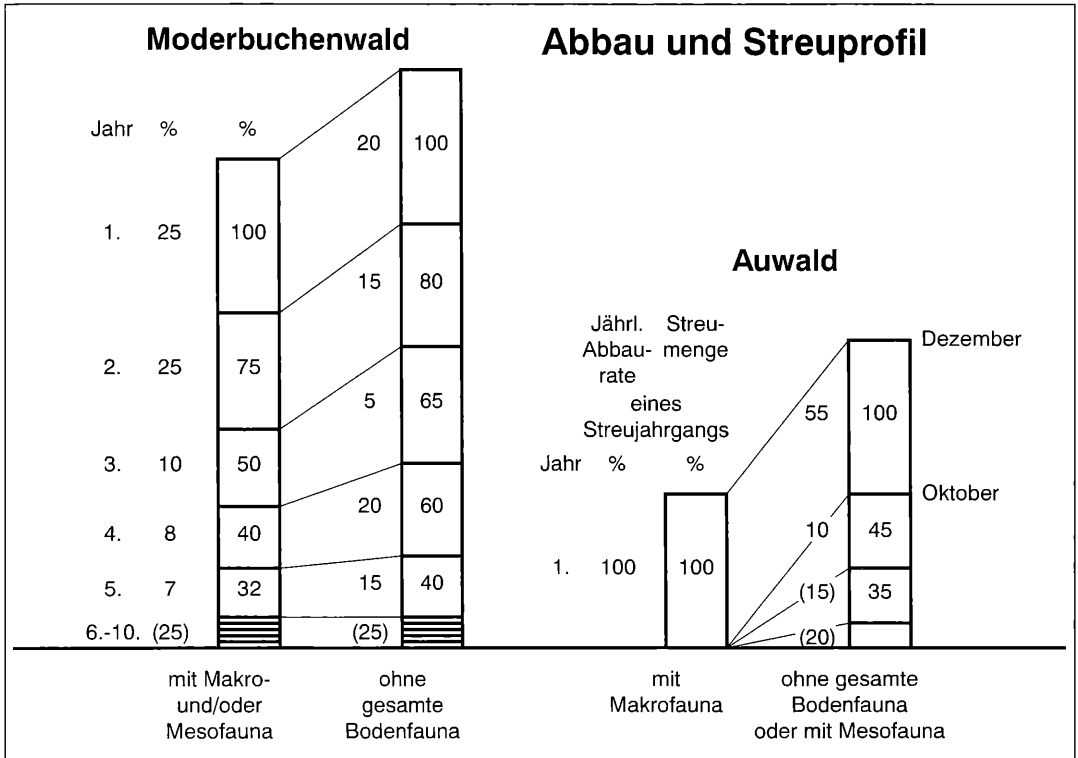


Abbildung 10. Schema des normalen Abbaus und Streuprofiles im Moderbuchenwald und Auwald (jeweils linke Säulen) und deren Änderung durch Ausschluss der Bodenfauna (jeweils rechte Säulen). Die Zahlen geben das Schicksal eines Streujahrgangs wieder. Ausgehend von 100% nach dem Laubfall (Dezember), bleibt nach dem Abbau mit der links angegebenen Abbauraten im jeweiligen Folgejahr die in den Säulen angegebene Streumenge übrig (gemessen im Oktober vor dem neuerlichen Laubfall). Da der Abbau des frischen und der zurückliegenden Streujahrgänge gleichzeitig stattfindet, ergibt die Addition der jeweils verbleibenden Streumengen die tatsächliche Gesamtmächtigkeit des Streuprofiles.

Die Zunahme der Biomasse geht ausschließlich auf das Konto der Makrofauna, die Biomasse der Mesofauna nimmt vom Moderbuchenwald zum Auwald sogar ab. Betrachtet man die Rolle der Bodenfauna innerhalb des Abbaugeschehens, dann kann man zwar nicht jede Art der saprophagen Makrofauna als Primärersetzer bezeichnen, aber umgekehrt rekrutieren sich die Primärersetzer zu einem Großteil aus der Makrofauna, während unter der Mesofauna die Sekundärersetzer dominieren. Das heißt, dass die Steuerung des Abbaus in qualitativer, aber ganz erheblich auch in quantitativer Hinsicht zunächst und hauptsächlich von der Makrofauna bestimmt wird. Das Abbausystem in Wäldern der gemäßigten und tropischen Breiten hat sich evolutiv so optimiert, dass es in der Lage ist – und dies im mehrjährigen Mittel auch tut –, die anfallende Streu vollständig abzubauen. Dies ist wahrscheinlich eine essentielle Voraussetzung für die Existenz von Wäldern. In nährstoffreichen, hochproduktiven Wäldern der gemäßigten Breiten gelingt dies innerhalb von 0,5 bis

1 Jahr (Abb. 10, Auwald, linke Säule). Unter ungünstigeren Voraussetzungen, vor allem seitens der Boden- und Ressourcenqualität, verlangsamt sich der strukturelle Abbau eines Streujahrgangs zwar auf fünf, sechs und mehr Jahre, in der Addition der Abbauraten der Jahrgänge im Streuprofil ergibt sich aber ebenfalls ein vollständiger Abbau der jährlichen Streuproduktion innerhalb eines Jahres (Abb. 10, Buchenwald, linke Säule). Denn während die oberste Streulage, nach dem Laubfall im Dezember noch zu nahezu 100 % vorhanden, im 1. Jahr um 25 % abgebaut wird, werden ja gleichzeitig die zu Beginn des zweiten Jahres noch verbliebenen 75 % des vorangegangenen Streujahrgangs ebenfalls um 25 % abgebaut und die des vorvorangegangenen Streujahrgangs um weiter 10 %, so daß sich in der Addition der Abbauraten über das ganze Streuprofil ca. 100 % ergeben. Je geringer die Bedeutung der Bodenfauna, desto geringer ist naturgemäß auch die Wirkung, wenn sie ausgeschaltet wird. Im Moderbuchenwald ist die Mikroflora, vertreten vor allem durch saprophytische Pil-



Abbildung 11. Mit Epiphyten überwachsener Baum im tropischen Regenwald bei Manaus.

ze, beim primären Abbau der Blattstrukturen absolut dominierend. Infolge der Ursachenkette – Nährstoffmangel → schlechte Ressourcenqualität → geringe Biomasse und geringe Leistung der Makrofauna – ist der strukturelle Abbau extrem verlangsamt. Dadurch bildet sich eine mächtige Streuauflage, in der die Mesofauna über Jahre hinweg solche Populationsstärken aufbauen kann, dass normalerweise etwa die Hälfte der Leistung der Bodenfauna auf ihr Konto geht und sie bei Ausfall der Makrofauna deren Leistung durch Steigerung der Populationsstärken sogar mit

weitgehend übernehmen kann. Ihre Leistung besteht dabei hauptsächlich in der Optimierung der Abbauleistung der Mikroflora durch Beweidung (BECK 1983). Selbst das weitgehende Ausschalten der Bodenfauna – die Mikrofauna mit der leistungsstarken Gruppe der Protozoen wird dabei funktionell mit der Mikroflora zu den Mikroorganismen zusammengefasst – bringt das Abbausystem im Moderbuchenwald nicht allzusehr aus dem Gleichgewicht, obwohl die nicht sonderlich dramatisch aussehende Differenz in der Gesamtmächtigkeit der Streuauflage täuschen kann (Abb. 10,

Buchenwald, rechte Säule). Zum einen gehen die hier dargestellten quantitativen Änderungen auch mit erheblichen qualitativen Umstrukturierungen der gesamten Organismengemeinschaft, der Pilze (KJÖLLER & STRUVE 1982) ebenso wie der Bodenfauna (BECK et al. 1988) einher, zum anderen kann beispielsweise eine weitere Zunahme der eh schon beträchtlichen Streumächtigkeit die Naturverjüngung völlig unterbinden und damit die Existenz des Buchenwaldes an diesem Standort in Frage stellen. Bei der im ausgewachsenen Hallenwald vorhandenen Streudecke vertrocknen nämlich die Buchenkeimlinge in der Regel, bevor sie mit ihrer Primärwurzel die wasserführende Mineralbodenschicht erreichen, eine Tendenz, die durch weitere Zunahme der Streumächtigkeit noch verstärkt würde.

Im Auwald ist das gesamte Abbausystem auf die Regenwürmer ausgerichtet. Der Ausschluss der Makrofauna allein bewirkt eine dramatische Abbauverzögerung. Offenbar sind die Mikroorganismen – angesichts des hohen pH-Wertes im Auwald bei weitem nicht in dem Maße von saprophytischen Pilzen dominiert wie im Moderbuchenwald – auf die Vor- und Mitarbeit der Makrofauna angewiesen, um ihre volle Wirkung entfalten zu können; denn wären die Regenwürmer lediglich Konkurrenten um das Nahrungssubstrat, dann müssten die Mikroorganismen bei Ausschluss derselben das zusätzliche Nahrungsangebot wesentlich rascher nutzen. In dem uns bisher überschaubaren Zeitraum von 3 Jahren ist keinerlei Zunahme der Aktivität der Mikroorganismen, vergleichbar derjenigen im Moderbuchenwald nach 3 Jahren, zu beobachten.

Auch die Hinzunahme der Mesofauna ändert nichts an der Verzögerung des Abbaus. Diese Tiere sind überwiegend Sekundärzersetzer und auf die Vorarbeit der Makrofauna und Mikroorganismen angewiesen. Im Auwald sind sie außerdem, wie oben erwähnt, meist K-Strategen, eingemischt in die Lücken zwischen Makrofauna und Mikroorganismen, die das zusätzliche Substratangebot nicht durch rasche Erhöhung ihrer Populationsdichten nutzen können, zumal das nicht konditionierte Nahrungssubstrat für sie nur schwer erschließbar sein dürfte.

Es ist zu vermuten, dass der Ausfall der Makrofauna im Auwald erst nach einer Vervielfachung der Abbauezeit kompensiert wird. Ob sich dann ein stabiles neues Gleichgewicht mit dauerhafter Streuauflage herausbilden kann, darüber lässt sich nur spekulieren. Mit einiger Wahrscheinlichkeit gelingt dies nicht mehr innerhalb des vorliegenden Systems, sondern nur durch Änderung desselben und dann wäre es nicht mehr dieser Auwald, wenn überhaupt ein Wald.

Zwischen diesen Extremen – wobei das Extrem auf Seiten des Moderbuchenwaldes noch durch Nadelwälder mit mächtigen Rohhumusaufgaben übertroffen wird – gibt es einen fließenden Übergang von der alles bestimmenden Leistung der Makrofauna im Auwald

bis hin zur weitgehenden Übernahme des Faunenanteils der Abbauleistung durch die Mesofauna in Moder- und Rohhumuswäldern (EIJSSACKERS & ZEHNDER 1990).

In den nährstoffreichen, Makrofauna-dominierten Mulla-wäldern genügt der undifferenzierte, rasche Abbau mit der Grobsteuerung durch die Makrofauna, besonders der Regenwürmer. Die Nährstoffe werden durch die hohe Adsorptionskapazität im A_h -Horizont festgehalten oder aus Verwitterung nachgeliefert oder – im Fall unseres Auwaldes – von Zeit zu Zeit durch frische Sedimente ergänzt.

In den nährstoffarmen Moder- und Rohhumuswäldern würde ein solch rascher Abbau zu erheblichen Nährstoffverlusten führen angesichts der geringen Adsorptionskapazität der meist sandigen Böden. Hier ist die Streuauflage selbst nicht nur Ort des Abbaus, sondern gleichzeitig auch Speicher für die frei werdenden Nährstoffe und Lebensraum für die Bodenfauna (WAGENER et al. 1998). Der langsame Abbau und die dadurch sich ansammelnde vielschichtige Streuauflage erlauben oder brauchen eine Feinsteuerung durch die Mesofauna, die diese durch hohe Diversität und große Individuenzahlen gewährleistet.

Und wie funktioniert das System im tropischen Regenwald? Er ist – von den gemäßigten Breiten aus betrachtet – in der paradoxen Situation einer oft extremen Nährstoffarmut und geringen Adsorptionskapazität, vergleichbar unseren Moder- oder Rohhumuswäldern am einen Ende der Abbauskala, und extrem raschem, Makrofauna-dominierten Abbau, vergleichbar unseren L- oder A-Mulla-wäldern am anderen Ende der Skala.

Ein Schlüssel zur Auflösung dieses Paradoxons dürfte mit dem Begriff „Filtersystem“ verbunden sein (FITTKAU 1973 b, KLINGE 1973). Wir haben uns in unseren Untersuchungen im Primärwald auf den Abbau am Boden konzentriert; er spielt für den von unserem Forschungsprojekt vorgegebenen Vergleich mit Sekundärwäldern und Plantagen die wichtigste Rolle. Aber der Abbau im tropischen Regenwald beginnt bereits im Kronenraum auf Ästen, in Astgabeln und Hohlräumen, entlang der Stämme in Epiphyten und dem Feinaufwuchs von Moosen und Flechten (Abb. 11) und im Inneren der lebenden Stämme selbst, von denen eine beträchtlicher Teil bis in Höhen von 5-10 und mehr Metern hohl ist. Alle diese Strukturen stellen zugleich Nährstofffilter dar. Alles, was nicht schon im Stamm- und Kronenraum festgehalten, sondern durch Regen auf den Boden gewaschen wird, und das, was am Boden durch den Abbau freigesetzt wird, wird dann noch durch eine meist extrem dichte Wurzelmatte aufgesogen. Innerhalb dieses Systems spielt die ganze Vielfalt der Bodenfauna, im Stamm- und Kronenraum auch die der Mesofauna, eine Rolle.

Und wahrscheinlich ist noch eine ganz andere Rolle der Bodenfauna, insbesondere der Makrofauna, ein-

zukalkulieren: diejenige der Tierkörper selbst als Nährstoffspeicher – besonders augenfällig bei den Riesenregenwürmern – und die ihrer Nester und Bauten – vor allem bei Termiten und Ameisen –, in deren Wandmaterial und Pilzkulturen beträchtliche Nährstoffvorräte gespeichert sind. Ein solches System der Nährstoffspeicherung mit sogar nur einer einzigen Tiergruppe, den Kaimanen, als Schlüsselgruppe, hat FITTKAU (1973 a) für den mit den Regenwäldern korrespondierenden Lebensraum, die ebenfalls extrem nährstoffarmen terra firme-Seen im zentralen Amazonasgebiet beschrieben.

Danksagung

Ich danke allen Mitarbeitern, die über die langen Zeiträume der Untersuchungen hinweg bei den Probenahmen im Freiland geholfen, das Probenmaterial bearbeitet, Tiere bestimmt, Analysen durchgeführt haben und damit weitaus detailliertere Grundlagen erarbeitet haben, als in dem vorliegenden Übersichtsartikel dargestellt werden konnten. Stellvertretend für viele seien die Technischen Assistentinnen ANNEDORE THAL, SABRINA SANDERMANN und besonders FRANZISKA MEYER genannt, die unzählige Proben im Labor extrahiert, ausgelesen und dabei die Oribatiden auf Artneveau vorbestimmt sowie das Probensubstrat gewogen, gemahlen und analysiert haben. Für viele Diskussionen über Inhalte dieses Artikels und für die Durchsicht des Manuskripts danke ich den Mitarbeitern im SHIFT-Projekt, den Drs WERNER HANAGARTH, HUBERT HÖFER, CHRISTOPHER MARTIUS und JÖRG RÖMBKE. Für die mehrfache finanzielle Förderung der Arbeiten danken wir dem vormaligen BMFT und dem heutigen BMBF sowie der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Literatur

- Beck, L., (1972): Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes. – *Amazoniana*, **3**: 69-132; Kiel.
- Beck, L., (1983): Zur Bodenbiologie des Laubwaldes. – *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1983: 37-54; Stuttgart.
- Beck, L. (1993): Zur Bedeutung der Bodentiere für den Stoffkreislauf in Wäldern. – *Biologie in unserer Zeit*, **23** (5): 286-294; Weinheim.
- Beck, L. & BRESTOWSKY, E. (1980): Auswahl und Verwertung verschiedener Fallaubarten durch *Naisius asellus* (Isopoda). – *Pedobiologia*, **20**: 428-441; Jena.
- Beck, L., DUMPERT, K., FRANKE, U., MITTMANN, H.-W., RÖMBKE, J. & SCHÖNBORN, W. (1988): Vergleichenden ökologische Untersuchungen in einem Buchenwald nach Einwirkung von Umweltchemikalien. – In: SCHEELE, B. & VERFONDERN, M. (Hrsg.): Auffindung von Indikatoren zur prospektiven Bewertung der Belastbarkeit von Ökosystemen, Bd. 9; *Spez. Ber. KfA Jülich*, **439**: 548-701; Jülich.
- Beck, L., GASPAROTTO, L., FÖRSTER, B., FRANKLIN, E., GARCIA, M. B., HARADA, A., HÖFER, H., LUIZÃO, F., LUIZÃO, R., MARTIUS, C., DE MORAIS, J. W., OLIVEIRA, A. & RÖMBKE, R. (1998 a): The role of soil fauna in litter decomposition in primary forests, secondary forests and a polyculture plantation in Amazonia (SHIFT Project ENV 52): Methodological considerations. – *Proceedings III Workshop SHIFT, Manaus, Brazil, 15.-19.3.1998*: 471-481; Bonn (BMBF).
- Beck, L., HÖFER, H., MARTIUS, C., GARCIA, M. B., FRANKLIN, E. & RÖMBKE, R. (1998 b): Soil fauna and litter decomposition in primary and secondary forests and polyculture system in Amazonia - study design and methodology. – *Proceedings III Workshop SHIFT, Manaus, Brazil, 15.-19.3.1998*: 463-469; Bonn (BMBF).
- Beck, L., HÖFER, H., MARTIUS, C., RÖMBKE, J. & VERHAAGH, M. (1997): Aspekte der Bodenbiologie tropischer Regenwälder. – *Geogr. Rundsch.*, **49**: 24-31; Braunschweig.
- DUNGER, W. & FIEDLER, H. J. (1997): Methoden der Bodenbiologie, 2. Aufl. – 539 S.; Jena, Stuttgart (G. Fischer).
- EIJSACKERS, H. & ZEHNDER, A. J. B. (1990): Litter decomposition: a Russian matriochka doll. – *Biogeochemistry*, **11**: 153-174; Dordrecht.
- FITTKAU, E. J., (1973 a): Crocodiles and the nutrient metabolism of Amazonian waters. – *Amazoniana*, **4**: 103-133; Kiel.
- FITTKAU, E. J., (1973 b): Artenmannigfaltigkeit amazonischer Lebensräume aus ökologischer Sicht. – *Amazoniana*, **4**: 321-340; Kiel.
- FRANKE, U. (1989): Lebensraum Buchenwaldboden 5. Die Makrofauna. – *Verh. Ges. Ökol.*, **17**: 71-75; Göttingen.
- HÖFER, H. & LUIZÃO, F. (2000): Decomposition in litterbags and minicollectors. In: BECK, L. & GASPAROTTO, L. (Eds.): *Soil Fauna and Litter Decomposition in Primary and Secondary Forests and in a Mixed Culture System in Amazonia*. Final Report 1996-1999: 214-228; Karlsruhe.
- KJÖLLER, A. & STRUWE, S. (1982): Microfungi in ecosystems: Fungal occurrence and activity in litter and soil. – *Oikos*, **39**: 389-422; København.
- KLINGE, H. (1973): Struktur und Artenreichtum des zentralamazonischen Regenwaldes. – *Amazoniana*, **4** (3): 283-292; Kiel.
- LAVELLE, P., BLANCHART, E., MARTIN, A., SPAIN, A., TOUTAIN, F., BAROIS, I. & SCHAEFER, R. (1993): A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics. – *Biotropica*, **25** (2): 130-150; Lawrence, Kansas.
- LODGE, D. J., HAWKSWORTH, D. L. & RITCHIE, B. J. (1996): Microbial Diversity and Tropical Forest Functioning. – In: ORIANI, G. H., DIRZO, R. & CUSHMAN, J. H. (Eds.): *Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Forests*: 69-100; Berlin, Heidelberg (Springer).
- RÖMBKE, J. (1985): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 6. Die Regenwürmer. – *Carolinea*, **43**: 93-104; Karlsruhe.
- RÖMBKE, J. (1989): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 12. Die Enchytraeen. – *Carolinea*, **47**: 55-92; Karlsruhe.
- RÖMBKE, J., HÖFER, H., MARTIUS, C., FÖRSTER, B., FRANKLIN, E., GARCIA, M. & BECK, L. (1998): Die Rolle der Bodenfauna beim Streuabbau in Primär- und Sekundärwäldern und einer Holz-Mischkulturplantage in Amazonien (SHIFT-Projekt ENV 52). Methodische Überlegungen. – In: MARKERT, B. & OEHLMANN, J. (Hrsg.): *Ökosystemare Ansätze in der Ökotoxikologie*. 3. Deutschsprachige SETAC Europe-Tagung.
- RÖMBKE, J., MELLER, M. & GARCIA, M. (1999): Earthworm densities in central Amazonian primary and secondary forests and a polyculture forestry plantation. – *Pedobiologia*, **43**: 518-522; Jena.
- WAGENER, S. M., OSWOOD, M. W. & SCHIMEL, J. P. (1998): Rivers and Soils: Parallels in Carbon and Nutrient Processing. – *BioScience*, **48**: 104-108; Washington, D.C.
- WENT, F. W. & STARK, N. (1968): Mycorrhiza. – *BioScience*, **18**: 1035-1039; Washington, D.C.