

AUSWIRKUNGEN ORGANOMINERALISCHER DÜNGER AUF BODENORGANISMEN DES BÖHMERWALDES IN OBERÖSTERREICH

EFFECTS OF ORGANICALLY ENRICHED MAGNESITE FERTILIZERS ON SOIL ORGANISMS OF THE BOHEMIAN FOREST IN UPPER AUSTRIA

E. AESCHT* und W. FOISSNER**

* Biologiezentrum, Oberösterreichisches Landesmuseum,
J.-W.-Klein-Strasse 73, A-4040 Linz

** Universität Salzburg, Institut für Zoologie,
Hellbrunnerstrasse 34, A-5020 Salzburg

SUMMARY

The effects of organically enriched magnesite fertilizers on soil organisms of a declining spruce forest (Upper Austrian part of the Bohemian Forest) were investigated during a 5-y-period using a completely randomized block design. For revitalization 2000 kg ha⁻¹ BIOMAG® (90% magnesite and 10% dried fungal biomass; „biomag plots“) and 3000 kg ha⁻¹ BACTOSOL® (dried bacterial biomass) + 2000 kg ha⁻¹ biomag („bactosol-biomag plots“), respectively, were applied once to an old and a young stand. The treatments caused a mean pH-rise of about 0.9 units. The biomasses of testaceans and the individual numbers of ciliates significantly decreased in some variants. Likewise, community structures were changed: individual numbers of acidophilic testacean species decreased, circumneutral species increased; mycophagous and bacterivorous ciliates increased or decreased depending on species. These changes could be related, apart from the pH-increase, to altered numbers and kinds of food organisms, viz. fungi and bacteria, as indicated by an increased catalase and protease activity and a decreased phosphatase and cellulolytic activity. The abundances of rotifers and proturans significantly increased in the bactosol-biomag plots of the old stand, those of earthworms in all treatments. Nematodes, mites, springtails, and enchytraeids were hardly affected. In general, soil fauna and enzyme activities were influenced more distinctly by the bactosol-biomag than by the biomag treatment.

KEY WORDS: Norway spruce forest, soil fauna, soil enzymes, organic and magnesite fertilizers, organo-mineral fertilizers.

ZUSAMMENFASSUNG

In einer fünfjährigen Studie wurden die Auswirkungen organisch angereicherter Magnesitdünger auf Bodenorganismen des oberösterreichischen Teils des Böhmerwaldes untersucht. Der Versuchsplan entsprach einer vollständig randomisierten Blockanlage. In einem jungen und einem alten Bestand, die beide neuartige Waldschäden aufwiesen, wurden jeweils 2000 kg ha⁻¹ BIOMAG® (90% Magnesit und 10% getrocknete Pilzbiomasse; „Biomag-Variante“) und 3000 kg ha⁻¹ BACTOSOL® (getrocknete Bakterienbiomasse) + 2000 kg ha⁻¹ Biomag („Bactosol-Biomag-Variante“) aufgebracht. Die Behandlung bewirkte einen pH-Anstieg von etwa 0.9 Einheiten. Die Biomassen der Schalenamöben (Testaceen) und die Individuenzahlen der Wimpertiere (Ciliaten) verringerten sich in einigen Varianten signifikant. Ihre Gemeinschaftsstrukturen veränderten sich ebenfalls: bei den säuretoleranten Testaceen-Arten verminderte sich die Individuenzahl, während sie bei den circumneutralen Arten anstieg; bei den Ciliaten zeigten je nach Art Pilz- und Bakterienfresser erhöhte oder verminderte Abundanz. Diese Änderungen sind, abgesehen vom pH-Anstieg, auf Veränderungen in der Anzahl und Art der Nahrungsorganismen, nämlich Pilze und Bakterien, zurückzuführen, worauf erhöhte Katalase- und Proteaseaktivitäten und verminderte Phosphatase- und Zellulaseaktivitäten hinweisen. Die Abundanz der Rädertiere (Rotatorien) und Beintastler (Proturen) erhöhten sich in der Bactosol-Biomag-Variante des Altbestandes signifikant, die der Regenwürmer in allen Behandlungen. Fadenwürmer (Nematoden), Milben (Acari), Springschwänze

(Collembolen) und Enchyträen wurden kaum beeinflusst. Generell zeigte die Bactosol-Biomag-Düngung deutlichere Effekte als die Biomag-Variante.

STICHWÖRTER: Fichtenwald, Bodentiere, Bodenenzyme, organische Dünger, Magnesitdünger, organomineralische Dünger.

1 EINLEITUNG

Der Böhmerwald weist neuartige Waldschäden auf, die unter anderem mit Magnesiummangel zusammenhängen (Katzensteiner et al., 1992). Ähnliche Schädigungen sind weltweit zu beobachten, besonders in industrialisierten Regionen. Düngung und Kalkung werden vielfach als geeignet angesehen, ernährungs- und depositionsbedingte Schäden zu mildern oder zu beseitigen (z. B. Huettl, 1989; Kilian und Glatzel, 1989). Diese Maßnahmen haben allerdings oft unerwünschte Nebenwirkungen, wie Nitratauswaschung, Mobilisierung von Schwermetallen und/oder Beeinträchtigung der Bodenlebewesen, vor allem wenn schnell lösliche Substanzen eingesetzt werden (Funke, 1986, 1991). Dünger mit langsamer Nährstofffreisetzung sollen diese Risiken minimieren (Kilian und Glatzel, 1989; Katzensteiner, 1991): Roh- und Kaustermagnesit werden beispielsweise bei Magnesiummangel und Bodenversauerung gegeben, während Zusätze von organischem Material das Bodenleben fördern sollen.

In einer interdisziplinären Studie wurden von 1987-1992 die Auswirkungen organisch angereicherter Magnesitdünger auf die Bodentiere, die Mykhorrisa und mikrobielle Parameter (Berreck und Haselwandter, 1994; Haselwandter und Berreck, in diesem Band) sowie die Bodenchemie und den Waldzustand untersucht (Katzensteiner, 1991; Katzensteiner et al., 1992; in diesem Band). Die bodenzoologischen Untersuchungen umfaßten alle wichtigen tierischen Streuzersetzer in sauren Nadelwäldern, nämlich Nacktarmöben (*Gymnamoebia*), Schalenamöben (*Testaceen*), Geißeltiere (*Flagellaten*), Wimpertiere (*Ciliaten*), Rädertiere (*Rotatorien*), Fadenwürmer (*Nematoden*), Milben (*Acarinen*), Springschwänze (*Collembolen*) und kleine Borstenwürmer (*Enchyträen*). Regenwürmer, Asseln und Tausendfüßer fehlen weitgehend in sauren Böden (Petersen und Luxton, 1982; Schauermann, 1985; Ellenberg et al., 1986; Schaefer, 1986, 1991; Meyer et al., 1989). Da nach pH-Regulierung aber häufig eine starke Zunahme der Regenwurmaktivität beobachtet wurde (Huhta, 1979; Schauermann, 1985; Persson, 1988; Makeschin, 1990, 1991), erfolgte fünf Jahre nach der Applikation der Spezialdünger eine zweimalige und zwei Jahre später eine einmalige Untersuchung dieser Tiergruppe. Besonders gründlich – auf Artniveau und in je etwa 300 Proben – wurden die tierischen Einzeller (Protozoen) bearbeitet, da sie in stark versauerten Böden über 50% der Zoomasse repräsentieren und deshalb große Bedeutung im Zerset-

zerkreislauf haben (Meisterfeld, 1980; Dunger, 1983; Funke, 1986; Foissner, 1987, 1994; Meyer et al., 1989; Schönborn, 1986a, b, 1992). Die Biomasse und Produktion der Schalenamöben (Testaceen) sind unter solchen Bedingungen sogar besonders hoch. Aktive Wimpertiere (Ciliaten) besiedeln die oberste Streuschicht und werden daher aufgebrachten Substanzen direkt ausgesetzt. Beide Protozoengruppen haben überdies relativ hohe Artenzahlen – jeweils um die 60 –, die potentiell einen weiten Bereich von Effekten indizieren. Auf die Nadelstreu (0-3 cm) bezogene enzyrobiologische Analysen sollten schließlich dazu beitragen, einige mögliche Einflußfaktoren auf die Protozoen genauer zu erfassen (Details siehe Aesch et al., 1993, 1994).

2 VERSUCHSFLÄCHEN, MATERIAL UND METHODEN

2.1 Beschreibung der Versuchsflächen und Versuchsanlagen

Die Versuchsflächen und die Düngungsvarianten wurden vom Institut für Waldstökologie der Universität für Bodenkultur (Univ.-Prof. Dr. Glatzel; Dr. Katzensteiner) und der Biochemie Kundl ausgewählt. Die beiden Probeflächen, ein älterer (>80 Jahre, Bärenstein) und ein jüngerer (>40 Jahre, Pfliegerwiese) Fichtenbestand, befinden sich im Revier Obernhof des Forstamtes Schlägl in etwa 1000 m Meereshöhe.

Eine detaillierte Charakterisierung der Böden und Versuchsflächen gibt Katzensteiner (in diesem Band), aus denen wir die wichtigsten Daten herausgreifen: Die Bodentypen reichen von pseudovergleyter Braunerde bis Semipodsol auf Eisgarner Granit. Die Bodenprofile und -eigenschaften sind in den beiden Beständen unterschiedlich: Der Humustyp ist Moder bis Rohhumus im Altbestand und Moder im Jungbestand; die Höhe der organischen Auflage variiert von 5-10 cm im alten Bestand und 2-7 cm im jungen; der A-Horizont mißt 12-18 cm bzw. 2-15 cm. Die Streuauflage enthält im alten Bestand 30000 kg Kohlenstoff, 1400 kg Stickstoff, 70 kg Phosphor, 100 kg Kalium, 90 kg Kalzium und 63 kg Magnesium pro Hektar; die entsprechenden Werte für den jungen Bestand sind 18500 kg Kohlenstoff, 900 kg Stickstoff, 45 kg Phosphor, 95 kg Kalium, 50 kg Kalzium und 73 kg Magnesium. Über die Temperatur- und Niederschlagswerte im Untersuchungszeitraum informiert Abbildung 1. Der Versuchsplan entspricht einer vollständig randomisierten (zufällig angeordneten) Blockanlage (vgl. Köhler et al., 1984; Sachs, 1984). Pro Bestand wurden 18 Standorte mittels Zufallszahlengenerator bestimmt, wobei jeder Block alle drei Varianten umfaßte.

2.2 Dünger und Düngungsvarianten

2.2.1 Düngerformen

- a) BACTOSOL®, vormalis ARA, getrocknete bakterielle Biomasse, Nährstoffzusammensetzung (laut Etikett 1987): rund 60% organische Substanz, 4-6% organisch gebundener Stickstoff, 3-5% Phosphor (P_2O_5), 3-5% Kalium (K_2O), 1.5-2.5% Magnesium (MgO) und 6% Kalzium (CaO).
- b) BIOMAG®, Zusammensetzung (laut Etikett 1987): 80% Rohmagnesit K 35, 10% Kaustermagnesit KM 85 und 10% Biosol. BIOSOL® besteht aus 70% getrockneter, granulierter Biomasse des niederen Pilzes *Penicillium chrysogenum*, 5-7% organisch gebundenem Stickstoff, 1-2 % Phosphor, 3-4% Kalium, 0.5-1.5% Magnesium, 3-5% Kalzium sowie Spurenelementen und Vitaminen.

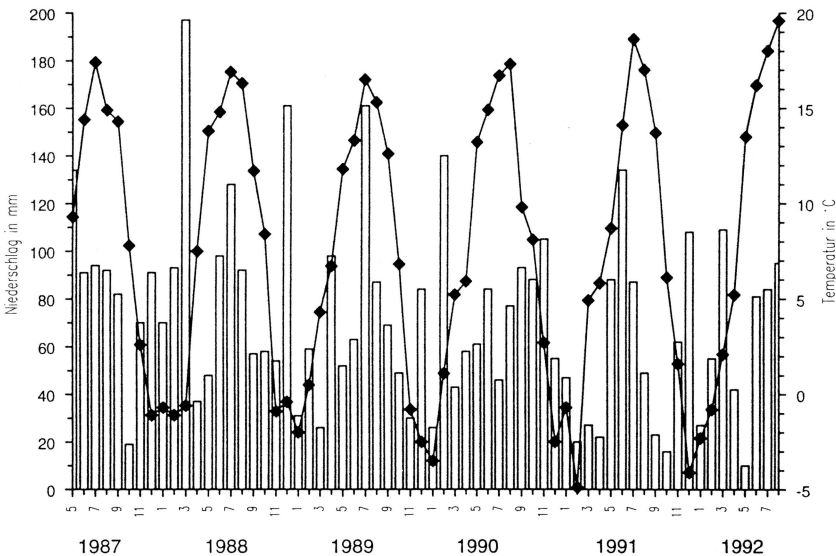


Abbildung 1: Monatsmittel der Niederschläge und Lufttemperatur für den Untersuchungszeitraum, aufgezeichnet in der Station Schlägl (750 m NN).

Figure 1: Monthly means of precipitation and air temperature during the investigation period, recorded from the station Schlägl (750 m above sea level).

2.2.2 Düngungsvarianten und deren Bezeichnung im Text

Die Düngung des alten Bestandes erfolgte am 3. 6. 1987, die des jungen von 4. - 6. 6. 1987.

[K] = ungedüngte Kontrolle des Altbestandes;

[k] = ungedüngte Kontrolle des Jungbestandes;

[M] = Biomag-Variante (20 kg 100 m⁻²) des Altbestandes;

[m] = Biomag-Variante (20 kg 100 m⁻²) des Jungbestandes;

[O] = Bactosol (30 kg 100 m⁻²)-Biomag (20 kg 100 m⁻²)-Variante des Altbestandes;

[o] = Bactosol (30 kg 100 m⁻²)-Biomag (20 kg 100 m⁻²)-Variante des Jungbestandes.

2.3 Probenahme und Untersuchungsmethodik

Die Düngung erfolgte in einem Radius von 5.64 m um Zentralstämme (33 im alten und 27 im jungen Bestand), die mit zwei gelben Kunststoffbändern und einer Nummer gekennzeichnet waren. Zur Probenahme stand somit ein Areal von 100 m² zur Verfügung. Die Probenahmen für die Mikrofauna erfolgten in der 1., 6., 19., 50., 70., 123., 177., 204. und 231. Woche nach der Düngung, für die Mesofauna zwei und fünf und für die Makrofauna fünf und sieben Jahre nach der Düngung (Tab. 1-3, 6). Es wurde vor allem die organische Auflage untersucht, wo die meisten Tiere konzentriert sind. Aufgrund von Literaturdaten wurden für die einzelnen Organismengruppen folgende Bodenschichten entnommen und getrennt ausgewertet:

0-3 cm (Spatel): Nackt- und Schalenamöben, Flagellaten, Ciliaten, Nematoden, Rotatorien;

0-5 cm (Stechzylinder B 4.8 cm): Milben, Collembolen;

0-9 cm (Metallrohr B 3 cm): Enchyträen;

3-9 cm (Metallrohr B 3 cm): Testaceen;

5-10 cm (Stechzylinder B 4.8 cm): Milben, Collembolen, Proturen;

Organische Auflage und A-Horizont: Regenwürmer.

Aus jeder Versuchsfläche wurden etwa 8 Teilproben (Einstiche) entnommen und kurz vor der Verarbeitung zu einer Mischprobe vereinigt. Weitere Details siehe Aesch et al. (1993, 1994).

2.3.1 Anorganische Parameter und Bodenenzyme

Je 50 g der Mischproben wurden zur Bestimmung der Bodenfeuchte (in % Feuchtmasse des Bodens) im Wärmeschrank bei 105°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Der pH-Wert wurde vom getrockneten Boden in 0.01 M CaCl₂-Lösung mit einer Glas-

(Kopeszki, 1993). Die Auslese-Effizienz des Berlese-Tullgren-Apparates wird mit 84% angegeben (Bird und Chatarpaul, 1986).

Zur Effizienz der Enchyträen-Austreibung mit der vereinfachten Wassertauchmethode gibt es keine exakten Versuche, jedoch lassen sich einige Arten bevorzugt oder nur damit gewinnen (Graefe, 1984). Diese von einem Spezialisten entwickelte Methode wird mittlerweile z. B. auch von der Arbeitsgruppe Univ.-Doz. E. Meyer, Institut für Zoologie der Universität Innsbruck, verwendet.

Zur Biomassebestimmung der Nacktarmöben, Flagellaten, Rotatorien, Nematoden, Mikroarthropoden und Enchyträen wurden Durchschnittswerte pro Individuum herangezogen (Persson et al., 1980) und mit der Abundanz pro Quadratmeter multipliziert. Die Konvertierung Feucht/Trockenmasse erfolgte ebenfalls nach diesen Autoren, nämlich mit dem Faktor 1/5 (= 20%).

Die Regenwürmer wurden nach der Probenahme in 4%igem Formaldehyd abgetötet und am selben Tag gewogen. Die Determination der Arten erfolgte nach Graff (1953) und Müller (1965).

2.4 Streuabbauversuch

In der Methodik folgten wir von 1987 bis 1991 Herlitzius (1980, 1983a, b), der uns auch die Streubehälter (PVC-Ringe mit einem Innendurchmesser von 12 cm und einer Höhe von 5 cm) zur Verfügung stellte. Die Unterseite war mit Gaze von 1100 µm Maschenweite bespannt, um Vertreter der Makrofauna auszuschließen. Als Testsubstanz verwendeten wir wegen seiner leichten Abbaubarkeit Hasellaub (*Corylus avellana*), und zwar 3.6 g Blatt-Trockenmasse je Streubehälter.

Im letzten Untersuchungsjahr wurde das Laub in markierten, 20 x 20 cm großen Beuteln aus Nylongaze („litter bags“) mit 1 mm Maschenweite exponiert. Die Beutel wurden in die Streuauflage eingegraben, wodurch die Bodenorganismen von allen Seiten einwandern konnten.

Alle Streubehälter wurden jeweils für ein Jahr exponiert.

2.5 Statistische und zooökologische Analyse

Die Prüfung auf Normalverteilung der Daten erfolgte mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test, jene auf Varianzgleichheit mit den Cochran-Test. Fallweise wurde eine Quadratwurzel-, log- oder log (x+1)-Transformation durchgeführt, um die Voraussetzungen der Varianzanalyse zu erfüllen. Ergab die zweifache Varianzanalyse einen Behand-

lungseffekt, folgten paarweise Vergleiche der Mittelwerte mit dem Grenzdifferenzen (LSD)-Test. Statistischen Verfahren und kritische Werte siehe Sachs (1984) und Köhler et al. (1984).

Zur näheren Kennzeichnung der Gemeinschaftstrukturen der Testaceen und Ciliaten wurden der Index von Morisita (1959) und einige andere Indizes (Renkonen's, Jaccard's, Bray und Curtis) verwendet, wobei der Kürze halber nur die Ergebnisse des am schärfsten trennenden Morisita-Index dargestellt werden. Zur Konstruktion der Dendrogramme diente die Upgma Clustermethode (Unweighted Pair-Group Method with arithmetic Averages; Sneath und Sokal, 1973).

Die Berechnungen erfolgten mit einem TI-52 SLR Taschenrechner von Texas Instruments und einem Commodore Personal Computer mit Hilfe des Software-Paketes Lotus 1-2-3.

3 ERGEBNISSE

3.1 Abiotische Faktoren (0-3 cm, 3-9 cm)

In der obersten Zone der Streuschicht (0-3 cm) stiegen im ersten Jahr nach der Düngung die pH-Werte hoch signifikant um mehr als eine Einheit von etwa 3 auf über 4 (Tab. 1). Die Kombination Bactosol und Biomag verursachte bis 1989, also etwa zwei Jahre lang, einen höheren pH-Anstieg als Biomag. Fünf Jahre nach der Düngung waren die pH-Werte der behandelten Flächen noch um 0.5-0.7 Einheiten höher als in den Kontrollen (Tab. 1). Die Untersuchung von Mischproben von je drei Wiederholungen pro Variante im Juni 1994, also sieben Jahre nach der Düngung, ergab für den Altbestand (etwa 0-3 cm) folgende pH-Werte: 3.3 [K], 3.4 [M] und 3.9 [O].

In 3-9 cm Bodentiefe zeichnete sich ein signifikanter pH-Anstieg erst ein und drei Jahre nach der Düngung im alten bzw. jungen Bestand ab (Tab. 1). Die verzögerte Reaktion im jungen Bestand ist sehr wahrscheinlich auf den viel dichteren Boden zurückzuführen; dort wiegt ein Quadratmeter etwa 53 kg gegenüber 32 kg im alten Bestand (entsprechend Lagerungsdichten von 0.88 bzw. 0.53 g cm⁻³). Die pH-Mittelwerte aller gedüngten Blöcke und Untersuchungsjahre waren im Altbestand um 0.3 und im jungen Bestand um 0.1 Einheiten höher als in den Kontrollen (Tab. 1).

Innerhalb der ersten vier Jahre war in den Kontrollen tendenziell ein Absinken des pH-Wertes (d.h. eine zunehmende Versauerung) zu verzeichnen; in beiden Beständen wurden 1991 in 3-9 cm Bodentiefe mit pH 2.2 bzw. 2.8 die niedrigsten Mittelwerte des

Untersuchungszeitraumes gefunden (Tab. 1). 1992 war dagegen auch in den Kontrollen eine deutliche Milderung der sauren Bodenverhältnisse um 0.2-0.7 Einheiten zu verzeichnen (gegen Meßfehler sprechen u.a. die gestiegenen Katalase- und Phosphatase-Aktivitäten); Behandlungsunterschiede wurden dadurch vielleicht etwas verwischt. Insgesamt war die organische Auflage aller Untersuchungsflächen mit pH-Werten zwischen 3.0 und 3.9 (Extremwerte 1992) jedoch nach wie vor als sehr stark sauer einzustufen (Scheffer und Schachtschabel, 1982).

Tabelle 1: Auswirkung der Dünger auf die Bodenreaktion (arithmetische Mittel von je 6 Wiederholungen). K, k = Kontrolle; M, m = Biomag-Variante; O, o = Bactosol-Biomag-Variante; Großbuchstaben bezeichnen die Düngungsvarianten im alten Bestand, Kleinbuchstaben jene im jungen. Neben den Mittelwerten sind jene Varianten angegeben, zu denen ein signifikanter Unterschied besteht ($p < 0.1$; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$).

Table 1: Effect of fertilizers on soil reaction (arithmetic means from 6 replicates). K, k = control; M, m = biomag treatment; O, o = bactosol-biomag treatment; capital letters designate the old stand, low letters the young stand. Those variants which differ significantly are shown beside the means ($p < 0.1$; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$).

Parameter	Serie	K	M	O	k	m	o
PH-WERT	6/87	2.96	3.63 K***O***	4.33 K***M***	3.06	3.83 k*	3.95 k***
CaCl ₂ (0-3 cm)	7/87	2.98	3.58 K***O***	4.03 K***M***	3.12	3.71 k***o***	4.19 k***m***
	10/87	2.84	3.71 K***O***	4.05 K***M***	3.06	3.88 k***	4.10 k***
	5/88	2.86	3.83 K***O***	4.42 K***M***	3.03	3.94 k***	4.03 k***
	10/88	2.42	3.53 K***O*	3.86 K***M*	2.70	3.46 k***o**	3.83 k***m**
	10/89	2.75	3.69 K***	3.75 K***	3.06	3.90 k***	3.97 k***
	10/90	2.71	3.33 K***	3.46 K***	2.96	3.89 k***	3.80 k***
	5/91	2.59	3.33 K***	3.55 K***	2.84	3.48 k***	3.56 k***
	7/92	3.20	3.72 K***	3.90 K***	3.29	3.80 k***	3.92 k***
Gesamtmittel		2.81	3.59 K***O***	3.93 K***M***	3.01	3.77 k***o**	3.93 k***m**
PH-WERT	6/87	2.85	2.81	2.92	3.35	3.41	3.45
CaCl ₂ (3-9 cm)	7/87	2.82	2.90	2.97	3.40	3.45	3.49
	10/87	2.72	2.88	2.87	3.44	3.45	3.56
	5/88	2.75	2.98 K*	3.07 K**	3.38	3.41	3.48
	10/88	2.37	2.68 K**	2.61 K**	3.18	3.22	3.21
	10/89	2.67	2.96 K**O*	2.91 K**M*	3.40	3.41	3.43
	10/90	2.54	2.87 K***O*	2.90 K***M*	3.25	3.35 k*	3.36 k*
	5/91	2.25	2.73 K***	2.75 K***	2.89	3.05 k	3.06 k
	7/92	2.95	3.23 K***O*	3.35 K***M*	3.48	3.64 ko	3.77 k**m
Gesamtmittel		2.66	2.89 K***	2.93 K***	3.31	3.38 k**o*	3.42 k**m*

Die Bodenfeuchte war in den behandelten Varianten in den ersten drei Monaten nach der Düngung leicht erhöht, da das aufgebrachte Granulat eine stärkere Wasserrückhaltekraft als die Nadelstreu hat. Behandlungsbedingte Unterschiede im Raumgewicht wurden nicht festgestellt.

Tabelle 2: Auswirkung der Dünger auf die Bodenenzyme (Mischproben von je 6 Wiederholungen). K, k = Kontrolle; M, m = Biomag-Variante; O, o = Bactosol-Biomag-Variante; TM = Bodentrockenmasse; Großbuchstaben bezeichnen die Düngungsvarianten im alten Bestand, Kleinbuchstaben jene im jungen. Neben den Mittelwerten sind jene Varianten angegeben, zu denen ein signifikanter Unterschied besteht ($p < 0.1$; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$).

Table 2: Effect of fertilizers on soil enzymes (bulk samples from 6 replicates). K, k = control; M, m = biomag treatment; O, o = bactosol-biomag treatment; TM = soil dry mass; capital letters designate the old stand, low letters the young stand. Those variants which differ significantly are shown beside the means ($p < 0.1$; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$).

Parameter	Serie	K	M	O	k	m	o
KATALASE ml O ₂ g ⁻¹ TM (0-3 cm)	6/87	12.9	16.3 K*O*	19.1 K*M*	12.5	13.9 K*o*	18.8 K**m*
	7/87	12.4	18.5 K*O*	22.4 K*M*	13.5	16.3 K*o*	20.2 K*m*
	10/87	21.2	29.1 KO	27.2 KM	18.1	18.7 o	25.5 km
	5/88	17.9	25.1 K*	23.6	21.3	24.6	26.9 K*
	10/88	28.4	25.4 K*	27.7	24.6	23.4	24.9
	10/89	30.8	32.2	32.3	29.3	29.5 o*	28.9 m*
	5/91	22.2	26.0	26.4 K	24.8	24.9	24.0
	7/92	32.3	32.6	36.3 K	30.9	31.7	31.1
Gesamtmittel		22.3	25.7 K**	26.9 K***	21.9	22.9 o*	25.0 K**m*
PHOSPHATASE mg Phenol g ⁻¹ TM (0-3 cm)	6/87	0.9	1.2 K	1.3 K*	0.7	1.0 K*o*	1.4 K*m*
	7/87	0.8	0.9 O*	0.5 K*M*	0.5	0.8 K*	0.7 K*
	10/87	2.2	1.7 KO	1.4 KM	0.8	0.6 ko	0.7 m
	5/88	1.3	1.0	0.9 K*	0.8	0.9 o*	0.7 m*
	10/88	2.7	1.5 K*	1.7	1.9	1.3 K*	1.5
	10/89	1.8	1.5	1.3 K*	1.2	1.3	1.2
	5/91	2.1	2.0	1.9 K*	2.4	1.9	1.6 K*
	7/92	2.9	2.6	2.6	2.2	1.7	1.6 K*
Gesamtmittel		1.8	1.5 K*	1.4 K**	1.3	1.2	1.2
PROTEASE µg Tyrosin- äquivalente g ⁻¹ TM (0-3 cm)	6/87	340	421 KO	827 KM	363	475 o	961 km
	7/87	2003	1177 KO	2773 KM	1497	1787 k	1683
	10/87	639	907 KO	1629 KM	939	1105 ko	1529 km
	5/88	216	252	409 K*	179	295 K*	265
	10/88	240	310	430 K*	312	352	419 K*
	10/89	2550	2997	2537	2343	2933 K*	2547
	5/91	2170	2060	2100	1900	2450	1920
	7/92	1660	2390 K*	2040	1820	1510	1470
Gesamtmittel		1227	1314	1593	1169	1363	1349
ZELLULASE mg Glukose g ⁻¹ TM (0-3 cm)	6/87	40.3	35.1 O	31.6 KM	36.3	30.6 k	32.1 k
	7/87	47.4	41.0 K*O	42.4 KM	31.1	47.7 K*o*	35.2 K*m*
	10/87	29.6	30.9	30.9 K	32.5	25.6 k	24.8 k
	5/88	38.8	31.8	32.5	36.5	30.2	29.7
	10/88	32.6	31.4	30.4	41.5	30.6	26.0
	10/89	46.0	44.1	37.9 K*	44.9	47.7 o*	40.8 m*
	5/91	42.6	32.0	28.2 K*	32.7	34.4	25.7
	7/92	38.4	36.3 O*	39.4 M*	43.5	34.8 K*	36.1
Gesamtmittel		39.5	35.3 K*	34.2 K**	37.4	35.2	31.3 K*

3.2 Enzymbiologische Analysen (0-3 cm)

Die Düngung führte zu einem leichten Anstieg der Katalase- und Proteaseaktivität und zu einem Rückgang der Phosphatase- und Zellulaseaktivität; statistisch absicherbar waren diese Änderungen aber nur in der Hälfte der untersuchten Serien (Tab. 2). In einzelnen Varianten bestanden jedoch noch fünf Jahre nach der Düngung signifikante Unterschiede zur Kontrolle: erhöht waren die Katalaseaktivität in [O] und die Proteaseaktivität in [M] um 12% bzw. 44%, vermindert hingegen die Phosphataseaktivität in [o] und die Zellulaseaktivität in [m] um 27 bzw. 20% (Tab. 2). Da bei allen Untersuchungsterminen dieselben Tendenzen auftraten, ergaben sich signifikante Differenzen der Gesamtmittelwerte (Tab. 2). Offenbar hatte eine geringfügige, jedoch nachhaltige Umstellung der Zusammensetzung und/oder Aktivität der Enzymproduzenten, also der Mikroflora, stattgefunden.

3.3 Bodenfauna

3.3.1 Nacktamöben und Flagellaten (0-3 cm)

Bei der einmaligen Probenserie zwei Jahre nach der Düngung waren die Individuenzahlen im alten Bestand in [K, O] relativ ähnlich, während sie sich in den Biomag-Flächen merklich, aber nicht signifikant, verringerten (Tab. 3). Im jungen Bestand war in den gedüngten Varianten eine etwa doppelt so hohe Anzahl von Amöben und Flagellaten festzustellen als in der Kontrolle. Statistisch absicherbar waren die Düngereffekte jedoch nur bei den Flagellaten.

Es traten auch einige, vermutlich methodische verursachte Nullproben auf (geringe Probenmenge, da wegen der Kleinheit dieser Organismen bei hoher Vergrößerung gezählt werden muß; langsame Bewegung und Verdeckung durch Bodenpartikel etc.).

3.3.2 Schalenamöben (0-3 cm, 3-9 cm)

Abundanz und Biomasse: In der unbehandelten Streuauflage des alten Bestandes variierte die Anzahl der aktiven Testaceen von 2430 bis 44252 und 6215 bis 20449 Individuen pro g Bodentrockenmasse in 0-3 cm bzw. 3-9 cm Bodentiefe; die entsprechenden Werte für den jungen Bestand waren 10841 bis 52182 und 1692 bis 19723. Diese Extremwerte deuten auf eine sehr ungleiche räumliche und zeitliche Verteilung. Im Oktober 1989 wurden beispielsweise 380 aktive *Corythion dubium* in 5 mg naturfeuchtem Boden gezählt. Der Abundanzmittelwert aller Kontrollen des alten Bestandes (0-3 cm) war um ein Drittel niedriger als der im jungen (Tab. 3). Die mittlere Biomasse

war hingegen höher, was auf voluminösere Arten, wie *Trigonopyxis arcula*, zurückzuführen war (Tab. 3). In 3-9 cm Bodentiefe war die durchschnittliche Individuenzahl im alten Bestand zweimal so hoch wie im jungen, die mittlere Biomasse war sogar mehr als dreimal so hoch (Tab. 3).

Tabelle 3: Auswirkung der Dünger auf die aktiven einzelligen Bodentiere (arithmetische Mittel von 3-6 Wiederholungen). Ind. = Individuen; K, k = Kontrolle; M, m = Biomag-Variante; O, o = Bactosol-Biomag-Variante; TM = Bodentrockenmasse; Großbuchstaben bezeichnen die Düngungsvarianten im alten Bestand, Kleinbuchstaben jene im jungen. Neben den Mittelwerten sind jene Varianten angegeben, zu denen ein signifikanter Unterschied besteht ($p < 0.1$; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$).

Table 3: Effect of fertilizers on active single-celled soil animals (arithmetic means from 6 replicates). Ind. = individuals; K, k = control; M, m = biomag treatment; O, o = bactosol-biomag treatment; TM = soil dry mass; capital letters designate the old stand, low letters the young stand. Those variants which differ significantly are shown beside the means ($p < 0.1$; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$).

Parameter	Serie	K	M	O	k	m	o
GYMNAMOEZIA							
Ind. g ⁻¹ TM (0-3 cm)	6/89	2469	1825	3001	757	1800	1418
TESTACEA							
Ind. g ⁻¹ TM (0-3 cm)	7/87	10147	10280	9247	32573	20483	24927
	10/87	22983	23122	17734	25310	24742	21588
	5/88	13414	15209	10359	20369	26189	26690
	10/88	32021	29534	33442	37420	26518 k**	30199 k
	10/89	26676	40947 K**	37820 K*	32956	31649	44842
	10/90	18800	25284	23106	37708	22729 k**	22792 k**
	5/91	30721	47404	35151	32877	31889	29312
Gesamtmittel		21830	26455	23280	30804	26527	29112
Biomasse µg g ⁻¹ TM (0-3 cm)	7/87	273	202	218	399	231 k	180 k*
	10/87	508	356	306	407	300	261
	5/88	439	253	329	298	384	289
	10/88	770	842	608	758	682	440
	10/89	701	752	486	495	358	412
	10/90	640	581	487	607	332 k*	366 k*
	5/91	886	658	920	359	557	287
Gesamtmittel		586	510	456 K*	478	412	326 k*
Gesamt- artenzahl (0-3 cm)	7/87	15	10	15	21	19	17
	10/87	22	18	15	15	12	15
	5/88	14	16	19	17	21	19
	10/88	23	22	24	27	20	21
	10/89	27	30	21	22	24	20
	10/90	23	24	22	22	24	23
	5/91	24	26	28	21	22	20
Gesamtmittel		21	20	20	21	20	19

Tabelle 3 Fortsetzung
Table 3 continued

Parameter	Serie	K	M	O	k	m	o
Ind. g ⁻¹ TM (3-9 cm)	5/88	8097	10801	7873	2949	4390	7128
	10/89	15392	14758	19660	3548	3606	6046
	5/91	7955	10364	12785	10722	3937 k*	3065 k*
	7/92	13841	8068 k*o**	16748 m**	6444	4161	4925
Gesamtmittel		11990	11452	15277	6114	3999	5169
Biomasse µg g ⁻¹ TM (3-9 cm)	5/88	210	366	169	64	124	83
	10/89	274	139	235	42	62	53
	5/91	104	172	335	94	55	100
	7/92	536	128	233	89	68	44
Gesamtmittel		284	184	246	73	74	69
Gesamt- artenzahl (3-9 cm)	5/88	12	16	10	8	10	8
	10/89	14	15	13	10	10	10
	5/91	10	15	14	12	10	12
	7/92	15	13	14	13	10	13
Gesamtmittel		13	15	13	11	10	11
FLAGELLATA							
Ind. g ⁻¹ TM (0-3 cm)	6/89	9553	5403	9634	1696	2263 ko	3830 k**m
CILIOPHORA							
Ind. g ⁻¹ TM (0-3 cm)	6/87	909	710	519	121	176	275
	7/87	341	335	211	87	140	153
	10/87	1302	503 K**	445 K**	272	150	172
	5/88	549	213	233	117	273 k*	289 k*
	10/88	468	431	409	230	202	223
	10/89	461	200 K*	156 K**	254	213	165
	10/90	534	403	909	456	280	258
	5/91	563	362 K*	488	389	258	225
Gesamtmittel		641	395 K*	421 K*	241	212	220
Biomasse µg g ⁻¹ TM (0-3 cm)	6/87	5.8	3.3	3.6	0.9	1.3	3.6
	7/87	1.2	1.3	0.9	0.3	1.4	1.2
	10/87	4.6	2.6	2.9	1.0	0.8	0.7
	5/88	2.2	1.1	2.6	0.7	3.0 k*	2.0 k
	10/88	3.4	8.0	4.9	0.7	1.2	1.0
	10/89	1.7	2.2	2.2	1.0	1.8	1.2
	10/90	2.0	1.7	3.5	2.3	2.7	2.2
	5/91	7.9	6.7	7.2	4.4	2.7	2.7
Gesamtmittel		3.6	3.4	3.5	1.4	1.9	1.8
Gesamt- artenzahl (0-3 cm)	6/87	35	31	31	18	21	21
	7/87	10	10	17	11	15	12
	10/87	22	22	24	16	16	17
	5/88	20	14	21	19	21	20
	10/88	29	28	33	15	18	17
	10/89	22	23	23	16	17	17
	10/90	12	13	16	23	26	24
	5/91	49	41	42	30	31	26
Gesamtmittel		25	23	26	19	21	19

In der obersten Streuschicht (0-3 cm) ließen sich signifikante Düngereffekte auf die Abundanzen einmal (10/89) im alten und zweimal (10/88, 10/90) im jungen Bestand nachweisen: gegenüber den Kontrollen erhöhten sich die Individuenzahlen um 42% in [M] und 52% in [O], während sie sich im jungen Bestand um 19% in [o] und um 40% in [m] verminderten (Tab. 3). In 3-9 cm Bodentiefe traten signifikante Düngereffekte vier und fünf Jahre nach der Behandlung im jungen bzw. alten Bestand auf: die Abundanzen waren um 42% in [M], um 35% in [m] und um 71% in [o] niedriger als in den Kontrollen (Tab. 3). Die Gesamtmittelwerte waren jedoch in allen Varianten beider Bestände und Bodentiefen recht ähnlich und statistisch nicht signifikant verschieden (Tab. 3).

Die Biomasse der Testaceen unterschied sich in 0-3 cm Bodentiefe des jungen Bestandes zweimal signifikant von der Kontrolle (55% bzw. 42% niedriger), nämlich ein Monat nach der Düngung und drei Jahre später (Tab. 3). Ähnliche, aber statistisch nicht signifikante Unterschiede wurden auch in 0-3 cm des alten Bestandes und in 3-9 cm Bodentiefe beider Bestände gefunden. Die Gesamtmittel der Bactosol-Biomag-Varianten waren jedoch in beiden Beständen niedriger als in den Kontrollen (Tab. 3). Diese Diskrepanz zu den Individuenzahlen, die sich ja erhöhten, konnte mit Verschiebungen in den Gemeinschaftsstrukturen erklärt werden (Aescht und Foissner, 1994).

Gemeinschaftsstruktur: Insgesamt wurden 56 Testaceen-Taxa gefunden (Aescht und Foissner, 1994). In der unbehandelten Streuauflage (0-3 cm) dominierten hinsichtlich Abundanz und Frequenz *Corythion dubium* und *Trinema lineare*, kleine Bakterienfresser, die in beiden Beständen etwa 60% der Individuen stellten. Bei den übrigen Arten gab es in beiden Beständen zum Teil deutliche Unterschiede in der Abundanz und Frequenz, was wohl vorwiegend auf den Humustyp (Rohhumus im alten und Moder im jungen) zurückzuführen ist.

Die Artenzahlen waren in allen Varianten sehr ähnlich (Tab. 3). Die absoluten Werte verdecken jedoch Verschiebungen im Dominanzgefüge, die bereits kurz nach der Düngerausbringung auftraten und fünf Jahre später noch erkennbar waren (Aescht und Foissner, 1994): Die Individuendominanzen der Indikatorarten für saure Humusformen, wie *Corythion dubium*, *Euglypha* spp. und *Nebela tinctoria*, verminderten sich in den gedüngten Standorten signifikant (Tab. 4). Stark vermehrt hatten sich dort hingegen *Cryptodifflugia oviformis* und *Trinema* spp., die weniger sauren Boden anzeigen (Tab. 4).

Tabelle 4: Abundanz, Individuendominanz, Biomassedominanz und Frequenz wichtiger Testaceen-Arten in der Streuauflage (0-3 cm). BD = Biomassedominanz; F = Frequenz; ID = Median der Individuendominanz; Ind. = Individuen g^{-1} Bodentrockenmasse; K, k = Kontrolle; M, m = Biomag-Variante; O, o = Bactosol-Biomag-Variante; Großbuchstaben bezeichnen die Düngungsvarianten im alten Bestand, Kleinbuchstaben jene im jungen. Unterschiede zur Kontrolle: $^+ = p < 0.1$; $^* = p < 0.05$; $^{**} = p < 0.01$; $^{***} = p < 0.001$.

Table 4: Abundance, individual dominance, biomass dominance, and frequency of relevant testacean species in the litter layer (0-3 cm). BD = biomass dominance; F = frequency; ID = median of individual dominance; Ind. = individuals g^{-1} soil dry mass; K, k = control; M, m = biomag treatment; O, o = bactosol-biomag treatment; capital letters designate the old stand, low letters the young stand. Differences to control: $^+ = p < 0.1$; $^* = p < 0.05$; $^{**} = p < 0.01$; $^{***} = p < 0.001$.

Reaktionstyp		K	M	O	k	m	o
Säuretolerante Arten	ID%	47.5	28.2	23.2	44.0	28.8	27.5
<i>Corythion dubium</i>	Ind.	8724	6726 $^+$	4857 ***	13575	7798 **	8100 **
	ID%	40.0	25.4	20.1	40.6	27.4	26.6
	BD%	7.5	6.7	5.3	14.2	9.5	12.6
	F%	97.4	100.0	100.0	97.2	100.0	97.2
<i>Nebela</i> spp.	Ind.	1628	734 **	756 **	1134	387 **	280 **
	ID%	7.5	2.8	3.1	3.4	1.4	0.9
	BD%	26.6	16.3	17.3	28.4	11.7	10.4
	F%	86.8	57.9	50.0	80.6	44.4	41.7
Circumneutrale Arten	ID%	25.5	45.2	50.2	32.8	49.6	53.7
<i>Cryptodiffugia oviformis</i>	Ind.	935	3698 **	3097 *	2305	4587 *	4337 *
	ID%	4.3	14.0	12.8	6.9	16.1	14.2
	BD%	0.2	1.0	0.9	0.6	1.5	1.8
	F%	50.0	71.1	65.8	86.1	97.2	88.9
<i>Trinema</i> spp.	Ind.	4635	8263 **	9041 **	8663	9535	12035 **
	ID%	21.2	31.2	37.4	25.9	33.5	39.5
	BD%	7.0	16.7	18.6	17.8	25.7	42.6
	F%	92.1	100.0	97.4	100.0	100.0	100.0

Die Artenzahlen waren in allen Varianten sehr ähnlich (Tab. 3). Die absoluten Werte verdecken jedoch Verschiebungen im Dominanzgefüge, die bereits kurz nach der Düngerausbringung auftraten und fünf Jahre später noch erkennbar waren (Aescht und Foissner, 1994): Die Individuendominanzen der Indikatorarten für saure Humusformen, wie *Corythion dubium*, *Euglyph*a spp. und *Nebela tin*cta, verminderten sich in den gedüngten Standorten signifikant (Tab. 4). Stark vermehrt hatten sich dort hingegen

Cryptodiffugia oviformis und *Trinema* spp., die weniger sauren Boden anzeigen (Tab. 4). Dies kam in der meist größeren Arten- und Abundanzidentität der behandelten Standorte zum Ausdruck; die Kontrollen clusterten in den einzelnen Probenreihen jeweils bei 40-70% Ähnlichkeit an die Behandlungen (Aesch und Foissner, 1994). Die durchschnittlichen Ähnlichkeiten waren insgesamt recht hoch (Abb. 2, 3), weshalb eher von einem Trend als von einem ausgeprägten Effekt der Düngung auf die Gemeinschaftsstrukturen zu sprechen ist. Die Bactosol-Biomag-Behandlung führte zu etwas deutlicheren Verschiebungen in der Gemeinschaftsstruktur als die Biomag-Düngung (Aesch und Foissner, 1994).

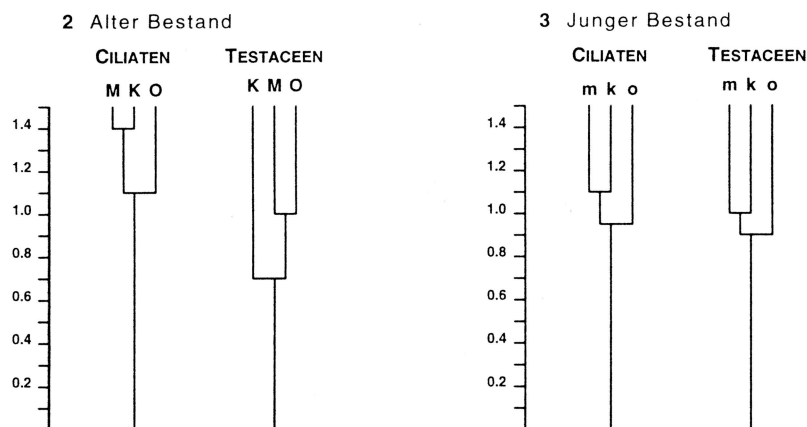


Abbildung 2, 3: Arten- und Abundanzidentität (Morisita-Index der Gesamtmittelwerte) der aktiven Protozoen (0-3 cm). K, k = Kontrolle; M, m = Biomag-Variante; O, o = Bactosol-Biomag-Variante.

Figure 2, 3: Species and abundance similarity (Morisita index of all means) of active soil protozoans (0-3 cm). K, k = control, M, m = biomag treatment, O, o = bactosol-biomag treatment.

3.3.3 Wimpertiere (0-3 cm)

Abundanz und Biomasse: In der Kontrolle variierte die Anzahl der aktiven Ciliaten von 120 bis 1583 im alten und 21 bis 1106 Individuen pro Gramm Bodentrockenmasse im jungen Bestand; diese Extremwerte erscheinen recht ähnlich. Der Abundanzmittelwert aller Kontrollen des jungen Bestandes betrug jedoch nur ein Drittel des alten (Tab. 3); der Variationskoeffizient war mit 96% deutlich höher als im Altbestand (65%).

Die durchschnittliche Biomasse und Artenzahl waren im jungen Bestand 56% bzw. 24% niedriger als im alten.

Statistisch absicherbare Behandlungsunterschiede traten erstmals vier Monate nach der Düngung im alten Bestand auf (Tab. 3): Im Vergleich zur Kontrolle verringerte sich die Individuenzahl um 61% in [M] und um 66% in [O]. Verminderte Abundanzen ließen sich auch noch vier Jahre nach der Düngung feststellen. Das Gesamtmittel der Individuenzahlen war in beiden gedüngten Varianten signifikant um etwa 35% niedriger als in der Kontrolle (Tab. 3).

In den behandelten Flächen des jungen Bestandes erhöhten sich hingegen die Abundanzen gegenüber der Kontrolle um 45 bis 147% im ersten Jahr nach der Düngung. Die Individuenzahlen der gedüngten Varianten blieben im Untersuchungszeitraum relativ unverändert, während sie in den Kontrollen deutlich anstiegen. Die Gesamtmittel waren demnach in allen Varianten recht ähnlich (Tab. 3).

Im Gegensatz zur Abundanz war bei der Biomasse kein Unterschied erkennbar, was im wesentlichen auf Verschiebungen in der Gemeinschaftsstruktur, z. B. einer Abundanzsteigerung voluminöserer Arten, zurückzuführen war (Aescht und Foissner, 1993).

Gemeinschaftsstruktur: Insgesamt wurden mittels Direktzählung 64 aktive Ciliatenarten nachgewiesen, darunter auch eine neue Art (Aescht und Foissner, 1990, 1993). In der unbehandelten Streuauflage dominierten hinsichtlich Abundanz und Frequenz *Avestina ludwigi* und *Rostrophryides australis*, relativ kleine Pilzfresser, und *Cyclidium muscicola*, ein sehr kleiner Bakterienfresser. Die dominanten und häufigen Arten stimmten im alten und jungen Bestand, im Gegensatz zur Gesamtindividuenzahl, gut überein. Unterschiede in der Bodenentwicklung und der krautigen Pflanzendecke, die im jungen Bestand weitgehend fehlt, scheinen demnach mehr Einfluß auf die Quantität als die Qualität der Ciliatengemeinschaft zu haben.

Die Düngung führte zu keiner Änderung des Arteninventars, wohl aber zu deutlichen Verschiebungen in der Gemeinschaftsstruktur (Abb. 2, 3): In den behandelten Varianten zeigten *Avestina ludwigi*, *Rostrophryides australis* und *Cyclidium muscicola* sinkende Individuenzahlen und Dominanzen, während sie bei den Grossglockneriden, Peritrichen und *Colpoda*-Arten anstiegen (Tab. 5). Diese Verschiebungen waren in den vergleichsweise niedrigen Ähnlichkeitswerten des Morisita-Index schon in den ersten zwei Monaten nach der Düngung erkennbar (Aescht und Foissner, 1993). Änderungen der Individuenzahlen zeigten sich hingegen erst vier Monate nach der Düngung. Die Bacto-

sol-Biomag-Behandlung führte zu deutlicheren Verschiebungen in der Gemeinschaftsstruktur als die Biomag-Düngung (Abb. 2, 3).

Tabelle 5: Abundanz, Individuendominanz und Frequenz wichtiger mycophager und bakteriovorer Ciliatenarten in der Streuauflage (0-3 cm). F = Frequenz, ID = Median der Individuendominanz, Ind. = Individuen g^{-1} Bodentrockenmasse; K, k = Kontrolle; M, m = Biomag-Variante; O, o = Bactosol-Biomag-Variante; Großbuchstaben bezeichnen die Düngungsvarianten im alten Bestand, Kleinbuchstaben jene im jungen.

Table 5: Abundance, individual dominance, and frequency of relevant ciliate species in the litter layer (0-3 cm). F = frequency; ID = median of individual dominance; Ind. = individuals g^{-1} soil dry mass; K, k = control; M, m = biomag treatment; O, o = bactosol-biomag treatment; capital letters designate the old stand, low letters the young stand.

Nahrungstyp		K	M	O	k	m	o	Unterschied zur Kontrolle (%; K, k = 100%)			
								M	O	m	o
Pilzfresser	ID%	55	58	62	62	53	58	5	13	-14	-6
<i>Avestina ludwigi</i>	Ind.	95	97	59	47	42	30	2	-38	-11	-36
	ID%	15	25	14	20	20	14	66	-5	2	-30
	F%	94	86	81	94	83	81	-9	-14	-12	-14
<i>Rostrophryides australis</i>	Ind.	88	38	62	38	24	24	-57	-30	-37	-37
	ID%	14	10	15	16	11	11	-30	7	-28	-31
	F%	100	92	96	88	83	90	-8	-4	-6	2
Grossglockneridae	Ind.	55	34	47	17	24	38	-38	-15	41	124
	ID%	9	9	11	7	11	17	0	30	59	144
	F%	85	90	88	90	90	83	6	4	0	-8
Bakterienfresser	ID%	24	22	17	14	25	25	-8	-29	79	79
<i>Cyclidium muscicola</i>	Ind.	126	39	43	27	23	16	-69	-66	-15	-41
	ID%	20	10	10	11	11	7	-50	-48	-4	-35
	F%	100	83	92	79	92	73	-17	-8	16	-8
<i>Colpoda</i> spp.	Ind.	19	23	29	13	25	21	21	53	92	62
	ID%	3	6	7	5	12	10	93	130	119	76
	F%	38	44	58	33	58	71	17	56	75	112

3.3.4 Rädertiere (0-3 cm)

Unterschiede in der Anzahl der Rotatorien waren vor allem in den Bactosol-Biomag-Flächen statistisch absicherbar: im ersten Jahr nach der Düngung kam es zu einer Erhöhung der Individuenzahl, im jungen Bestand war gegen Ende des Untersuchungszeitraumes ein Rückgang festzustellen (Tab. 6). Der Gesamtmittelwert war jedoch nur in der Bactosol-Biomag-Variante des alten Bestandes signifikant um 34% höher als in der Kontrolle (Tab. 6).

3.3.5 Fadenwürmer (0-3 cm)

Bei den Nematoden waren ähnliche Düngereffekte wie bei den Rotatorien festzustellen; die Gesamtmittelwerte unterschieden sich jedoch nicht signifikant (Tab. 6).

Tabelle 6: Auswirkung der Dünger auf die vielzelligen Bodentiere (arithmetische Mittel von je 6 Wiederholungen). Ind. = Individuen; K, k = Kontrolle; M, m = Biomag-Variante; O, o = Bactosol-Biomag-Variante; TM = Bodentroekenmasse; Großbuchstaben bezeichnen die Düngungsvarianten im alten Bestand, Kleinbuchstaben jene im jungen. Neben den Mittelwerten sind jene Varianten angegeben, zu denen ein signifikanter Unterschied besteht ($p < 0.1$; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$).

Table 6: Effect of fertilizers on multi-celled soil animals (arithmetic means from 6 replicates). Ind. = individuals; K, k = control; M, m = biomag treatment; O, o = bacto-sol-biomag treatment; capital letters designate the old stand, low letters the young stand; TM = soil dry mass. Those variants which differ significantly are shown beside the means ($p < 0.1$; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$)

Parameter	Serie	K	M	O	k	m	o
ROTATORIA							
Ind. g ⁻¹ TM (0-3 cm)	6/87	317	177	287	141	126	134 ~
	7/87	156	184 O	294 K*M	119	132	118
	10/87	153	177 O	265 K*M	86	101	179
	5/88	60	68 O**	156 K**M**	76	165 k*	145 k*
	10/88	140	207	239	150	181	247
	10/89	203	151 O*	272 M*	164	229	229
	10/90	156	170	203	330	162 k*	147 k*
	5/91	245	177	203	342	234	155 k*
Gesamtmittel		179	164 O**	240 K*M**	176	166	169
NEMATODA							
Ind. g ⁻¹ TM (0-3 cm)	6/87	579	390	468	307	413	366
	7/87	241	253 O**	711 K**M**	290	355 o**	653 k**m**
	10/87	446	572	725 K*	489	579	542
	5/88	298	344 O	468 K*M	401	497	550 k*
	10/88	856	685	737	483	434	423
	10/89	1142	835	876	469	477	487
	10/90	356	316	254	591	518	432
	5/91	1021	502 K*	686 K*	684	527	473
Gesamtmittel		617	487	616	464	475	491
ACARINA							
Ind. m ⁻² (0-5 cm)	8/89	17231	11205	7894	20202	24362	13836
	7/92	8319	9507	11884	—	—	—
Ind. m ⁻² (5-10 cm)	8/89	2037	2037	2801	679	1188	5772
	7/92	1783	85	340	—	—	—

Tabelle 6 Fortsetzung
Table 6 continued

Parameter	Serie	K	M	O	k	m	o
COLLEMBOLA							
Ind. m ⁻²	8/89	8743	4584	5517	16298	14515	18420
(0-5 cm)	7/92	5942	4669	11459	—	—	—
Ind. m ⁻²	8/89	2716	1103	1698	1613	1613	4329
(5-10 cm)	7/92	1443	1273	170	—	—	—
PROTURA							
Ind. m ⁻²	8/89	170	0	85	1528	255	1698
(0-5 cm)	7/92	509	340 O*	1867 KM*	—	—	—
Ind. m ⁻²	8/89	0	85	255	0	85	170
(5-10 cm)	7/92	0	85	170	—	—	—
ENCHYTRAETIDAE							
Ind. m ⁻²	7/89	73855	51365	66181	18526	5037 k*	10558
(0-9 cm)	7/92	29848	73931	93785	51737	46258	62145
LUMBRICIDAE							
Ind. m ⁻²	7/92	2.7	35.3 K*	24.7 K	0.0	6.0	6.7
(O-Horizont)	9/92	3.3	36.0 K**	42.0 K**	4.7	20.0	17.3
Biomasse	7/92	0.7	8.6 K*	2.5	0.0	1.4	1.3
g m ⁻²	9/92	0.7	6.6 K**	6.9 K**	0.9	4.5	3.1
Frequenz	7/92	33	83	83	0	50	50
(%)	9/92	50	100	100	17	33	83

3.3.6 Milben (0-5 cm, 5-10 cm)

Die Anzahl der Milben unterschied sich in keiner der Varianten signifikant (Tab. 6). In 0-5 cm Bodentiefe war die Abundanz im Jahr 1992 in den behandelten Flächen jedoch um 14-43% höher als in der Kontrolle, während sich 1989 ein Rückgang der Individuenzahlen abzeichnete (Tab. 6). In 5-10 cm Bodentiefe reichten sich die Varianten [K] > [O] > [M].

3.3.7 Springschwänze (0-5 cm, 5-10 cm)

Auch bei den Collembolen ließen sich keine ausgeprägten (= statistisch absicherbaren) Düngerwirkungen feststellen (Tab. 6). Deutlicher, aber ebenfalls nicht signifikant, waren Verschiebungen im Dominanzgefüge, wobei die Bactosol-Biomag-Kombination auf die Entomobryidae (Abnahme) und Isotomidae (Zunahme) stärkere Auswirkungen zeigte als Biomag (Kopeszki, 1993). Beide Düngungsvarianten führten zu einem Rückgang der Onychiurinae in 0-5 cm Bodentiefe, aber zu einem Anstieg in 5-10 cm. Wegen der geringen Individuenzahl kann man jedoch kaum auf eine Vertikalwanderung infolge der Behandlung schließen, wie sie von Hagvar (1984) beobachtet wurde. Bei den Entomobryidae, Hypogastrunuridae und Isotomidae hatten sich die Dominanzverhältnisse

1992 gegenüber 1989 umgekehrt, d. h. die Entomobryidae nahmen zu und die Isotomidae ab.

3.3.8 Beintastler (0-5 cm, 5-10 cm)

Während Biomag die Abundanz der Proturen kaum beeinflusste, bewirkte Bactosol-Biomag fünf Jahre nach der Düngung eine signifikante Zunahme um 267% im Altbestand (Tab. 6).

3.3.9 Kleine Borstenwürmer (0-9 cm)

Bei den Enchyträen war 1989 in den gedüngten Blöcken, in [m] auch statistisch signifikant, ein Abundanzrückgang zu beobachten (Tab. 6). Bis 1992 erfolgte eine teilweise Trendumkehr, d.h. in den gedüngten Blöcken des alten Bestandes wurden 2-3mal mehr Enchyträen gefunden als in der Kontrolle; die Unterschiede waren jedoch wegen der großen Schwankungen nicht signifikant (Tab. 6). Im jungen Bestand traten in allen Varianten sehr ähnliche Individuenzahlen auf, das Maximum war ebenfalls in der Bactosol-Biomag-Variante zu verzeichnen.

Für die Probenserie 1989 hat freundlicherweise Herr Dipl.-Biol. Graefe (Hamburg) eine Artbestimmung und ökologische Charakterisierung durchgeführt, wobei zwei neue Arten entdeckt wurden (Tab. 7 und Bauer, 1993). Seinen Angaben zufolge waren die Versuchsflächen im Mühlviertel durch Stark- und Mäßigsäurezeiger gekennzeichnet, die zur Zersetzergemeinschaft Achaeto-Cognettietum gehören (Graefe, 1993). Wie nicht anders zu erwarten (pH-Werte!), fehlten Schwachsäure- und Basenzeiger ganz (Tab. 7). Die Dominanzstruktur hatte sich gegenüber der Kontrolle kaum geändert, sehr wahrscheinlich deshalb, weil das Milieu, trotz der pH-Erhöhung um eine Einheit, nach wie vor sehr stark sauer war.

3.3.10 Regenwürmer (O-Horizont)

Die Regenwurmfauna bestand nur aus *Dendrobaena octaedra* und *Lumbricus rubellus*; letzterer fehlte überdies im alten Bestand (Tab. 8). Im ungedüngten Boden (Kontrolle) fanden wir im Schnitt 0-4 Individuen (Maximum 28) mit weniger als 1 g Feuchtmasse pro Quadratmeter. Trotz der nur einmal durchgeführten Düngung mit relativ geringfügiger pH-Anhebung war in allen behandelten Flächen ein signifikanter, 5-12facher Anstieg der Regenwurmabundanz (Maximalwert 88 m⁻²) zu verzeichnen; die Biomassen waren um das 2-9fache höher (Tab. 6).

Tabelle 7: Artenbestand, soziologisches Verhalten (Sz), Reaktionszahl (R) und Dominanzklassen (D) der Enchyträen (0-9 cm Bodentiefe). Probenahme vom 24.10.1989, zwei Jahre nach der Düngung. AC = Assoziationscharakterart; B = Begleiter; OC = Ordnungscharakterart; VC = Verbandscharakterart; 1 (D) = < 1%; 2 (D) = 1-5%; 3 (D) = 5-15%; 4 (D) = 15-35%; 5 (D) = 34-100%; 1 (R) = Starksäurezeiger; 2 (R) = Säurezeiger; 3 (R) = Mäßigsäurezeiger. K, k = Kontrolle; M, m = Biomag-Variante; O, o = Bactosol-Biomag-Variante; Großbuchstaben bezeichnen die Düngungsvarianten im alten Bestand, Kleinbuchstaben jene im jungen.

Table 7: Species inventory, sociological characterization (Sz), response factor (R), and dominance classes (D) of enchytraeids (0-9 cm soil depth). Samples from 24.10.1989, i.e. two years after fertilization. AC = characteristic species of an association; B = companion; OC = characteristic species of an order; VC = characteristic species of an alliance; 1 (D) = <1%; 2 (D) = 1-5%; 3 (D) = 5-15%; 4 (D) = 15-35%; 5 (D) = 34-100%; 1 (R) = indicator of very acidic soils; 2 (R) = indicator of acidic soils; 3 (R) = low acidity indicator. K, k = control; M, m = biomag treatment; O, o = bactosol-biomag treatment; capital letters designate the old stand, low letters the young stand.

Sz	R	Arten	Dominanzklasse					
			K	M	O	k	m	o
AC	1	<i>Achaeta brevivasa</i> Graefe	–	3	–	–	–	–
AC	2	<i>Achaeta danica</i> Nielsen und Christensen	4	5	5	5	5	4
?	?	<i>Achaeta</i> (lt. Graefe eine neue Art)	2	2	2	4	4	5
?	?	<i>Cognettia clarae</i> Bauer	2	2	2	2	1	–
OC	1	<i>Cognettia sphagnetorum</i> (Vejdovsky)	5	4	5	3	3	4
B	3	<i>Enchytraeus norvegicus</i> Abrahamson	–	–	–	1	2	2
VC	2	<i>Marionina cambrensis</i> O'Connor	–	–	2	1	1	1
B	3	<i>Mesenchytraeus glandulosus</i> (Levinsen)	3	3	3	2	2	2
VC	2	<i>Mesenchytraeus pelicensis</i> Nielsen und Christensen	3	2	–	2	1	2
		Artenzahl	6	7	6	8	8	7

Parallel zu den Siedlungsdichten stiegen auch die Frequenzwerte (Tab. 6); das bedeutet, daß die horizontale Verteilung der Populationen auf den behandelten Flächen gegenüber den Kontrollen gleichförmiger war (vgl. Makeschin, 1991). Wahrscheinlich entwickelten sich die Populationen im alten Bestand aus Siedlungszentren in zersetztem Holz. *Lumbricus rubellus*, der im Jungbestand stark gefördert wurde (Dominanz und Frequenz in Tab. 8), dürfte von der nahen Wiese eingewandert sein. Die nicht signifikanten Unterschiede im jungen Bestand waren auf die stark geklumpfte Verteilung zurückzuführen (Frequenz in Tab. 6). Die Untersuchung von je vier Blöcken 1994, also sieben Jahre nach der Düngung, zeigte, daß der zuvor erkennbare Trend nicht nachhaltig gewesen war: im jungen Bestand wurde kein Regenwurm, im alten wurden einmal drei Exemplare in [O] und einmal ein Individuum in [M] – auf insgesamt 3 m² – gefunden.

Tabelle 8: Abundanz, Individuendominanz und Frequenz der Regenwürmer im September 1992, fünf Jahre nach der Düngung. K, k = Kontrolle; M, m = Biomag-Variante; O, o = Bactosol-Biomag-Variante; Großbuchstaben bezeichnen die Düngungsvarianten im alten Bestand, Kleinbuchstaben jene im jungen.

Table 8: Abundance, individual dominance, and frequency of earthworm taxa in September 1992, i.e. five years after fertilization. K, k = control; M, m = biomag treatment; O, o = bactosol-biomag treatment; capital letters designate the old stand, low letters the young stand.

	K	M	O	k	m	o
Individuen m⁻²						
<i>Dendrobaena octaedra</i>	0.5	4.5	4.3	0.8	1.7	1.0
<i>D. octaedra</i> juvenil	0.3	4.5	6.2	0.2	0.7	1.3
<i>Lumbricus rubellus</i>	0	0	0	0	1.3	0.5
<i>L. rubellus</i> juvenil	0	0	0	0.2	1.3	1.5
Individuendominanz (%)						
<i>D. octaedra</i>	60	50	41.3	71.4	33.3	23.1
<i>D. octaedra</i> juvenil	40	50	58.7	14.3	13.3	30.8
<i>L. rubellus</i>	0	0	0	0	26.7	11.5
<i>L. rubellus</i> juvenil	0	0	0	14.3	26.7	34.6
Frequenz (%)						
<i>D. octaedra</i>	50	83	83	17	33	67
<i>D. octaedra</i> juvenil	33	100	100	17	17	67
<i>L. rubellus</i>	0	0	0	0	33	50
<i>L. rubellus</i> juvenil	0	0	0	17	50	83

Tabelle 9: Mittlere Individuenzahlen und Biomassen der Bodentiere in den Untersuchungsflächen. K, k = Kontrolle; M, m = Biomag-Variante; O, o = Bactosol-Biomag-Variante; Großbuchstaben bezeichnen die Düngungsvarianten im alten Bestand, Kleinbuchstaben jene im jungen.

Table 9: Mean individual numbers and biomasses of soil animal in the sites investigated. K, k = control; M, m = biomag treatment; O, o = bactosol-biomag treatment; capital letters designate the old stand, low letters the young stand.

Bodentiergruppe	K	M	O	k	m	o
Individuen m⁻²						
Mikrofauna	527500000	508100000	639900000	473700000	350400000	429000000
Mesofauna	24100	17200	20900	38800	41700	42300
Makrofauna	51900	62700	80000	35100	25700	36400
Bodentiere gesamt	527576000	508179900	640000900	473773900	350467400	429078700
Feuchtmasse (kg ha⁻¹)						
Mikrofauna	122.4	86.0	105.4	66.1	63.9	57.6
Mesofauna	4.2	3.1	3.5	6.5	7.3	6.8
Makrofauna	90.0	176.2	175.0	60.7	70.5	80.2
Bodentiere gesamt	216.6	265.3	283.9	133.3	141.7	144.6

3.3.11 Anzahl und Biomasse aller Bodentiere

In der sauren Fichtennadelstreu des Böhmerwaldes leben etwa 500 Millionen Bodentiere mit einem Gewicht von 3-4 g Trockenmasse pro Quadratmeter, entsprechend 133-216 kg Feuchtmasse pro Hektar (Tab. 9, 10). 99.9% der Individuen entfallen auf die Mikrofauna, den Rest bestreiten zu ungefähr gleichen Teilen die Meso- und Makrofauna (fast ausschließlich Enchyträen). Im Jungbestand verteilt sich die Biomasse je zur Hälfte auf die Mikro- und Makrofauna, im wesentlichen auf Schalenamöben und Enchyträen, während im Altbestand die Biomasse der Mikrofauna die der Makrofauna um 26% übertrifft (Tab. 9).

Bactosol-Biomag bewirkte im Altbestand einen 20%igen Anstieg der Individuendichte, in allen anderen Behandlungsvarianten waren niedrigere Abundanzen als in den Kontrollen festzustellen. Die Biomassen hingegen waren in allen behandelten Varianten erhöht, und zwar um 22-31% im alten Bestand und um 8% im jungen (Tab. 9), was fast ausschließlich auf die Makrofauna, besonders die Regenwürmer zurückzuführen war.

3.4 Streuabbau

Während der fünfjährigen Untersuchungsperiode war bei allen Varianten, auch in den Kontrollen, ein deutlicher Anstieg der Abbaurate zu verzeichnen (Abb. 4), vermutlich infolge günstiger großklimatischer Einflüsse (Abb. 1); 1992 mag auch der Methodenwechsel daran beteiligt gewesen sein. Statistisch absicherbare Unterschiede zwischen den Behandlungen zeigten sich jedoch bei keiner der verwendeten Methoden. Vielleicht wurden Unterschiede durch die starke Verpilzung der Haselblätter in den gedüngten Varianten verdeckt.

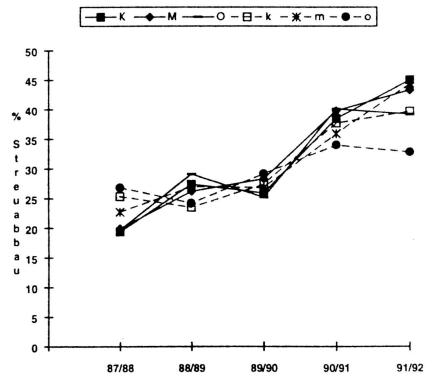


Abbildung 4: Jährlicher Streuabbau (Haselnußlaub) unter dem Einfluß abiotischer Faktoren und der Mikro- und Mesofauna.

Figure 4: Annual decomposition of hazelnut litter under the influence of abiotic factors and the micro-

4 DISKUSSION

4.1 Abundanzen und Biomassen wichtiger Bodentiere in Nadelwäldern

4.1.1 Protozoen

Nacktamöben, Flagellaten und Ciliaten werden in der Regel mit Kulturmethode erfaßt, die zu einer Überschätzung der Abundanz der aktiven Individuen führen, weil sie oft nicht von den encystierten getrennt werden und die Trennung überhaupt grundsätzlich Schwierigkeiten bereitet (Foissner, 1987; Lüftenegger et al., 1987). Wir sind deshalb zu Direktzählungen übergegangen, deren Effizienz für Testaceen, Ciliaten, Nematoden und Rotatorien schon erwiesen ist (Kapitel 2.3.3). Für die Amöben und Flagellaten sind entsprechende Versuche noch ausständig; man kann aber davon ausgehen, daß besonders kleine Amöben und amöboide Flagellaten bei der Direktzählung leicht übersehen werden. Berücksichtigt man diese Unzulänglichkeiten, besonders aber, daß die meisten Autoren aktive und inaktive (Cysten) Zellen nicht getrennt haben, dann verwundert es nicht sehr, daß die direkt gezählten Individuendichten im Böhmerwald im unteren Bereich der Vergleichsdaten angesiedelt sind (Tab. 9). Starke Abundanzunterschiede kennzeichnen außerdem die beiden Bestände: die Anzahl der Amöben ist im Jungforst um etwa zwei Drittel, die der Flagellaten um vier Fünftel niedriger als im Altbestand. Die Ursache dafür könnte ein unterschiedliches Nahrungsangebot (Bakterien) sein. Die Amöben und Flagellatenabundanzen aus Schweden sind von Persson et al. (1980, sh. Tab. 10) auf alle Fälle überschätzt worden, weil aktive und cystierte Individuen nicht getrennt wurden (Foissner, 1987). Schönborn (1986b) zählte in frischen Rohhumussuspensionen 0.8 Nacktamöben pro 0.01 ml Boden; verwendet man für die Umrechnung unser Raumgewicht, so ergibt dies 248000 Individuen m⁻². Dieser Wert liegt noch beträchtlich niedriger als der vom Böhmerwald (Tab. 10). Vergleiche scheinen jedoch überhaupt schwierig zu sein, da die Dichte der Amöben innerhalb einer Woche auf das 5-10fache ansteigen kann (Meisterfeld, 1989). Die Abundanzen der Ciliaten sind mit jenen vergleichbar, die Petz und Foissner (1988) angeben. Im jungen Bestand beträgt die Populationsdichte nur etwa ein Drittel der des Altbestandes (Tab. 10), was auf das geringere Nährstoffangebot paßt (Kapitel 2.1). Die individuen- und biomassedominante Gruppe sind die Schalenamöben, deren Biomasse im alten Bestand höher ist als die aller vielzelligen Bodentiere zusammen (Tab. 10). Bei dieser Tiergruppe bestehen nur geringe Abundanzunterschiede zwischen altem und jungen

Forst; die um etwa 50% niedrigere Biomasse im jungen Bestand wird durch das Vorherrschen kleiner Arten verursacht.

Tabelle 10: Abundanzen und Biomassen wichtiger Bodentiere in Nadelwäldern. Die Daten für Schweden sind Persson et al. (1980), jene für den Solling Ellenberg et al. (1986) entnommen. Die übrigen Angaben stammen aus verschiedenen Quellen (z. B. Volz, 1967; Abrahamsen, 1972; Bååth et al., 1980; Meisterfeld, 1980; Hagvar, 1982; Funke, 1986; Huhta et al., 1986a, b; Schönborn, 1986a, b; Persson 1988; Petz & Foissner, 1988; Meyer et al., 1989). Obere Zeile: Individuen (Ind.) $\times 1000 \text{ m}^{-2}$; untere Zeile: mg Trockenmasse m^{-2} . Psdv. = pseudovergleyte.

Table 10: Individual numbers and biomasses of relevant soil animals in coniferous forests. Data from Sweden are from Persson et al. (1980), those from the Solling from Ellenberg et al. (1986). The other data are from different sources (z. B. Volz, 1967; Abrahamsen, 1972; Bååth et al., 1980; Meisterfeld, 1980; Hagvar, 1982; Funke, 1986; Huhta et al., 1986a, b; Schönborn, 1986a, b; Persson 1988; Petz & Foissner, 1988; Meyer et al., 1989). Upper line: individuals (Ind.) $\times 1000 \text{ m}^{-2}$; lower line: mg dry mass m^{-2} . Psdv. = gleyic.

	Böhrerwald Altbestand	Böhrerwald Jungbestand	Schweden Kiefernwald	Solling Fichtenforst	Diverse Nadelwälder	
mittl. Jahrestemperatur (°C)	4,5	4,5	3,8	6,8		
Jahresniederschlag (mm)	1000	1000	600	1000		
Seehöhe (m NN)	1000	950	185	450		
pH-Wert (CaCl ₂)	2,7	3,0	4.4 (H ₂ O)	2,5		
Bodentyp	psdv. Semipodsol	psdv. Braunerde	Eisenpodsol	psdv. Braunerde		
Raumgewicht (g cm ⁻³)						
0-3 cm	0.14	0.15				
3-9 cm	0.53	0.88				
C/N	25	20	49	50		
Bestandesalter	40	80	120	84, 40	Minimum	Maximum
Gymnamoebia	10300	3400	86000		31000	310000
	3	1	69			
Testacea	471600	458800		94950	8300	770000
	2291	1194		647		
Flagellata	39700	7600	40000		16000	6300000
	0,8	0,1	16			
Ciliophora	2700	1100	3000		240	6500
	3,0	1,2	5			
Rotatoria	740	780	510		200	900
	22	24	33			
Nematoda	2600	2100	4390		1200	55000
	128	103	122			
Acarina	15	21	680	221	40	1000
	63	90	515	952		
Collembola	9	18	60	68	10	200
	27	41	94	263		
Enchytraeidae	52	35	20	134	0,8	250
	1660	1120	405	2688		

Tabelle 10 Fortsetzung
Table 10 continued

	Böhrnerwald Altbestand	Böhrnerwald Jungbestand	Schweden Kiefernwald	Solling Fichtenforst	Diverse Nadelwälder	
Lumbricidae (Ind. m ⁻²)	3	2	?	<1	0	150
	140	90		10		
Mikrofauna	527500	473700	133900	94950		
Mesofauna	24	39	740	289		
Makrofauna	52	35	20	134		
Ind. x 1000 m ⁻²	527676	473774	134660	95373		
Mikrofauna	2449	1323	245	647		
Mesofauna	84	131	609	1215		
Makrofauna	1799	1214	405	2689		
mg Trockenmasse m ⁻²	4432	2668	1659	4551		

Unsere Werte liegen im oberen Bereich der aus der Literatur bekannten. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Petz und Foissner (1988) an benachbarten Standorten im Mühlviertel und Volz (1967) in einem Kiefernwald in Deutschland. Die von Meisterfeld (1980), Schönborn (1986b), Rauenbusch (1987) und Wanner (1991) angegebenen Individuenzahlen sind um 50-70% niedriger, möglicherweise aufgrund von Unterschieden in den untersuchten Bodentiefen und Humustypen. Die Werte von Meisterfeld für den Solling beruhen überdies auf einer einmaligen Stichprobe. Zieht man die beträchtlichen zeitlichen Schwankungen in Betracht (Foissner, 1985), kann es leicht zu Unter- oder Überschätzungen kommen.

4.1.2 Metazoen

Die Abundanzen der Rotatorien liegen im oberen Bereich der Vergleichsdaten, die der Nematoden im mittleren (Tab. 10), da häufig Werte um 2 Mill. Individuen m⁻² gefunden werden (Huhta und Koskeniemi, 1975; Huhta et al., 1986a; Ratajczak et al., 1989). Beide Gruppen haben im alten und jungen Bestand sehr ähnliche Dichten. Die Abundanzen der Collembolen und Milben sind in unseren Versuchsflächen vergleichsweise niedrig (Tab. 10); die Gründe dafür sind nicht bekannt (Kopeszki, 1993). Im jungen Bestand sind die Populationsdichten fast doppelt so hoch wie im alten. Bei den Enchyträen bewegen sich die Literaturangaben zwischen 4000 und 250000 Individuen m⁻² (Abrahamsen, 1972), häufig sind Werte zwischen 20000 und 50000 (Huhta et al., 1986b); das paßt auf unsere Versuchsflächen (Tab. 10). Die Anzahl der Enchyträen ist im jungen Bestand um etwa ein Drittel niedriger als im alten. Dafür könnten der im jungen Bestand dichtere Boden (Dozsa-Farkas, 1987), aber auch der um etwa 15% niedrigere Wassergehalt in 3-9 cm Bodentiefe (43% gegenüber 58%) und die weitgehend fehlende Krautschicht verantwortlich sein (Abrahamsen, 1972; Graefe, 1989). Wie in

allen sauren Böden Mitteleuropas fehlen Regenwürmer weitgehend auch in unseren Kontrollflächen (Tab. 8, 10; Abrahamsen, 1972; Schauer mann, 1985; Huhta, 1979; Huhta et al., 1986b; Meyer et al., 1989).

4.2 Auswirkungen der Sanierungsmaßnahmen

4.2.1 pH-Werte, Bodenenzyme und Streuabbau

Die Düngung steigerte die pH-Werte von 3 auf 4 (Tab. 1). Trotz der nach wie vor sehr sauren Bodenreaktion war der pH-Anstieg ausreichend, um die Anzahl der Regenwürmer (Tab. 6), die N-Mineralisation und die Nährstoffverfügbarkeit zu erhöhen (Katzensteiner et al., 1992).

Beide Behandlungen veränderten die Aktivität der vier untersuchten Bodenenzyme (Tab. 2). Die Unterschiede von etwa 20% zu den Kontrollen sind relativ gering, aber teilweise noch nach fünf Jahren nachweisbar. Die Katalase war infolge der Düngung erhöht (Tab. 2). Dieses Enzym wird von vielen Bakterien und Pilzen produziert und bewirkt die Entgiftung des beim Atmungsprozeß anfallenden Wasserstoffsuperoxids (Frankenberger und Dick, 1983; Schlegel, 1985). Die Hydrolyse von Proteinen zu Aminosäuren ist ein wichtiger Prozeß im Stickstoffkreislauf; sie erfolgt durch Proteasen, deren Aktivität besonders in den ersten vier Jahren nach der Düngung erhöht war (Tab. 2). In sauren Böden werden Proteasen hauptsächlich von Pilzen produziert (Frankenberger und Dick, 1983; Schinner, 1989). Eine Änderung im Artenspektrum und/oder der Aktivität der Pilze wird auch durch Verschiebungen bei den Ernährungstypen der Wimpertiere und Schalenamöben und durch die gestiegene Anzahl von Beintastlern indiziert (Kapitel 4.2.2; Aesch und Foissner, 1993, 1994).

Die Düngung führte zu einem leichten Rückgang der Phosphatase- und Zellulaseaktivitäten (Tab. 2). Von den diese Enzyme produzierenden Organismen ist jedoch bekannt, daß sie primär leicht verfügbare Nährstoffe (wie sie in den Düngern enthalten sind) nutzen und erst nach deren Erschöpfung die schwerer abbaubare Nadelstreu angreifen. Überdies werden Zellulasekomponenten leicht durch Adsorption an Lignin- und Humusbestandteile oder durch eine erhöhte Proteaseaktivität (siehe oben) immobilisiert (Schinner et al., 1980; Schlegel, 1985; Hoffmann, 1986; Häussling und Marschner, 1989). In den ersten zwei Monaten nach der Düngung war jedoch ein signifikanter Anstieg der alkalischen Phosphatase, die ausschließlich von Bakterien produziert wird (Frankenberger und Dick, 1983; Häussling und Marschner, 1989), zu verzeichnen (Tab. 2), was zumindest auf eine kurzfristige Erhöhung der Bakterienzahl und/oder -

aktivität deutet. Diese Interpretation wird durch die zunehmenden Individuenzahlen bestimmter bakterienfressender Wimpertiere und Schalenamöben gestützt. Girschik et al. (1993) beobachteten bei einem zweijährigen Düngungsversuch im Böhmerwald (mit ähnlichen Varianten wie bei unserem) ebenfalls eine Aktivitätssteigerung der Phosphatase durch Bactosol und führten sie auf zwei mögliche Ursachen zurück: Das mit Bactosol in den Boden gebrachte organische Material könnte direkt als Substrat für die Phosphatase gewirkt haben oder ein gesteigerter Abbau der in den Boden gebrachten organischen Bestandteile könnte zu einem Mitverwerten von bodeneigenen phosphathaltigen Substanzen geführt haben.

Kalkung wirkt sich auf den Streuabbau sehr unterschiedlich aus: Es wurde sowohl Hemmung, Steigerung als auch keine Veränderung beobachtet (z. B. Funke, 1986; Herlitzius, 1983a; Beck, 1989; Kratz et al., 1991; Hartmann et al., 1989). Bei einem anderen Düngungsversuch im Böhmerwald (mit ähnlichen Varianten wie bei unserem) stellten Insam und Haselwandter (1993) nach einmaliger Exposition von je 1 g Buchenstreu ebenfalls keine behandlungsbedingten Unterschiede fest.

4.2.2 Bodentiere

Für Nacktamöben und Flagellaten liegen keine Untersuchungen über Düngereffekte in Waldökosystemen vor. Auch unsere Daten sind zu fragmentarisch, um daraus wesentliche Schlüsse zu ziehen.

Die signifikant verminderte Testaceen-Biomasse in der Bactosol-Biomag-Variante bei der Bestände (Tab. 3) beruht auf einem relativen Anstieg kleiner, sehr produktiver Arten, was positiv zu bewerten ist. In süddeutschen Fichtenwäldern bewirkte Kalk (20 kg 95% CaCO_3 100 m^{-2}) im ersten Jahr nach der Applikation eine signifikante Erhöhung der Individuenzahl, während eine Kombination von Kalk und Mineraldünger (5 kg Kalkammonsalpeter 100 m^{-2}) zu einem (nicht signifikanten) Rückgang der Abundanz führte (Wanner, 1991). Rosa (1974) stellte, vermutlich mit unzureichender Methodik (Aescht und Foissner, 1994), nur geringfügige Auswirkungen von NPK-Düngern auf die Testaceen tschechoslowakischer Fichtenwälder fest.

Die Abundanz der Ciliaten verringerte sich nach der Düngung im alten Bestand um etwa 30% (Tab. 3); diese „signifikante“ Verminderung ist jedoch nicht negativ zu bewerten, da sie auf eine gesteigerte mikrobielle Aktivität weist, die zu einer verstärkten Produktion von Ciliaten-Hemmstoffen führt (Aescht und Foissner, 1993). In einem Fichtenwald bei Ulm (BRD) bewirkten Kalk und Kalkammonsalpeter innerhalb von sechs Monaten einen 50%igen Anstieg der nachweisbaren Ciliatenarten (Lehle und

Funke, 1989). Nach alleiniger Kalkammonsalpeterdüngung ging die Artenzahl zu Beginn deutlich zurück, bis sie nach drei Monaten wieder Normalwerte erreichte. Diese Ergebnisse basieren allerdings auf einem sehr einfachen Versuchsplan und auf einer Kulturmethode, bei der vor allem Bakterienfresser gefördert werden. Stachurska-Hagen (1980) beobachtete nach Kalkung skandinavischer Kiefernwälder keine behandlungsbedingten Unterschiede bei den aktiven Ciliaten. Auch hier wurde kein randomisiertes Design verwendet. Bei den Rotatorien kamen diese Arbeitsgruppen ebenfalls zu widersprechenden Ergebnissen: gleichbleibende (Lehle und Funke, 1989) bzw. stark verringerte Abundanzen (Stachurska-Hagen, 1980).

Bei den Nematoden wurden temporäre Effekte in der ersten oder zweiten Vegetationsperiode nach Düngung mit Harnstoff, Asche und Superphosphat bzw. mit Kalk und Kalkammonsalpeter in skandinavischen und süddeutschen Nadelwäldern beobachtet: Huhta et al. (1986a) fanden einen 100-200%igen Anstieg, Stachurska-Hagen (1980) und Ratajczak et al. (1989) hingegen eine Verminderung um bis zu zwei Drittel. Unsere Versuchsanlage ergab dagegen keine statistisch absicherbaren Abundanzunterschiede (Tab. 6); ob sich die Gemeinschaftsstruktur änderte, wurde nicht untersucht. Hyvönen und Huhta (1989) stellten nach Düngung mit Asche und Superphosphat einen signifikanten Anstieg der Bakterienfresser fest, obwohl die Gesamtindividuenzahl unverändert geblieben war. Auch Ratajczak et al. (1989) fanden zweieinhalb Jahre nach Kalk- und Kalkammonsalpeteraufbringung – bei gleicher Arten- und Individuenzahl – eine Zunahme der Abundanz der bakteriovoren und eine Abnahme der mycophagen Nematoden. Weder Unterschiede in der Individuenzahl noch in der Artenzusammensetzung zeigten sich zwei Jahre nach der Kalkung eines Fichtenwaldes mit $1600 \text{ kg CaMg(CO}_3)_2 \text{ ha}^{-1}$ und 12 Jahre nach der Behandlung eines Tannenwaldes mit $5000 \text{ kg CaCO}_3 \text{ ha}^{-1}$ (Hyvönen und Persson, 1990). Parallel mitgeführte Untersuchungen der Mikroflora ergaben jedoch eine signifikant verminderte Pilzaktivität im Tannenwald, während die Bakterienbiomasse in beiden Waldtypen keine signifikanten Differenzen aufwies. Einen geringen Abundanzrückgang bei allen Ernährungstypen verbinden diese Autoren daher mit der erhöhten Regenwurmdichte in den gekalkten Flächen. Franz und Loub (1959) folgern aus Langzeitversuchen, daß die Nematodenzahl durch mineralische Düngung in den meisten Fällen nur vorübergehend ansteigt, am stärksten bei reiner Stickstoffdüngung, am geringsten bei reiner Kalkung. Im Artenbestand traten nur geringe Verschiebungen auf.

Über die Auswirkungen von Kalk und Düngern auf die säuretoleranten Mikroarthropoden, deren individuenreichste Vertreter die Milben und Springschwänze sind, gibt es zahlreiche Untersuchungen, die im wesentlichen sinkende Individuenzahlen der dominanten Arten ergaben, und zwar infolge des pH-Anstiegs und der geänderten Zusammensetzung der Pilzflora, ihrer hauptsächlichen Nahrung (Dindal et al., 1975; Bååth et al., 1980; Hagvar und Amundsen, 1981; Huhta et al., 1983; Hagvar, 1984; Funke, 1986, 1991; Huhta et al., 1986a, b; Koskenniemi und Huhta, 1986; Hartmann et al., 1989). Im Vergleich zu diesen Untersuchungen waren die Düngereffekte in unserem Versuch gering.

Proturen korrelieren zu einem gewissen Grad mit dem Gesundheitszustand der Bäume bzw. ihrer Mykorrhiza (Funke, 1991). In süddeutschen Fichtenwäldern stieg ihre Abundanz ein halbes Jahr nach Kalkung deutlich an, später fiel sie aber hinter der Kontrollflächen zurück (Funke, 1986, 1991). Schauer mann (1987) stellte nach Kalkung des Solling-Fichtenforstes Massenvermehrungen (59 gegenüber 5505 Individuen m^{-2}) fest und diskutiert als Ursache eine regenerierte Mykorrhiza. Hagvar (1984) fand in schwedischen Nadelwäldern ebenfalls einen signifikanten Anstieg nach Kalkung und Beregnung. Bei den meisten dieser Untersuchungen fehlt allerdings die Statistik.

Der anfängliche Rückgang und spätere Anstieg der Enchyträenabundanz, nach etwa 3-4 Jahren (Tab. 6), passen auf Ergebnisse von Kalkungs- und Mineraldüngungsversuchen (Bååth et al., 1980; Abrahamsen und Thompson, 1979; Abrahamsen, 1983; Funke, 1986; Huhta et al., 1986a; Jans und Funke, 1989; Graefe, 1989; Hartmann et al., 1989).

Über die günstige Wirkung von Sanierungsmaßnahmen auf die Regenwürmer von versauerten Waldböden wurde vielfach berichtet (Huhta, 1979; Schauer mann, 1985; Persson, 1988; Makeschin, 1987, 1990, 1991). Erstaunlich groß waren die Behandlungseffekte vier Jahre nach der Kalkung des bayerischen Höglwaldes: sie führte zu einem 18fachen Abundanzanstieg auf 534 Individuen m^{-2} (bei pH 6-7!) und einer weitgehenden Umgestaltung des Auflagehorizonts (Makeschin, 1991). Ausgangsdichte, Düngerart und Düngermenge scheinen ausschlaggebend für die Geschwindigkeit und das Ausmaß der Veränderungen zu sein. Organische Dünger wirken in dieser Hinsicht generell behutsamer: so führte biologisch-dynamisch präparierter Pferdemist (20 t ha^{-1}) zu einer nur 5fachen und Algenkalk zu einer 5- bzw. 7fachen Steigerung der Regenwurmdichte in einem 80jährigen Fichtenforst in der Schwäbischen Alb (Grossmann et al., 1990). Im Böhmerwald waren die Düngereffekte auf die Regenwürmer im Vergleich

zu den Kalkungs„erfolgen“ ebenfalls gering (Tab. 6), dokumentiert auch durch die organische Auflage, die am Ende des fünften Versuchsjahres keine sichtbaren morphologischen Veränderungen zeigte; überdies waren sieben Jahre nach der Düngung keine behandlungsbedingten Unterschiede mehr zu verzeichnen.

5 SCHLUSSFOLGERUNGEN

In der sauren Streuaufgabe des Böhmerwaldes leben etwa 500 Millionen Bodentiere pro Quadratmeter mit einer Feuchtmasse von 130-216 kg pro Hektar. Vergleiche mit Literaturdaten zeigen, daß die Bodenfauna bei weitem unterschätzt wird, wenn man die Schalenamöben nicht berücksichtigt, da sie einen Anteil von 50% und mehr an der tierischen Biomasse haben (Tab. 10). Bedenkt man, daß Einzeller viel stoffwechselaktiver und produktiver als größere Tiere sind und daher auch mehr umsetzen, so kann die Bedeutung der Testaceen kaum überschätzt werden, besonders in sauren und nährstoffarmen Lebensräumen.

Bei den auf Artniveau untersuchten Protozoengruppen zeigt sich, daß die Gemeinschaftsstruktur Behandlungseffekte am besten dokumentiert (Tab. 3, 5; Abb. 2, 3), weil die Parameter Gesamtabundanz und Gesamtartenzahl die Zu- oder Abnahme einzelner Arten oft verschleiern (Tab. 3). Da dies auch für andere Tiergruppen zutrifft (vgl. Hyvönen und Huhta, 1989; Ratajczak et al., 1989), ist eine detaillierte Untersuchung ausgewählter Taxa einer lediglich summarischen Erfassung vieler Taxa vorzuziehen (Aesch und Foissner, 1993, 1994; Foissner, 1994).

Im gegenständlichen Waldsanierungsversuch waren Veränderungen in der Gemeinschaftsstruktur der Ciliaten und in der Abundanz der Testaceen bereits im ersten Monat nach der Aufbringung der Dünger erkennbar, während bei der Meso- und Makrofauna auch nach zwei Jahren kaum Unterschiede auftraten (Tab. 3, 6; Aesch und Foissner, 1993, 1994). Fünf Jahre nach der Düngung wiesen noch etwa 30% von 50 Vergleichspaaren signifikante Unterschiede auf. Gewisse nachhaltige Düngereffekte, besonders in der Bactosol-Biomag-Variante des alten Bestandes, zeichneten sich somit ab. Die nach sieben Jahren praktisch wieder auf die Ausgangswerte gesunkenen Regenwurmdichten und die sich weitgehend angeglichenen pH-Werte deuten jedoch darauf hin, daß sich die Lebensbedingungen, zumindest für die Regenwürmer, wieder verschlechtert haben. Das schließt jedoch nicht aus, daß bei den Einzellern die Düngewirkung nachhaltiger ist, denn die meisten Langzeitversuche zeigen, daß Düngung besonders mikrobiologisch noch nach 10-20 Jahren nachweisbar ist (Franz und Loub,

1959; Hyvönen und Perssón, 1990; Zelles et al., 1990; Kattner, 1992). Aus wissenschaftlicher Sicht wäre es demnach wünschenswert, über mehrere Jahrzehnte in 3-5jährigen Abständen, ein bodenmikrobiologisches Monitoring zu betreiben (Insam und Haselwandter, 1993; Girschick et al., 1993).

Insgesamt sind die Wirkungen der untersuchten Dünger auf das Bodenleben als geringfügig einzustufen. Man kann keineswegs von „einschneidenden qualitativ-quantitativen Veränderungen der gesamten Lebensgemeinschaft“ sprechen, wie sie nach Kalkung und/oder rein mineralischer Düngung in Nadelwäldern beobachtet wurden (Schauermann, 1985; Funke, 1986; Hartmann et al., 1989; Kratz et al., 1991). Aus bodenzoologischer Sicht haben wir deshalb keine Bedenken gegen die Applikation von Bactosol und Biomag, falls damit eine nachhaltige Revitalisierung des Baumbestandes erreicht werden kann und es zu keiner Gefährdung des Grundwassers etc. kommt.

Zwischen den beiden Düngungsvarianten bestehen keine ausgeprägten – im Sinne von statistisch absicherbaren – Unterschiede. Die meisten Bodentiere wurden jedoch, besonders im alten Bestand, durch Bactosol-Biomag stärker beeinflusst als durch Biomag. Dies gilt auch für die Bodenreaktion, die Bodenenzyme und die forstkundlichen Parameter (Katzensteiner et al., 1992). Einer der Gründe dafür dürfte der unterschiedliche Gehalt an organischem Material sein ($19.4 \text{ kg } 100 \text{ m}^{-2}$ in der Bactosol-Biomag-Variante gegenüber $1.4 \text{ kg } 100 \text{ m}^{-2}$ in der Biomag-Variante). Da in beiden Düngungsvarianten die gleiche Menge pilzlicher Biomasse und nur in der Bactosol-Biomag-Variante zusätzlich bakterielle Biomasse aufgebracht wurde, kann die Frage nach der besseren Düngerbasis nicht beantwortet werden. Hervorzuheben ist jedoch das beiden Spezialdüngern gemeinsame Konzept, nämlich alle Nebenprodukte eines industriellen Verfahrens, in diesem Fall der Penizillinherstellung, wiederzuverwerten. Vor dem Hintergrund eines wachsenden Umweltbewußtseins stellen somit diese organischen Spezialdünger eine sinnvolle Alternative zu konventionellen Handelsdüngern dar (Katzensteiner, 1991). Darüberhinaus wurden mindestens zwei wichtige Forderungen im Zusammenhang mit der Melioration degradiert Waldbestände erfüllt: keine schockartige Veränderung des Bodenlebens und eine Verbesserung des Baumzustandes.

6 LITERATURVERZEICHNIS

- ABRAHAMSEN G., 1972: Ecological study of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forests. *Pedobiologia* 12: 26-82.
- ABRAHAMSEN G., 1983: Effects of lime and artificial rain on the enchytraeids (Oligochaeta) in a coniferous forest. *Holarct. Ecol.* 6: 247-254.
- ABRAHAMSEN G. UND THOMPSON W.N., 1979: A long term study of the enchytraeid (Oligochaeta) fauna of a mixed coniferous forest and the effects of urea fertilization. *Oikos* 32: 318-327.
- AESCHT E. und FOISSNER W., 1992A: Enumerating soil testate amoebae by direct counting. In: Lee J.J. und Soldo A.T. (Eds.) *Protocols in protozoology*. Allen Press, Lawrence: B-6.1-B-6.4.
- AESCHT E. und FOISSNER W., 1992B: Enumerating active soil ciliates by direct counting. In: Lee J.J. und Soldo A.T. (Eds.) *Protocols in Protozoology*. Allen Press, Lawrence: B27.1-7.4.
- AESCHT E. und FOISSNER W., 1993: Effects of organically enriched magnesite fertilizers on the soil ciliates of a spruce forest. *Pedobiologia* 37: 321-335.
- AESCHT E. und FOISSNER W., 1994: Effects of organically enriched magnesite fertilizers on the testate amoebae of a spruce forest. *Eur. J. Soil Biol.* 30: in press.
- BÄÄTH E., BERG B., LOHM U., LUNDGREN B. LUNDKVIST H., ROSSWALL T., SÖDERSTRÖM B. und WIRÉN A., 1980: Effects of experimental acidification and liming on soil organisms and decomposition in a Scots pine forest. *Pedobiologia* 20: 85-100.
- BAUER R., 1993: *Cognettia clarae* n. sp. – eine neue Enchytraeiden-Art aus einem österreichischen Fichtenwald (Oligochaeta; Enchytraeidae). *Linzer biol. Beitr.* 25: 685-689.
- BECK L., 1989: Lebensraum Buchenwaldboden 1. Bodenfauna und Streuabbau eine Übersicht. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 47-54.
- BECK T., 1971: Die Messung der Katalaseaktivität von Böden. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenkd.* 130: 68-81.
- BERRECK M. und HASSELWANDTER K., 1994: Die Auswirkungen von organischen Düngern in Kombination mit Magnesit auf bodenmikrobiologische Parameter in einem Fichtenbestand in Oberösterreich. *Mitt. öst. bodenk. Ges.* 48/49: 293-301.
- BIRD G. A. und CHATARPAUL L., 1986: Effect of whole-tree and conventional forest harvest on soil microarthropods. *Can. J. Zool.* 64: 1986-1993.
- BLUM W.E.H., DANNEBERG O.H., GLATZEL G., GRALL H., KILIAN W., MUTSCH F. und STÖHR D., 1986: Waldbodenuntersuchung. Geländeaufnahme Probenahme Analyse. Empfehlungen zur Vereinheitlichung der Vorgangsweise. *Österr. Bundesmin. Land- und Forstwirtschaft*, Wien: 1-59.
- DINDAL D.L., SCHWERT D. und NORTON R.A., 1975: Effects of sewage effluent disposal on community structure of soil invertebrates. *Progr. Soil Zool.* 1975: 419-427.
- DOSZA-FARKAS K., 1987: Effect of human treading on enchytraeid fauna of hornbeam-oak forests in Hungary. *Biol. Fertil. Soils* 3: 91-93.
- DUNGER W., 1983: Tiere im Boden. Ziemsen, Wittenberg, Lutherstadt: 280 S.
- ELLENBERG H., MAYER R. und SCHAUERMANN J., 1986: Ökosystemforschung – Ergebnisse des Sollingprojektes 1966-1986. Ulmer, Stuttgart: 507 S.
- FOISSNER W., 1985: Protozoologische Untersuchungen an Almböden im Gasteiner Tal (Zentralalpen, Österreich). III. Struktur und Dynamik der Testaceen- und Ciliatentaxozönose. *Veröff. Österr. MaB-Programms* 9: 65-95.
- FOISSNER W., 1987: Soil protozoa: fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators, and guide to the literature. *Progr. Protistol.* 2: 69-212.
- FOISSNER W., 1994: Soil protozoa as bioindicators in ecosystems under human influence. In: Darbyshire J.F. (Ed.) *Soil Protozoa*. CAB Intern.: in press.

- FRANKENBERGER W.T. und DICK W.A., 1983: Relationships between enzyme activity and microbial growth and activity indices in soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 47: 945-951.
- FRANZ H. und LOUB W., 1959: Bodenbiologische Untersuchungen an Walddüngungsversuchen. *Cbl. ges. Forstwesen* 76: 129-162.
- FUNKE W., 1986: Tiergesellschaften im Ökosystem „Fichtenforst“ (Protozoa, Metazoa – Invertebrata) – Indikatoren von Veränderungen in Waldökosystemen. *Forschungsber. Kernforschungszentrum Karlsruhe-PEF* 9: 1-150.
- FUNKE W., 1991: Tiergesellschaften in Wäldern Ihre Eignung als Indikatoren für den Zustand von Ökosystemen. *Forschungsber. Kernforschungszentrum Karlsruhe-PEF* 84: 1-202.
- GIRSCHICK B., ZECHMEISTER-BOLTENSTERN S. und KINZEL H., 1993: Einfluss von Waldsanierungsmassnahmen auf bodenenzymatische Umsetzungen. *FIW-Forschungsber.* 1993/2: 26-36.
- GRAEFE U., 1984: Eine einfache Methode der Extraktion von Enchytraeiden aus Bodenproben. Protokoll des Workshops zu Methoden der Mesofaunaerfassung (Moderation H. Koehler), 22.11.-23.11.84. Bremen.
- GRAEFE U., 1989: Der Einfluß von sauren Niederschlägen und Bestandeskalkungen auf die Enchytraeidenfauna in Waldböden. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 597-603.
- GRAEFE U., 1993: Die Gliederung von Zersetzergesellschaften für die standörtliche Ansprache. *Mitt. Dt. Bodenkundl. Ges.* 69: 95-98.
- GRAFF O., 1953: Die Regenwürmer Deutschlands. Schaper, Hannover: 81 S.
- GROSSMANN K., MATTES B. und WEIGELT H., 1990: Einfluss von verschiedenen Düngungsmaßnahmen auf die Lumbriciden in Fichtenwäldern. *Verh. Ges. Ökol.* 19/2: 178-183.
- HAGVAR S., 1982: Collembola in Norwegian coniferous forest soils I. Relations to plant communities and soil fertility. *Pedobiologia* 24: 255-296.
- HAGVAR S., 1984: Effects of liming and artificial rain on Collembola and Protura in coniferous forest. *Pedobiologia* 27: 341-354.
- HAGVAR S. und AMUNDSEN T., 1981: Effects of liming and artificial acid rain on the mite (Acari) fauna in coniferous forest. *Oikos* 37: 7-20.
- HARTMANN P., FISCHER R. und SCHEIDLER M., 1989: Auswirkungen der Kalkdüngung auf die Bodenfauna in Fichtenforsten. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 585-589.
- HÄUSSLING M. und MARSCHNER H., 1989: Organic and inorganic soil phosphatases and acid phosphatase activity in the rhizosphere of 80-year-old Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] trees. *Biol. Fertil. Soils* 8: 128-133.
- HERLITZIUS H., 1980: Biologische Abbauleistungen von Waldböden. *Diss. Univ. Ulm*: 81 S.
- HERLITZIUS H., 1983a: Biological decomposition efficiency in different woodland soils. *Oecologia* 57: 78-97.
- HERLITZIUS H., 1983b: Zur Phänologie des Streuabbaus in Wäldern. *Verh. Ges. Ökol.* 10: 27-34.
- HOFFMANN G., 1968: Eine photometrische Methode für die Bestimmung der Phosphataseaktivität in Böden. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenkd.* 118: 161-172.
- HOFFMANN G., 1986: Bodenenzyme als Charakteristika der biologischen Aktivität und von Stoffumsätzen in Böden. *Veröff. Landw.-chem. Bundesanst. Linz/Donau* 18: 41-73.
- HOFFMANN J., 1979: Enzym-Aktivitätsmessungen im Raum Obergurgl. *Cellulase-Xylanase-Pektinaseaktivitätsmessungen und mikrobielle Biomassebestimmung*. *Diss. Univ. Innsbruck*.
- HUETTL R.F., 1989: Liming and fertilization as mitigation tools in declining forest ecosystems. *Water, Air, Soil Pollution* 44: 93-118.
- HUHTA V., 1979: Effects of liming and deciduous litter on earthworm (Lumbricidae) populations of a spruce forest, with an inoculation experiment on *Allolobophora caliginosa*. *Pedobiologia* 19: 340-345.

- HUHTA V. und KOSKENNIEMI A., 1975: Numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates in spruce forests at two latitudes in Finland. *Ann. Zool. Fenn.* 12: 164-182.
- HUHTA V., HYVÖNEN R., KOSKENNIEMI A. und VILKAMAA P., 1983: Role of pH in the effect of fertilization on Nematoda, Oligochaeta and microarthropods. *Proc. VIII. Int. Coll. Soil Zool.*, Belgium: 61-73.
- HUHTA V., HYVÖNEN R., KOSKENNIEMI A., VILKAMAA P., KAASALAINEN P. und SULANDER M., 1986a: Response of soil fauna to fertilization and manipulation of pH in coniferous forests. *Acta Forest. Fennica* 195: 1-30.
- HUHTA V., HYVÖNEN R., KAASALAINEN P., KOSKENNIEMI A., MOUNA J., MAKELÄ I., SULANDER M. und VILKAMAA P., 1986b: Soil fauna of Finnish coniferous forests. *Ann. Zool. Fenn.* 23: 345-360.
- HYVÖNEN R. und HUHTA V., 1989: Effects of lime, ash and nitrogen fertilizers on nematode populations in Scots pine forest soils. *Pedobiologia* 33: 129-143.
- HYVÖNEN R. und PERSSON T., 1990: Effects of acidification and liming on feeding groups of nematodes in coniferous forest soils. *Biol. Fertil. Soils* 9: 205-210.
- INSAM H. und HASELWANDTER K., 1993: Die Wirkung von Waldsanierungsmassnahmen in immissionsbelasteten Gebieten der Böhmischen Masse auf mikrobielle Umsetzung und Biomasse. *FIW-Forschungsber.* 1993/2: 16-25.
- JANS W. und FUNKE W., 1989: Die Enchyträen (Oligochaeta) von Laub- und Nadelwäldern Süddeutschlands und ihre Reaktion auf substantielle Einflüsse. *Verh. Ges. Ökol.* 18: 741-746.
- KATTNER D., 1992: Langzeitwirkungen einer Calciumdüngung auf die Besiedlung von Fichtenwurzeln durch Mikropilze. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 163: 138-142.
- KATZENSTEINER K., 1991: Einsatz organischer Spezialdünger in der Forstwirtschaft. *Österr. Forstz.* 10: unpag.
- KATZENSTEINER K., GLATZEL G., KAZDA M. und STERBA H., 1992: Effects of air pollutants on mineral nutrition of Norway spruce and revitalization of declining stands in Austria. *Water, Air, Soil Pollution* 61: 309-322.
- KILIAN W. und GLATZEL G., 1989: Waldbodensanierung in Österreich. *Österr. Forstz.* 3: 43-44.
- KÖHLER W., SCHACHTEL G. und VOLESKÉ P., 1984: Biometrie. Einführung in die Statistik für Biologen und Agrarwissenschaftler. Springer, Heidelberg, New York, Tokyo: 255 S.
- KOPESZKI H., 1993: Auswirkungen von Düngergaben auf die Mesofauna, insbesondere Collembolenfauna, verschiedener Waldstandorte im Böhmerwald. *Zool. Anz.* 231: 83-98.
- KOSKENNIEMI A. und HUHTA V., 1986: Effects of fertilization and manipulation of pH on mite (Acari) populations of coniferous forest soil. *Rev. Écol. Biol. Sol* 23: 271-286.
- KRATZ W., BROSE A. und ROSE M., 1991: Der Einfluß von Kalkungsmaßnahmen auf bodenchemische und bodenbiologische Prozesse in einem geschädigten Kiefern-Eichenforst in Berlin (Grunewald). *Verh. Ges. Ökol.* 20: 441-449.
- LEHLE E. und FUNKE W., 1989 Zur Mikrofauna von Waldböden. II. Ciliata (Protozoa: Ciliophora) Auswirkungen anthropogener Einflüsse. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 385-390.
- LÜFTENEGGER G., PETZ W., FOISSNER W. und ADAM H., 1987: The efficiency of a direct counting method in estimating the numbers of microscopic soil organisms. *Pedobiologia* 31: 95-101.
- MAKESCHIN F., 1987: Effects of amelioration procedures on lumbricids in acidic forest soils under *Pinus silvestris*. In: Striganova B.R. (Ed.) *Proc 9th Int. Coll. Soil Zool.*, Moskau, 392-397.
- MAKESCHIN F., 1990: Die Regenwurmfauna forstlich und landwirtschaftlich genutzter Böden und deren Beeinflussung durch Düngung. *Kali-Briefe (Büntehof)* 20: 49-63.
- MAKESCHIN F., 1991: Auswirkungen von saurer Beregnung und Kalkung auf die Regenwurmfauna (Lumbricidae: Oligochaeta) im Fichtenaltbestand Höglwald. In: Kreutzer K. und Göttlein A. (Hrsg.) *Ökosystemforschung Höglwald Beiträge zur Auswirkung von saurer Beregnung und Kalkung in einem Fichtenbestand*. P. Parey, Hamburg, Berlin: 117-127.

- MEISTERFELD R., 1980: Die Struktur der Testaceenzönosen (Rhizopoda, Testacea) in Böden des Sollings. Verh. Ges. Ökol. 8: 435-447.
- MEISTERFELD R., 1989: Die Bedeutung der Protozoen im Kohlenstoffhaushalt eines Kalkbuchenwaldes (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 3). Verh. Ges. Ökol. 17: 221-227.
- MEYER E., FOISSNER W. und AESCHT E., 1989: Vielfalt und Leistung der Tiere im Waldboden. Österr. Forstz. 3: 15-18.
- MORISITA M., 1959: Measuring of interspecific association and similarity between communities. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E. Bio. 3: 65-80.
- MÜLLER G., 1965: Bodenbiologie. VEB Fischer, Jena: 889 S.
- PERSSON T., 1988: Effects of liming on the soil fauna in forests. A literature review. Statens naturvårdsverk., Rapport 3418: 1-92.
- PERSSON T., BÄÄTH E., CLARHOLM M., LUNDEVIST H., SÖDERSTRÖM B. E. und SOHLENIUS B., 1980: Trophic structure, biomass dynamics and carbon metabolism of soil organisms in a Scots pine forest. Ecol. Bull. 32: 419-459.
- PETERSEN H. und LUXTON M., 1982: A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. Oikos 39: 287-388.
- PETZ W. und FOISSNER W., 1988: Spatial separation of terrestrial ciliates and testaceans (Protozoa): a contribution to soil ciliatostasis. Acta Protozool. 27: 249-258.
- RATAJCZAK L., FUNKE W. und ZELL H., 1989: Die Nematodenfauna eines Fichtenforstes: Auswirkungen anthropogener Einflüsse. Verh. Ges. Ökol. 17: 391-396.
- RAUENBUSCH K., 1987: Biologie und Feinstruktur (REM-Untersuchungen) terrestrischer Testaceen in Waldböden (Rhizopoda, Protozoa). Arch. Protistenk. 134: 191-294.
- ROSA K., 1974: Die Dynamik des Mikro-Edaphons in gedüngten und ungedüngten Böden. Sb. Véd. Lesn. Ust. Vys. Skoly Zemed. Praxe 17: 271-308.
- SACHS L., 1984: Angewandte Statistik. Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 552 S.
- SCHAEFER M., 1986: Ökosystemforschung in Wäldern: Zur Funktion der Tiere. Georgia Augusta (Göttingen) 44: 29-38.
- SCHAEFER M., 1991: Secondary production and decomposition. Ecosystems of the World 7: 175-218.
- SCHAUERMANN J., 1985: Zur Reaktion von Bodentieren nach Düngung von Hainsiemen-Buchenwäldern und Siebenstern-Fichtenforsten im Solling. Allg. Forstz. 43: 1159-1161.
- SCHAUERMANN J., 1987: Tiergesellschaften der Wälder im Solling unter dem Einfluß von Luftschadstoffen und künstlichem Säure- und Düngereintrag. Verh. Ges. Ökol. 16: 53-62.
- SCHEFFER F. und SCHACHTSCHABEL P., 1982: Lehrbuch der Bodenkunde. 11. neubearb. Aufl. von P. Schachtschabel. Enke, Stuttgart: 442 S.
- SCHINNER F., 1989: Die Bedeutung der Mikroorganismen für den Waldboden. Österr. Forstz. 3: 33-35.
- SCHINNER F., NIEDERBACHER R. und NEUWINGER I., 1980: Influence of compound fertilizers and cupric sulfate on soil enzymes and CO₂-evolution. Plant Soil 57: 85-93.
- SCHLEGEL H.G., 1985: Allgemeine Mikrobiologie. 6. Aufl. Thieme, Stuttgart, New York: 571 S.
- SCHÖNBORN W., 1986a: Comparison between the characteristics of the production of Testacea (Protozoa, Rhizopoda) in different forms of humus. Symp. biol. Hung. 33: 275-284.
- SCHÖNBORN W., 1986b: Population dynamics and production biology of testate amoebae (Rhizopoda, Testacea) in raw humus of two coniferous forest soils. Arch. Protistenk. 132: 325-342.
- SCHÖNBORN W., 1992: Comparative studies on the production biology of protozoan communities in freshwater and soil ecosystems. Arch. Protistenk. 141: 187-214.
- SNEATH P. H. A. und SOKAL R. R., 1973: Numerical taxonomy. Freeman, San Francisco: 573 S.

- SPEIER T. W., LEE R., PANSIER E. A. und CAIRUS A., 1980: A comparison of sulphatase urease and protease activities in plawted and in fallow soils. *Soil Biol. Biochem.* 12: 281-290.
- STACHURSKA-HAGEN T., 1980: Acidification experiments in conifer forest. 8. Effects of acidification and liming on some soil animals: Protozoa, Rotifera and Nematoda. *SNSF prosjektet, Int. Rep.*, 74: 1-23.
- VOLZ P., 1967: Vorarbeiten für ein System der tierischen Bodenlebensgemeinschaften. In: Graff O. und Satchell J.W. (Eds.) *Progress in soil biology*. Vieweg und Sohn, Braunschweig und North-Holland Publ. Company, Amsterdam: 575-584.
- WANNER M., 1991: Zur Ökologie von Thekamöben (Protozoa: Rhizopoda) in süddeutschen Wäldern. *Arch. Protistenk.* 140: 237-288.
- ZELLES L., STEPPER K. und ZSOLNAY A., 1990: The effect of lime on microbial activity in spruce (*Picea abies* L.) forests. *Biol. Fertil. Soils* 9: 78-82.