

ÖKOLOGIE UND SYSTEMATIK DER EDAPHISCHEN
PROTOZOEN IN DEN HOHEN TAUERN
(ÖSTERREICH) ⁺)

von

W. FOISSNER

Inhaltsverzeichnis	Seite
1. Einleitung	41
2. Abkürzungen, Untersuchungsgebiet	42
2.1. Abkürzungen	42
2.2. Untersuchungsgebiet	42
3. Methoden	43
4. Ergebnisse und Diskussion	44
4.1. Ciliaten	44
4.1.1. Artenspektrum	44
4.1.2. Vertikalverteilung, Artenzahl	46
4.1.3. Abundanzverhältnisse	47
4.1.4. Abundanz- und Biomassendynamik	48
4.1.5. Artensukzession und Artenzahldynamik	49
4.2. Testacea	49
4.2.1. Artenspektrum	49
4.2.2. Vertikalverteilung, Artenzahl	50
4.2.3. Abundanzverhältnisse	51
4.2.4. Abundanzdynamik	52
4.2.5. Produktion	53
5. Vergleich zwischen Ciliaten- und Testaceen- besiedlung	53
6. Zusammenfassung	54
Summary	
Anhang	56
Literatur	62

⁺) Mit dankenswerter finanzieller Unterstützung des MAB-6-Programmes der Österreichischen Akademie der Wissenschaften.

1. EINLEITUNG

Im Rahmen des Österreichischen MAB-Hochgebirgsprojektes "Hohe Tauern" (Franz 1975) werden seit 1977 umfangreiche Studien über die Ökologie und Systematik der terricolen Ciliaten und Testaceen durchgeführt. Es ist das Ziel dieser Arbeiten, die Bedeutung der Protozoen im Energiehaushalt alpiner Böden aufzuklären. Wegen der zunehmenden Beeinflussung des Hochgebirges durch den Menschen wird außerdem ihr Indikatorwert für anthropogene Einwirkungen studiert. Im Verein mit der Erfassung einer Reihe anderer Taxozöosen, die von verschiedenen Forschern bearbeitet werden, und der Primärproduktion (Pümpel 1977) sollten dann eine Bilanzierung des Energieflusses und Aussagen über die Belastbarkeit dieses Ökosystems möglich sein.

Diese Arbeiten sind von allgemeinem Interesse, da über die Bodenprotozoen, insbesondere die Ciliaten des Hochgebirges und ihre Bedeutung im Energiehaushalt fast nichts bekannt ist. Auch die Ökologie der edaphischen Testaceen des Hochgebirges wurde bisher nur wenig bearbeitet. Besonders erwähnenswert sind die Studien von Heinis (1920, 1937, 1959) in den Schweizer Alpen, von Grandori (1934) in den Italienischen Alpen, von Bonnet et al. (1960) und Bonnet (1964) in den Pyrenäen, von Laminger (1970, 1972) in den Österreichischen Zentralalpen und von Lousier (1975, 1976) in den Kanadischen Rocky Mountains.

Der vorliegende Bericht - die etwas erweiterte Fassung eines Vortrages, den ich am 29.11.1978 in Berchtesgaden beim wissenschaftlichen Seminar "Schutz und Erforschung alpiner Ökosysteme" des Deutschen Nationalkomitees für das UNESCO-Programm MAB gehalten habe - stellt in kurzer Form den derzeitigen Stand der Arbeiten vor, die 1979 und 1980 fortgeführt werden. Der Vergleich mit den Ergebnissen anderer Forscher muß aus Platzgründen etwas zurückgestellt werden. Angaben zur Biomasse können derzeit nur für einen Standort gemacht werden, da die Berechnungen noch nicht abgeschlossen sind.

2. ABKÜRZUNGEN, UNTERSUCHUNGSGEBIET

2.1. ABKÜRZUNGEN

Folgende Abkürzungen werden im Text und in den Abbildungslegenden verwendet: BT = Bodentiefe (untersuchter Horizont), BW = Wassergehalt des Bodens in %, I = Individuen, SO = Standort (Probenahmeort), TG = Trockengewicht, UZ = Untersuchungszeitraum.

2.2. UNTERSUCHUNGSGEBIET

Die Untersuchungen wurden in den Hohen Tauern entlang der Großglockner-Hochalpenstraße in den Jahren 1977 und 1978 durchgeführt. Alle SO liegen im Bereich der Wetterstationen des MAB-6 Programmes (s. Weiss 1976). Die Studien mußten sich auf jenen Zeitraum (Mai-Oktober) beschränken, während dem die Hochalpenstraße für den Verkehr freigegeben war. Das entspricht etwa einer Vegetationsperiode. 4-6 Monate herrscht Bodenfrost.

Alle Böden besitzen eine meist mehrere cm mächtige, stark sauer (pH: 3-5) reagierende Rohhumusaufgabe. Eine genaue Beschreibung der Bodeneigenschaften der unten angeführten SO findet sich bei Gruber (1976) und Posch (1977).

SO 1: Alpine Grasheide - Wallackhaus, Planquadrat 6/3//6/4//7/3//7/4. Grasheidevegetation (*Caricetum curvulae*), Seehöhe etwa 2310 m. Bodentyp: alpiner Pseudogley auf Glimmerschiefer. 0-2 cm Wurzelfilz, 0-8 cm stärkst humos, Mull, 8-15 cm humos, Mull.

UZ: 17.5.-25.10.1977 in etwa 16-tägigem Intervall.

SO 2: Alpine Grasheide - Wallackhaus, Planquadrat 9/5//9/6//10/5//10/6. Sonst wie SO 1!

UZ: 19.5.-27.9.1978 in etwa 32-tägigem Intervall.

SO 3: Schneetälchen - Wallackhaus. Schneetälchenvegetation (*Deschampsia*-Bestand), Seehöhe etwa 2290 m. Bodentyp: alpiner Pseudogley auf Glimmerschiefer. 0-4 cm stark humos, Mull, 4-15 cm schwächst humos, Mull.

UZ: 4.6.-25.10.1977 in etwa 16-tägigem Intervall.

SO 4: Polsterpflanzenstufe - Hochtor/Nord. Polsterpflanzenvegetation, Seehöhe etwa 2520 m. Bodentyp: sehr wenig entwickelte Rendsina aus Dolomit. 0-5/7 cm stark humos, Mull, ab 5/7 cm stark aufgemürbter Dolomitfels.
UZ: 8.6.-13.10.1978 in etwa 16-tägigem Intervall.

SO 5: Weide - Guttal. Alte Almweide, Seehöhe etwa 1914 m. Bodentyp: Braunerde auf Grundmoräne aus Glimmerschiefer. 0-2 cm Wurzelfilz, 0-10 cm stärkst humos, Mull, 10-20/22 cm mäßig humos, Mull.
UZ: 8.6.-13.10.1978 in etwa 32-tägigem Intervall.

3. METHODEN

Zur Bestimmung der Abundanz der aktiven Protozoen wurden 4-6 etwa 5x5 cm große Bodenproben innerhalb eines Areal von 0,5-1,0 m² ausgestochen und anschließend gut durchgemischt. Aus dieser Stammprobe entnahm ich 5-10 Stichproben mit je ca. 0,02 g und wog auf einer Apothekerwaage insgesamt genau 0,1 oder 0,2 g ein. Die mit etwa 3 ml Wasser verdünnte, gut durchgemischte Probe wurde anschließend direkt unter dem Mikroskop ausgezählt. Für 0,2 g Erde benötigte ich 4-6 Stunden. 100 g der Stammprobe verwendete ich zur Trockengewichtsbestimmung (10-14 Tage Lufttrocknung). Die Ciliaten wurden zusätzlich mit der von Buitkamp (1975) vorgeschlagenen Methode kultiviert, dazu verwendete ich immer 3 g 10-14 Tage luftgetrocknete Erde. Die Bestimmung der Testaceen-Produktion erfolgte mit der Methode von Schönborn (1975). Statt der von ihm angegebenen 0,30 ml Erde verwendete ich stets 0,2 g Boden aus der Stammprobe.

Um später eine systematische Bearbeitung des Materials zu ermöglichen, wurden von allen Arten genaue Zeichnungen und entsprechende Dauerpräparate (Silbernitrat- und Protargolimprägnationen) angefertigt.

4. ERGEBNISSE UND DISKUSSION

4.1. CILIATEN

Alle Angaben beziehen sich, falls nicht anders angegeben, auf die mit der oben angeführten Kulturmethode gewonnenen Ergebnisse, da die Abundanz der aktiven Ciliaten stets sehr gering war (s. Kapitel 4.1.3.).

4.1.1. ARTENSPEKTRUM

Genauere Untersuchungen über die Systematik der edaphischen Ciliatenfauna fehlten bisher fast völlig. Nur von Buitkamp (1975) liegt eine beispielgebende Arbeit vor. Daher blieb die Frage unbeantwortet, ob im Boden eine spezifische Ciliatenzönose lebt (s. Fellers et al. 1920; Sandon 1927; Brodsky 1935; Doflein et al. 1953; Kasi Viswanath et al. 1968). Bei der Durchsicht der Faunenlisten verschiedener Autoren (z.B. Sandon 1927; Grandori et al. 1934; Brodsky 1935) gewann ich den Eindruck, daß das nicht der Fall ist, da meist nur ganz gewöhnliche, ubiquitäre Süßwasserarten aufgelistet waren. Auffällig war bei vielen Arbeiten jedoch der hohe Anteil nicht genau determinierter Species. Es war von vornherein einsichtig, daß eine Klärung dieser Frage nur dann Aussicht auf Erfolg haben konnte, wenn im gleichen Untersuchungsgebiet sowohl die edaphischen als auch aquatischen Ciliaten studiert wurden. Daher bearbeitete ich in den Jahren 1975 und 1976 die Ökologie und Systematik der Ciliaten der Kleingewässer entlang der Großglockner-Hochalpenstraße (Foissner, unveröffentlicht). Eine Vergleich der Artenspektren zeigte deutlich, daß beide Lebensräume nur wenige gemeinsame Arten hatten. Das deckt sich mit den Befunden von Coppa (1921) und Grandori (1934). Es ist daher offensichtlich, daß im Boden eine spezielle Ciliatenfauna lebt. Die größte Ähnlichkeit besitzt sie mit der der Moose. Das wurde für Testaceen auch von Volz (1929) festgestellt.

Bisher konnte ich etwa 70 Species isolieren, von denen rund 20

für die Wissenschaft neu sind. Viele Arten weisen besondere morphologische Anpassungen (kleine Körpergröße, Zuspitzung der Körperenden, laterale Abflachung, Reduktion der Bewimperung auf der Dorsalseite, stark verlängerte Caudalcilien, ausgeprägte Thigmotaxis, große Flexibilität des Körpers) an den Lebensraum "Edaphon" auf. Ähnliche Anpassungen zeigen auch die Ciliaten des Mesopsammons (Dragesco 1960). In beiden Fällen verursacht offenbar die Porenstruktur des Substrates konvergente Adaptionen.

Dominant sind in den Böden des Glocknergebietes die Colpodida (Fam. Colpodidae, Cyrtolophosididae, Woodruffiidae) und Hypotrichida (Fam. Holostichidae, Oxytrichidae). Etwa 85 % der Arten sind Bakterienfresser. Bei den von Brodsky (1935) und Buitkamp (1975) untersuchten Böden lag der Anteil bakteriovorere Ciliaten bedeutend niedriger. Räuberische Species traten in den Kulturen bevorzugt an jenen Standorten (Guttal, Wallackhaus) auf, bei denen zumindest zeitweise geringe Mengen aktiver Ciliaten in den frisch entnommenen Bodenproben festgestellt wurden.

Das Genusspektrum unterscheidet sich sehr wesentlich von dem vieler anderer Böden aus der ganzen Welt, in denen nach Kevan (1962) die Genera Colpoda, Colpidium, Chilodonella und Halteria bzw. nach Kasi Viswanath et al. (1977 a) die Gattungen Colpidium, Colpoda und Vorticella dominieren. Das Genus Colpidium konnten weder ich noch Buitkamp (1975) im Boden nachweisen. Halteria fehlte im Glocknergebiet ebenfalls. Vorticella und Chilodonella traten stets nur in geringen Abundanzen auf. Ich halte es für möglich, daß viele faunistische Angaben in älteren und neueren Arbeiten wesentliche Irrtümer enthalten, da die beigegebenen Zeichnungen fast immer so mangelhaft sind, daß ich mir nicht vorstellen kann, wie danach eine richtige Identifikation möglich gewesen sein sollte.

Fast alle bisher untersuchten SO wiesen charakteristische Artenverbindungen auf. Dies deutet so wie die sehr unterschiedlichen Abundanzen auf eine ziemlich heterogene Besiedlung des Gebietes

hin. Dafür dürfte neben den verschiedenen Bodeneigenschaften auch die durch die Almwirtschaft verursachte, unterschiedlich starke Eutrophierung verantwortlich sein. (s. Kapitel 4.1.3.).

4.1.2. VERTIKALVERTEILUNG, ARTENZAHL

In den meisten der bisher untersuchten Bodenproben war die Abundanz, die Artenzahl sogar immer, in der Zone von 0-5 cm am höchsten (Abb. 1a, b, 2a, b). In der Schicht von 5-10 cm waren Ciliaten meist nur mehr in geringer Menge anzutreffen. In 10-20 cm traten sie nur noch ganz vereinzelt auf oder fehlten überhaupt.

Die Artenzahlen zeigen eine klare Korrelation zu den Abundanzverhältnissen (Tab. 1). Je höher die durchschnittliche Abundanz an einem SO war, desto höher war seine durchschnittliche Artenzahl.

Diese Ergebnisse stimmen im wesentlichen mit den Befunden anderer Autoren (z.B. Sandon 1927; Brodsky 1935; Mote 1954) überein. In stark bewirtschafteten Böden reicht die Besiedlung allerdings weiter nach unten (Grandori et al. 1934; Luzzatti 1938). Das stellte auch ich in einigen alten Almweideböden, die hier nicht näher besprochen werden, fest. Hier traten die meisten Individuen in 5-10 cm BT auf.

Tabelle 1.: Durchschnittliche Abundanz und Artenzahl der Ciliaten und Testaceen an den SO 1-5. Angaben pro 1000 g TG und 10 cm BT.

Standort (SO)	Durchschnittliche Abundanz der Ciliaten	Durchschnittliche Artenzahl der Ciliaten	Durchschnittliche Abundanz der Testaceen
SO 1	110 490	5,0	306 505
SO 2	2 532 800	6,8	400 256
SO 3	107 387	3,0	113 128
SO 4	768 375	6,0	851 314
SO 5	6 563 250	14,0	1 446 135

4.1.3 ABUNDANZVERHÄLTNISSE

In allen bisher untersuchten Bodenproben war die Abundanz der aktiven Ciliaten außerordentlich gering (Abb. 1a). Sie traten ausschließlich in den obersten 0-5 cm auf. Das kann auf den Bakterienreichtum dieser Zone zurückgeführt werden (Kapitel 4.2.2.). Dieses Ergebnis, das in Widerspruch zu den Beobachtungen von Heinis (1959) und Brunberg-Nielsen (1968) steht, ist insofern von Bedeutung, als es zeigt, daß die Ciliaten im Energiehaushalt der Böden des Glocknergebietes vermutlich nur eine unbedeutende Rolle spielen. Es kann aber nicht ausgeschlossen werden, daß sie trotz ihrer geringen Abundanz auf gewisse, bislang allerdings unbekannte Prozesse einen wesentlichen Einfluß ausüben. Eine geringe Abundanz aktiver Bodenciliaten wurde auch von vielen anderen Forschern festgestellt (z.B. Cutler et al. 1922; Kasi Viswanath et al. 1968).

Mit der verwendeten Kulturmethode (s. Kapitel 3) entwickelten sich die Ciliaten dagegen sehr reichlich. Die vier untersuchten SO lassen sich hinsichtlich der Abundanz in zwei Gruppen einteilen (Tab. 1). Die höchste Durchschnittsabundanz wies die Almweide-Guttal (SO 5) auf. Das kann als Folge der Eutrophierung durch die Exkremate der Weidetiere interpretiert werden, da gedüngte Böden fast immer mehr Protozoen als ungedüngte enthalten (Sandon 1927; Kasi Viswanath et al. 1968). Eine mittlere oder niedrige Abundanz war an den nicht oder nur wenig beeinflussten SO 1-4 feststellbar. SO 2 könnte auch in die erste Gruppe eingestuft werden. Die ziemlich hohe Durchschnittsabundanz wurde aber durch den sehr herausfallenden Wert vom 19.5 (Abb. 2a) verursacht. Da an den anderen Untersuchungstagen die Abundanzen stets unter $1,5 \times 10^6$ I/1000 g TG lagen, reihte ich diesen SO in die zweite Gruppe ein.

Insgesamt liegen die Werte in der gleichen Größenordnung wie jene von anderen Böden (s. Mote 1954; Kasi Viswanath et al. 1968; Heal 1971).

4.1.4. ABUNDANZ- UND BIOMASSENDYNAMIK

Die Böden unterschieden sich auch in der Abundanzdynamik sehr auffällig (Abb. 3a, b, 4,5,6). Die Entwicklungsmaxima traten zu ganz verschiedenen Zeiten auf und konnten bisher nicht mit bestimmten abiotischen oder biotischen Faktoren korreliert werden. An den SO 2 und 4 fand sich die stärkste Entwicklung kurz nach der Ausaperung. An SO 5 trat das Maximum erst im Frühherbst auf. Der SO 3 zeigte ein Sommer- und ein Herbstmaximum. Bemerkenswert ist an allen SO die starke Schwankung der Abundanz im Jahresverlauf (s. z.B. Abb. 3a). Das deckt sich mit den Befunden von Cutler et al. (1922), die bei einigen Protozoen ebenfalls starke diurnale und annuelle Abundanzschwankungen beobachteten.

An den sehr nahe nebeneinander liegenden SO 1 und 2, die 1977 und 1978 untersucht wurden, waren sich weder die Abundanzen noch die Abundanzdynamik ähnlich. Neben methodischen Mängeln und der verschiedenen Lage könnte dieses widersprüchliche Ergebnis besonders dadurch verursacht worden sein, daß ich 1977 die Horizonte 0-5 cm und 5-10 cm nicht getrennt bearbeitete.

Abb. 7 zeigt für den SO 4 die Entwicklung der Ciliaten während einer Vegetationsperiode ("Jahresverlauf"). Es ist ersichtlich, daß Abundanz- und Biomassendynamik fast immer parallel verliefen. Das war im Großen und Ganzen auch bei den anderen SO der Fall. Nur am 26.8. war mit dem Steigen der Abundanz ein Fallen der Biomasse verbunden. Den Hauptteil der Biomasse stellten stets nur wenige Arten, was auch Stout (1962) beobachtete. Die Biomassenwerte stimmen zufriedenstellend mit den von Buitkamp (1975) festgestellten überein.

Ein Zusammenhang der Abundanz- und Biomassendynamik mit dem Witterungsverlauf und dem BW war nicht klar erkennbar. Manchmal fand sich eine leichte Tendenz zu höheren Werten nach vorangegangenen Schönwetterperioden und geringerem BW, besonders an SO 3 (vgl. Kapitel 4.2.4.).

4.1.5. ARTENSUKZESSION UND ARTENZAHLDYNAMIK

In den meisten Böden war eine ausgeprägte Artensukzession festzustellen. Abb. 7 zeigt sie für den SO 4. Die Maxima der drei dominanten Arten, die zur Gattung Colpoda gehören, traten zu verschiedenen Zeiten auf. Dies weist darauf hin, daß mit der verwendeten Kulturmethode vielleicht doch einigermaßen der Natur entsprechende Ergebnisse erzielt werden, allerdings sicher mit Ausnahme der Abundanzen (vgl. Kapitel 4.1.3.). Welche biotischen oder abiotischen Faktoren den Sukzessionen zugrunde liegen, konnte nicht geklärt werden. Möglicherweise spielt aber die Temperatur eine große Rolle, worauf die Untersuchungen von Buitkamp (1975) hinweisen.

Die Artenzahl schwankte im Jahresverlauf ebenfalls beträchtlich (Abb. 3 a, b, 4, 5, 6), jedoch nicht so stark wie die Abundanz. Die Einzel- und Durchschnittswerte (Tab. 1) sind vergleichbar jenen von anderen Böden (Sandon 1927; Chaudhuri 1928). Die niedrigsten Werte wurden meist dann festgestellt, wenn die Abundanzen hoch waren. Das entspricht dem "Prinzip der Arten- und Individuenzahlen" (Schwerdtfeger 1975). Offensichtlich wurden die entwicklungsschwächeren Arten durch die Massenvermehrung jener Species, für die die Milieubedingungen gerade besonders günstig waren, konkurriert.

4.2. TESTACEA

Alle Angaben beziehen sich auf lebende oder encystierte Individuen.

4.2.1. ARTENSPEKTRUM

Die systematische Auswertung des gesammelten Materials ist noch nicht weit fortgeschritten. Die bisherigen Untersuchungen zeigen aber klar, daß die für Rohhumusböden niedriger Höhenlagen typische Assoziation (s. Schönborn 1973) auch im Hochgebirge auftritt. Dominant sind die Centropyxidae (Gatt.: Centropyxis, Plagiopyxis) und Phryganellidae (Gatt.: Phryganella). Subdominant treten die

Euglyphidae (Gatt.: Euglypha, Trinema, Assulina) auf. Difflogidae und Arcellidae finden sich nur ganz vereinzelt. Laminger (1970, 1972) stellte in den Ötztaler Alpen dagegen eine Dominanz der Gattung Trinema fest.

In Übereinstimmung mit anderen Untersuchungen (Schönborn 1968; Lousier 1974) wurde eine im Vergleich zu aquatischen Biotopen sehr niedrige Diversität der Fauna festgestellt. Bisher konnten etwa 20 Species unterschieden werden, von denen einige typische Bodenarten sind. Die Artenzahl ist also bedeutend geringer als die der Ciliaten, was sich mit den Befunden von Fellers et al. (1920) und Bamforth (1971) deckt.

Die meisten SO wiesen ein eher übereinstimmendes Artenspektrum auf. Daraus kann auf eine ziemlich einheitliche Besiedlung des Untersuchungsgebietes mit Testaceen geschlossen werden. Nach Abschluß der Auswertungen wird es aber vermutlich möglich sein, einige typische Testaceen-Assoziationen zu unterscheiden.

Die Artenzahl schwankte im Jahresverlauf etwa so stark wie die der Ciliaten. Die Sukzession war etwas weniger ausgeprägt. (vgl. Kapitel 4.1.5.).

4.2.2. VERTIKALVERTEILUNG, ARTENZAHL

Die Abundanz und Artenzahl war in der Zone von 0-5 cm immer am größten (Abb. 1b, 2b). Im Curvuletum (SO 1) war der oberste Humushorizont (2-4 cm) am dichtesten besiedelt. In der Zone von 0-2 cm fanden sich etwas weniger Testaceen, aber weit mehr als in den Zonen 4-8 cm und 8-12 cm. Vermutlich wirken die häufig auftretenden Wetterstürze und die sehr exponierte Lage, die eine rasche Austrocknung begünstigt, etwas entwickelungshemmend. Die Ciliaten wiesen unter Kulturbedingungen dagegen die höchste Abundanz in 0-2 cm auf. Dies ist verständlich, da unter Kulturbedingungen klimatische Einflüsse nur sehr abgeschwächt zur Wirkung gelangen können und in dieser Zone das Angebot an leicht zersetzbarem Material und

damit Bakterien besonders hoch ist (vgl. Sandon 1927; Bamforth 1971). In der Nativprobe traten sie jedoch so wie die Testaceen in 2-4 cm BT am häufigsten auf (Abb. 1a,b). Der klimatisch bedeutend günstiger gelegene SO 5 wies in 0-2 cm BT die höchste Testaceen- und Ciliatendichte auf. Im Gegensatz zu den Ciliaten erfolgt der Abundanzrückgang bei den Testaceen in den tieferen Bodenschichten gleichmäßiger (vgl. Abb. 1 a mit Abb. 1b). Ähnliche Vertikalverteilungen wurden auch von anderen Forschern beschrieben (z.B. Volz 1929; Mote 1954).

Die Artenzahl nahm nach unten zu stark ab. Die durchschnittliche Artenzahl war desto größer, je höher die Durchschnittsabundanz war (vgl. Kapitel 4.1.2.). In der Streuschicht und im Wurzelfilz traten neben globoiden Formen häufig auch keilförmige oder stark abgeflachte (*Trinema*, *Assulina*) Arten auf. In den **darunter** liegenden Horizonten waren fast nur noch globoiden Formen feststellbar. Diese Sukzession deckt sich mit den Befunden von Bonnet (1964), Schönborn (1968) und Lousier (1976).

4.2.3. ABUNDANZVERHÄLTNISSE

Hinsichtlich der Abundanz lassen sich die 5 SO in 2 Gruppen einteilen, die mit denen der Ciliaten übereinstimmen (Tab.1). Die höchste Durchschnittsabundanz ($> 10^6$ I/1000g TG) wies SO 5 auf. An den anderen SO lagen die Abundanzen zwischen 10^5 - 9×10^5 I/1 000 g TG (Tab. 1). Diese Werte stimmen größenordnungsmäßig mit den von Volz (1951), Schönborn (1968), Bamforth (1971) und Heal (1971) für Rohhumus- und Mullböden festgestellten Testaceendichten überein. Standort 3 könnte mit seiner ziemlich niedrigen Durchschnittsabundanz als 3. Gruppe abgetrennt werden. Es ist bemerkenswert, daß Heal (1965) im Boden eines *Deschampsia antarctica*-Bestandes $890 \pm 150 \times 10^6$ I/m² feststellte. Dieser Wert liegt um rund 2 Potenzen (!) über dem des *Deschampsia caespitosa*-Bestandes von SO 3. Die Werte von Heal (1965) sind im Vergleich zu fast allen Literaturangaben allerdings außerordentlich hoch.

4.2.4. ABUNDANZDYNAMIK

Nach der Abundanzdynamiklassen sich die untersuchten Böden in drei Gruppen einteilen. Die SO 1 und 2 wiesen 2 Entwicklungsmaxima (Frühling, Frühherbst) auf (Abb. 8). An den SO 3 und 5 war nur ein Entwicklungsmaximum kurz nach der Schneeschmelze feststellbar (Abb. 9, 11). Ein verhältnismäßig lang andauerndes Maximum (10.8.-11.9.) wies SO 4 auf (Abb. 10). Der gut übereinstimmende Abundanzverlauf an den sehr nahe nebeneinander liegenden SO 1 und 2 (Abb. 8) weist darauf hin, daß den unterschiedlichen Abundanzverläufen an den anderen Standorten (Abb. 9, 10, 11) tiefere Ursachen zugrunde liegen müssen. Sicherlich sind sie nicht durch methodische Mängel vorgetäuscht.

Die Abb. 8-11 zeigen eindrucksvoll, daß die Abundanz im Jahresverlauf stark wechselt. Die Schwankungen, die an den einzelnen SO unterschiedlich stark ausgeprägt waren (vgl. SO 3 mit SO 4!), decken sich größenordnungsmäßig mit den von Coûteaux (1969) beschriebenen. Sie waren aber durchwegs bedeutend geringer als bei den Ciliaten.

Die Ursachen der unterschiedlichen Abundanzdynamik und der Dichteschwankungen konnten bisher nicht geklärt werden. Eine Korrelation mit dem BW war nur bei SO 3 klar ersichtlich. Hier traten höhere Abundanz stets bei einer Zunahme des BW auf (Abb. 9). Da diese Korrelation, die auch von anderen Forschern (z.B. Francé 1921; Lousier 1974) beobachtet wurde, aber bei den SO 1, 2, 4, 5 kaum erkennbar war, kann es sich um ein Zufallsergebnis handeln. Über die Bedeutung des BW für die Abundanzdynamik der Protozoen herrscht keine Einigkeit (s. Kasi Viswanath et al. 1968). Bei den Böden des Glocknergebietes ist ein derartiger Zusammenhang vielleicht deshalb nicht klar erkennbar, weil wegen der vergleichsweise hohen Jahresniederschlagssumme (s. Posch 1977) und der saugfähigen Rohhumusauf-lage zumindest die oberen Bodenschichten ziemlich konstant feucht sind (Abb. 8-11). Nur auf die Besiedlung der Streuschicht dürften das Makro- und Mesoklima wesentlichen Einfluß nehmen

(s. Kapitel 4.2.2). Biczók (1952) fand in vernässten Böden ebenfalls weniger Testaceen als in mäßig feuchten.

4.2.5. PRODUKTION

Die Ergebnisse der produktionsbiologischen Studien an den SO 1 und 4 werden hier nicht näher besprochen. Nach den von Schönborn (1975) angegebenen Kriterien sind beide Böden als gering produktiv einzustufen.

5. VERGLEICH ZWISCHEN CILIATEN- UND TESTACEENBESIEDLUNG

Die Abundanzdynamik der Ciliaten und Testaceen war ausgeprägt antagonistisch (vgl. Abb. 3a, b-6 mit Abb. 8-11), besonders an den SO 3-5. Ciliatenmaxima korrelierten fast stets mit Testaceenminima. Für diese interessante Beobachtung, die ebenfalls darauf hindeutet, daß mit der verwendeten Kulturmethode brauchbare Resultate zu erzielen sind, fehlt bisher eine befriedigende Erklärung. Es ist aber offensichtlich, daß für diese beiden Taxozönosen das biotische und-abiotische Faktorengefüge zu verschiedenen Zeiten optimal war. Zumindest das bodenbedingte abiotische Faktorengefüge blieb für die Ciliaten bei der verwendeten Kulturmethode im wesentlichen erhalten. Es besitzt daher vermutlich eine große Bedeutung. Leider war das zur Abundanzermittlung der Testaceen verwendete Probevolumen viel zu gering, um auch für die aktiven Ciliaten statistisch brauchbare Werte zu erhalten. Dennoch war in den Nativproben eine Tendenz zu einem vermehrten Vorkommen aktiver Ciliaten zu erkennen, wenn in den Kulturen steigende Abundanzen oder Maximalentwicklungen auftraten.

Cutler et al. (1922) beobachteten bei Bakterien und Amöben ebenfalls einen antagonistischen Kurvenverlauf. Sie führten ihn auf Fraßverlust zurück. Dies dürfte bei den Ciliaten und Testaceen nicht möglich sein, da die Abundanz der aktiven Ciliaten stets viel zu gering war, als daß sie für die Testaceen ernst zu nehmende Nahrungskonkurrenten hätten sein können.

Aus Tab. 1 ist ersichtlich, daß Böden mit hoher bzw. niedriger Durchschnittsabundanz der Ciliaten auch hohe bzw. niedrige Durchschnittsabundanz der Testaceen aufwiesen. Die höchsten Abundanzen traten im alten Almweideboden-Guttal auf. Das kann auf die durch die Beweidung verursachte Eutrophierung zurückgeführt werden, da durch faunistische (Francé 1921; Sandon 1927) und experimentelle (Kasi Viswanath et al. 1977 b) Untersuchungen wiederholt gezeigt worden ist, daß die Protozoendichte in gedüngten Böden am größten ist.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Im Rahmen des Österreichischen MAB-Hochgebirgsprojektes "Hohe Tauern" wurden Untersuchungen über die Ökologie und Systematik der Ciliaten und Testaceen einiger alpiner Pseudogley- und Braunerdeböden durchgeführt. Am stärksten besiedelt waren meist die obersten, sehr humusreichen 0-5 cm. Die Abundanzen und Artenzahlen waren sehr verschieden und wiesen außerdem große annuelle Schwankungen auf. Böden mit hoher oder niedriger Abundanz der Testaceen zeigten auch hohe oder niedrige Abundanz der Ciliaten. Ähnlich verhielten sich die Artenzahlen. Im Jahresverlauf waren 1-2 Abundanzmaxima feststellbar, die aber bei den verschiedenen Böden nicht immer zur gleichen Zeit auftraten. Testaceenmaxima korrelierten stets mit Ciliatenminima. Die Abundanzdynamik verlief meist der Biomassendynamik annähernd parallel. An zwei Standorten wurde die Testaceenproduktion untersucht. Die Ergebnisse weisen diese Böden als gering produktiv aus.

Bei den Ciliaten und Testaceen wurde eine ausgeprägte Artensukzession beobachtet. Bisher wurden etwa 70 Ciliaten-Arten festgestellt, von denen rund 85 % Bakterienfresser sind. Die Untersuchungen weisen darauf hin, daß in den alpinen Böden eine speziell adaptierte Ciliatenfauna lebt.

Die Abundanz aktiver Ciliaten und Flagellaten war in allen Böden sehr gering, die der lebenden Testaceen dagegen gering bis sehr hoch. Das weist darauf hin, daß in den alpinen Böden von

den Protozoen nur die Testaceen eine bedeutende Rolle im Energiehaushalt spielen.

SUMMARY

Ecology and systematics of soil Ciliates and Testacea were investigated in some alpine Pseudogley and brown earths as part of the Austrian MAB-6-Alpine Project "Hohe Tauern". The uppermost, humus-rich layer (0-5 cm) was usually most densely populated. Abundances and species richness were very different and showed pronounced annual fluctuations. Soils with high or low abundance of Testacea also showed high or low abundance of Ciliates. This held true for species richness too. In the course of a year there were 1-2 abundance maxima that did not always occur at the same time in different soils. Abundance maxima of Testacea were regularly correlated with abundance minima of Ciliates. The course of abundance dynamic was similar to biomass dynamic. Production of Testacea was studied at 2 sites. The results indicate that these soils have a low productivity.

Ciliates and Testacea showed a pronounced species succession. Hitherto some 70 species of Ciliata were found. Most of them (~ 85 %) are bacteria consumers. The investigations showed that many Ciliates occurring in alpine soils are well adapted to an edaphic mode of life.

Active Ciliates and Flagellates occurs with very low numbers in the investigated soils, but the abundance of living Testacea could be very high. This indicates that among the Protozoa only the Testacea are of great importance in the energy budget of alpine soils.

ANHANG

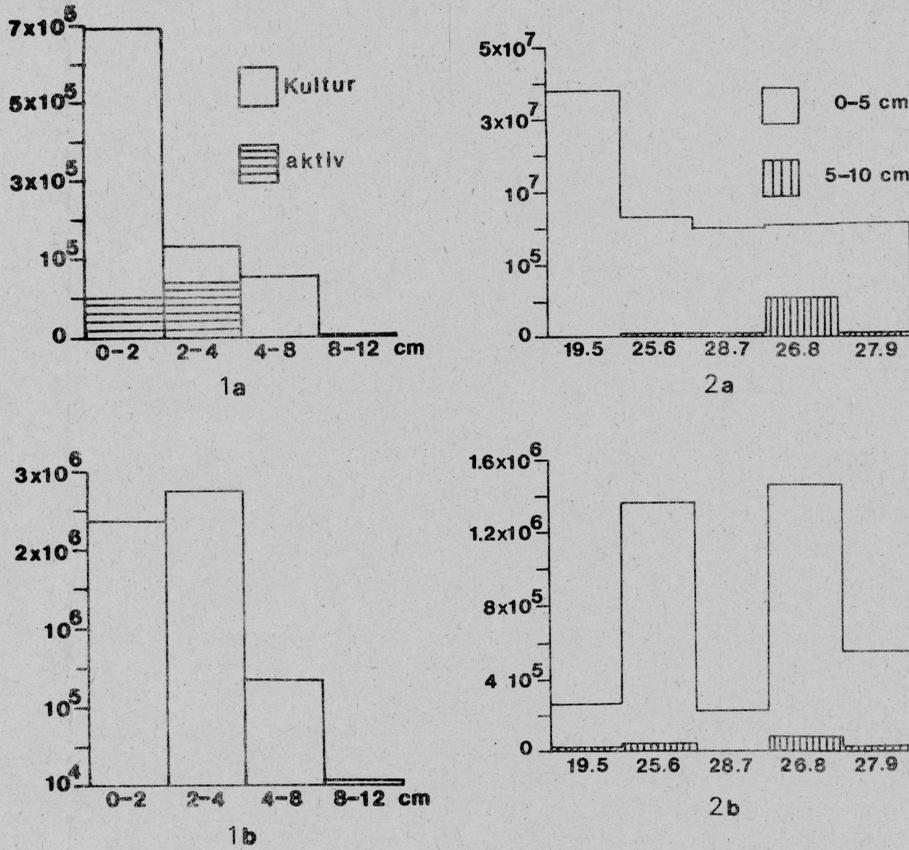
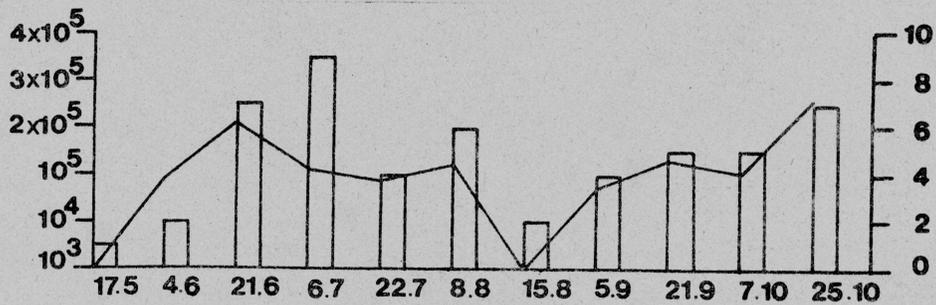
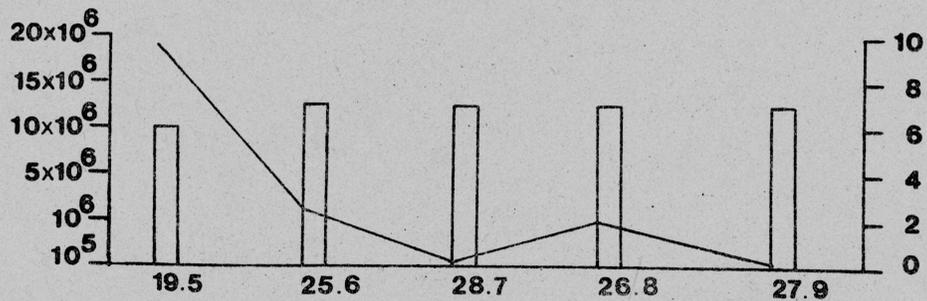


Abb. 1a, b. Vertikalverteilung der Ciliaten (a) und Testaceen (b) in 0-12 cm BT am SO 1 am 15.8.1977. Abszisse: BT, Ordinate: I/1000 g TG.

Abb. 2a, b. Vertikalverteilung und Abundanzdynamik der Ciliaten (a) und Testaceen (b) in 0-5 cm und 5-10 cm BT am SO 2. Abszisse: UZ, Ordinate I/1000 g TG.



3a



3b

Abb. 3a,b. Abundanz- und Artenzahldynamik der Ciliaten an den SO 1 (a) und 2(b). Abszisse: UZ, Ordinate links: I/1000 g TG und 10 cm BT. Am SO 2 ist die Abundanz als Mittel aus den Strata 0-5 cm und 5-10 cm angegeben. Ordinate rechts: Artenzahl (Säulendiagramm), Summe aus 0-5 cm und 5-10 cm.

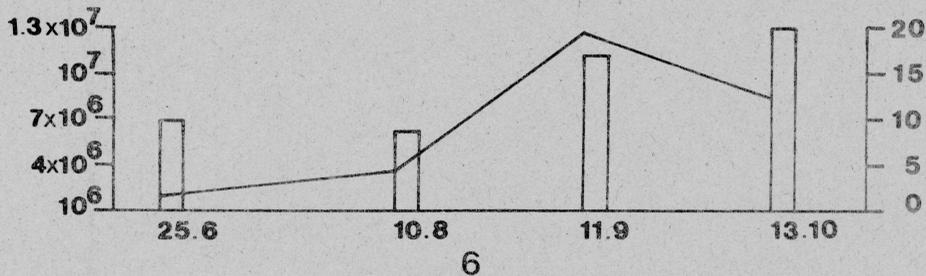
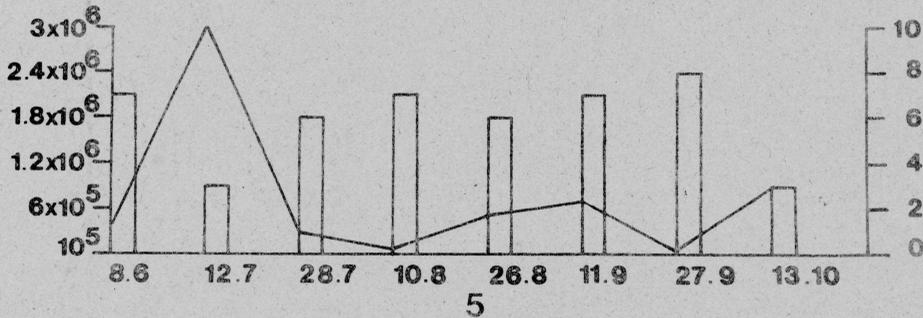
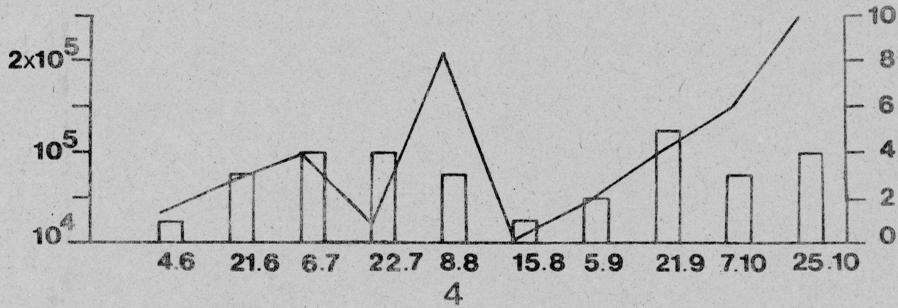


Abb. 4. Abundanz- und Artenzahldynamik der Ciliaten am SO 3. Abszisse:UZ, Ordinate links: I/1000 g TG und 10 cm BT. Ordinate rechts: Artenzahl (Säulendiagramm).

Abb. 5. Abundanz- und Artenzahldynamik der Ciliaten am SO 4. Abszisse:UZ, Ordinate links: I/1000 g TG und 10 cm BT. Ordinate rechts: Artenzahl (Säulendiagramm).

Abb. 6. Abundanz- und Artenzahldynamik der Ciliaten am SO 5. Abszisse UZ Ordinate links: I/1000 g TG und 10 cm BT. Die Abundanz ist als Mittel aus den Strata 0-2 cm und 2-10 cm angegeben. Ordinate rechts: Artenzahl (Säulendiagramm), Summe aus 0-2 cm und 2-10 cm.

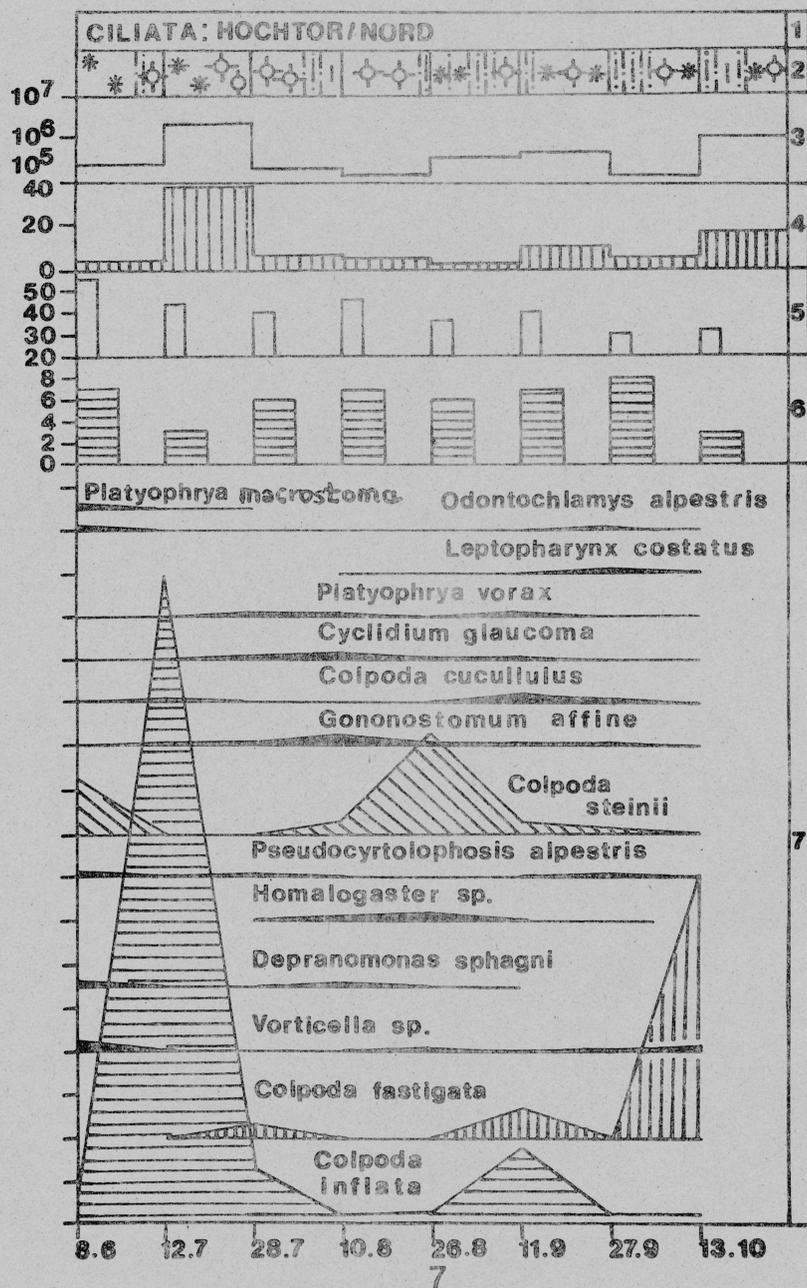
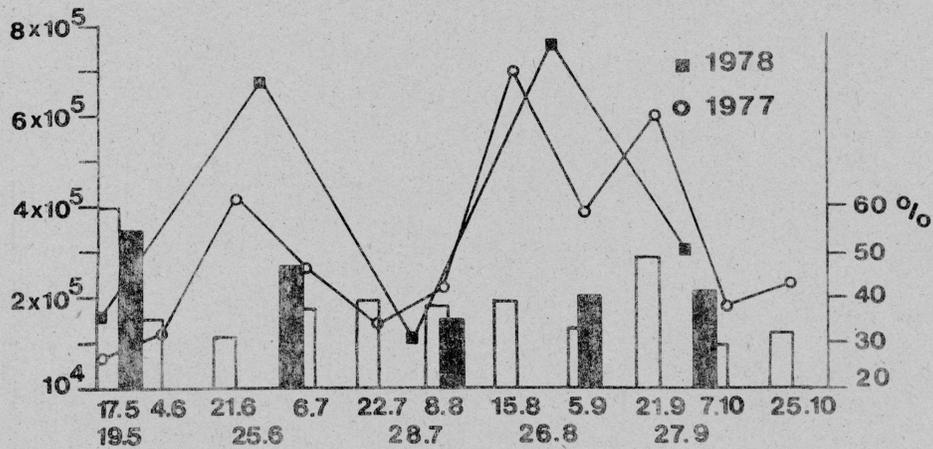
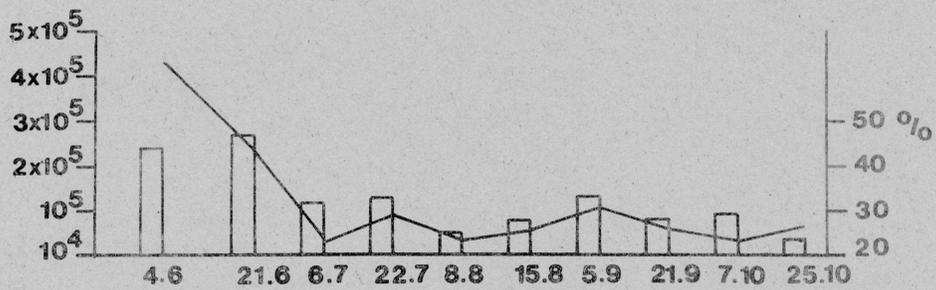


Abb. 7. Zusammenstellung der Untersuchungsergebnisse vom SO 4. Abszisse:UZ. Die Zahlen auf der rechten Ordinate bedeuten: 1 = Standort und Tiergruppe. 2 = Witterung (-○- vorwiegend Schönwetter, ☉☉☉ vorwiegend Regen, * vorwiegend Schneebedeckung). 3 = Abundanzdynamik, I/1000 g TG und 10 cm BT. 4 = Biomassendynamik, kg/ha TG und 10 cm BT. 5 = BW in %. 6 = Artenzahldynamik. 7 = Artensukzession in der Zone von 0-5 cm. 1 Teilstrich (Ordinate links) = 200 I/g TG. Die Arten *Platyophrya macrostoma*, *Odontochlamys alpestris* und *Pseudocyrtilophosis alpestris* sind für die Wissenschaft neu und werden an anderer Stelle veröffentlicht.



8



9

Abb. 8. Abundanzdynamik der Testaceen und BW an den SO 1 und 2. Abszisse: UZ, Ordinate links: I/1000 g TG und 10 BT. Die Abundanzen des Jahres 1978 sind als Mittel aus den Strata 0-5 cm und 5-10 cm angegeben. Ordinate rechts: BW in % (Säulendiagramm).

Abb. 9. Abundanzdynamik der Testaceen und BW am SO 3. Abszisse: UZ, Ordinate links: I/1000 g TG und 10 cm BT. Ordinate rechts: BW in % (Säulendiagramm),

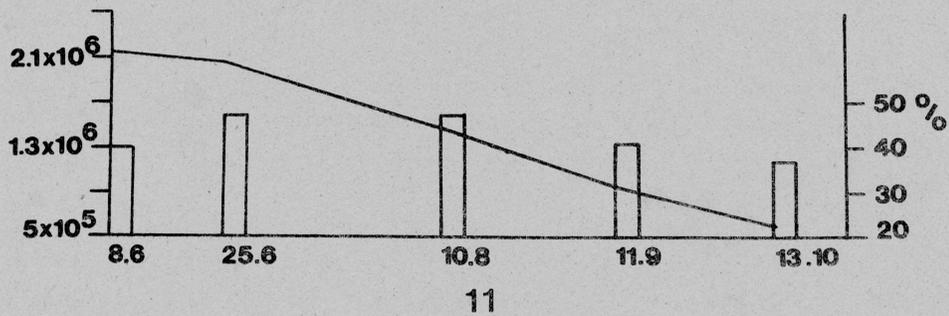
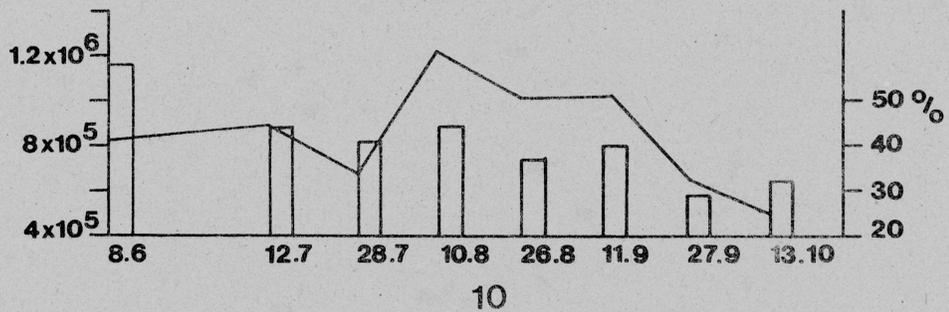


Abb. 10. Abundanzdynamik der Testaceen und BW am SO 4. Abszisse: UZ, Ordinate links: I/1000 g TG und 10 cm BT. Ordinate rechts: BW in % (Säulendiagramm).

Abb. 11. Abundanzdynamik der Testaceen und BW am SO 5. Abszisse: UZ, Ordinate links: I/1000 g TG und 10 cm BT. Die Abundanz ist als Mittel aus den Strata 0-2 cm und 2-10 cm angegeben. Ordinate rechts: BW in % (Säulendiagramm).

LITERATUR

- BAMFORTH, S.S. (1971). The numbers and proportions of Testacea and Ciliates in litters and soils. *J. Protozool.* 18: 24-28.
- BICZÓK, F. (1952). Testazeen in der Rhizosphäre. *Ann. biol. Univ. Hungariae* 2: 385-394.
- BONNET, L. (1964). Le peuplement thécamoebien des sols. *Rev. Ecol. Biol. sol.* 1: 123-408.
- BONNET, L. et THOMAS, R. (1960). Thécamoebiens du sol. In: Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales 5. Paris. 103 pp.
- BRODSKY, A.L. (1935). Soil protozoa and their relative importance on soil activity. (Soil protozoa of the Central Asia). *Uzbekistan Committee of Sciences, Tashkent* 20: 99-182.
- BRUNBERG-NIELSEN, L. (1968). Investigations on the microfauna of leaf litter in a Danish beech forest. *Natura Jutlandica* 14: 79-87.
- BUITKAMP, U. (1975). Ökologische und taxonomische Untersuchungen an Ciliaten ausgewählter Bodentypen. Diss. an der Math.-Naturwiss. Fak. Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn. 102 pp.
- CHAUDHURI, H. (1928). A study of the protozoal content of certain soils of India. *Ann. Protistol.* 1: 41-57.
- COPPA, A. (1921). Ricerche sui protozoi dei terreni e delle acque ticinensi. *Le stat. sperimentali agr. italiane* 54: 181-213.
- COÛTEAUX, M.M. (1969). Étude de la communauté de Thécamoebiens d'une chênaie à luzule (Moyenne-Belgique). *C.R. Acad. Sci. Paris* 269: 335-338.
- CUTLER, D.W., CRUMP, L.M., and SANDON, H. (1922). A quantitative investigation of the bacterial and protozoan population of the soil, with an account of the protozoan fauna. *Phil. Trans. Roy. Soc.* 211: 317-350.

- DOFLEIN, F. und REICHENOW, E. (1953). Lehrbuch der Protozoenkunde. 6. Aufl. G. Fischer, Jena. 1214 pp.
- DRAGESCO, J. (1960). Ciliés mésopsammiques littoraux. Systématique, morphologie, écologie. Trav. Sta. biol. Roscoff (N.S.) 12: 1-356.
- FELLERS, C.R. and ALLISON, F.E. (1920). The protozoan fauna of the soils of New Jersey. Soil Sci. 9: 1-26.
- FRANCÉ, R.H. (1921). Das Edaphon. Untersuchungen zur Ökologie der bodenbewohnenden Mikroorganismen. 2. Aufl. Stuttgart. 99pp.
- FRANZ, H. (1975). Das österreichische MAB-Hochgebirgsprogramm - Arbeitsgebiet Hohe Tauern. Bericht über Entstehung und organisatorischer Aufbau. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. 184: 97-101.
- GRANDORI, L. (1934). Prime ricerche sui protozoi dei terreni e delle acque dell'alta montagna alpina. Boll. Zool. Agr. Bachicolt. R. Ist. Sup. Agr. Milano 4: 15-42.
- GRANDORI, R. et GRANDORI, L. (1934). Studi sui protozoi del terreno. Boll. Zool. Agr. Bachicolt. R. Ist. Sup. Agr. Milano 5: 1-339.
- GRUBER, F. (1976). Physikalische Eigenschaften und Wasserhaushalt hochalpiner Böden im Glocknergebiet. Diss. Univ. Bodenkult., Wien. 146 pp.
- HEAL, O.W. (1965). Observations on testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) from Signy Island, South Orkney Islands. Brit. Antarctic Surv. Bull. 6: 43-47.
- HEAL, O.W. (1971). Protozoa. In: J. PHILLIPSON (ed.): Methods of study in quantitative soil ecology: population, production and energy flow. IBP Handbook Nr. 18. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh, pp. 51-70.
- HEINIS, F. (1920). Über die Mikrofauna alpiner Polster- und Rosettenpflanzen. Festschrift f. Zschokke 6: 1-30.
- HEINIS, F. (1937). Beiträge zur Mikrobiocoenose in alpinen Pflanzenpolstern. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel, Zürich (1936), pp. 61-76.

- HEINIS, F. (1959). Beitrag zur Mikrobiocoenose der Schneetälchen auf Macun (Unterengadin). Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel, Zürich (1958), pp. 110-123.
- KASI VISWANATH, G. and PILLAI, S.C. (1968). Occurrence and activity of protozoa in soil. J. Scient. Industr. Res. 27: 187-195.
- KASI VISWANATH, G. and PILLAI, S.C. (1977a). Some common protozoa in soil. J. Indian Inst. Sci. 59: 177-186.
- KASI VISWANATH, G. and PILLAI, S.C. (1977b). Influence of superphosphate on soil protozoa. J. Indian Inst. Sci. 59. 113-120.
- KEVAN, D.K. MCF. (1962). Soil Animals. Philosophical Library, London. 225 pp.
- LAMINGER, H. (1970). Die beschalteten Amöben (Protozoa, Rhizopoda Testacea) in den zentralen Ostalpen. Diss. Univ. Salzburg. 151 pp.
- LAMINGER, H. (1972). Terrestrische Testaceen (Protozoa, Rhizopoda) in der Umgebung von Obergurgl (Österreich, Tirol). Pedobiologia 12: 16-22.
- LOUSIER, J.D. (1974). Response of soil Testacea to soil moisture fluctuations. Soil Biol. Biochem. 6.: 235-239.
- LOUSIER, J.D. (1975). Relationships between distribution of Testacea (Protozoa, Rhizopoda) and the soil habitat. Naturaliste can. 102: 57-72.
- LOUSIER, J.D. (1976). Testate amoebae (Rhizopoda, Testacea) in some Canadian Rocky Mountain soils. Arch. Protistenk. 118: 191-201.
- LUZZATTI, E. (1938). I ciliati di un terreno di "macchia" della campagna romana. Boll.Zool. Agr. Bachicoltura. R. Ist. Sup. Agr. Milano 9: 91-113.
- MOTE, R.F. (1954). A study of soil protozoa on an Iowa virgin prairie. Proc. Iowa Acad. Sci. 61: 570-592.
- POSCH, A. (1977). Chemische Eigenschaften einiger ausgesuchter Bodenprofile im Glocknergebiet. Diplomarbeit Univ. Bodenkult., Wien 139 pp.