

Sonderdruck aus

GESELLSCHAFT FÜR ÖKOLOGIE

VERHANDLUNGEN BAND XVII

17. Jahrestagung Göttingen 1987

Göttingen 1989

Ciliatostasis: Ein neuer Ansatz zum Verständnis terricoler Protozoen-Zönosen

Wilhelm Foissner

Synopsis

The term "ciliatostasis" refers to the phenomenon that excystation and growth of ciliates in evolved natural and cultivated soils is much less than might be expected from their behaviour under similar conditions of temperature, moisture, pH, etc. in vitro. In this paper the known facts about ciliatostasis are reviewed and its effects on the soil protozoan community are discussed. Soil ciliatostasis and soil microbiostasis in general may be powerful means of niche separation and of maintaining an equilibrium between the different kinds of soil microorganisms. Ciliatostasis causes, for instance, a rather sharp separation of ciliates and testaceans in spruce forests. The ciliates reach highest numbers in the fresh litter, whereas the testaceans are most abundant in the humus layer. Little is known about the causes of ciliatostasis. It is, however, obvious that certain substances which inhibit the growth of ciliates are enriched in evolved soils. Some experiments show that these substances are probably produced by the activity of microorganisms. A part of this inhibitory material is volatile and water-soluble. The high numbers of active ciliates present in fresh litter suggest that they play an important role in the decomposer cycle and in the earliest stages of soil development.

Ciliophora, ciliatostasis, decomposer cycle, microbiostasis, soil microfauna, *Testacea*.

1. Das Problem

Die Tabelle 1 zeigt einen repräsentativen Auszug aus einem umfangreichen Datenmaterial, das in den letzten Jahren bei verschiedenen ökologischen Untersuchungen angefallen ist. Daraus ist ersichtlich, daß aktive Ciliaten in frischen Acker- und Wiesenböden mit sehr geringer, in der Streu von Laub- und Nadelwäldern dagegen mit relativ hoher Abundanz vorkommen. Nach Lufttrocknung und Wiederbefeuchtung der Bodenproben ist in vitro in allen Fällen ein starker Anstieg der Abundanz festzustellen, prozentuell bei den Acker- und Wiesenböden jedoch weitaus stärker als bei der Waldstreu. Diese Verhältnisse sind sehr typisch und können nicht auf herkömmliche abiotische Faktoren (Wassergehalt, pH etc.) zurückgeführt werden. Sie sind deswegen besonders schwer erklärbar, weil es in hoch produktiven Wiesenböden sicher nicht an Nahrung mangelt, was auch dadurch belegt wird, daß sie eine arten- und individuenreiche Testaceenfauna enthalten (MEISTER-FELD 1980, FOISSNER 1987). Dazu kommen die Ergebnisse verschiedener Kulturmethoden, die zeigen, daß auch in den Wiesen- und Ackerböden eine arten- und individuenreiche Ciliatenfauna existiert, allerdings offensichtlich in weitgehend inaktiver (encystierter) Form (FOISSNER 1987, Tab. 1).

Diese sonderbaren Verhältnisse, die der Forschung entgangen waren, weil die Abundanz der aktiven Ciliaten seit Jahrzehnten fast ausschließlich mit indirekten (Kultur-) Methoden erhoben wird, beschreibt das Konzept der Ciliatostasis (FOISSNER 1987). Im vorliegenden Artikel werden die bisherigen Resultate zu dieser Hypothese referiert und über einige neue Experimente berichtet, die Hinweise über einige der (vielen?) Ursachen der Ciliatostasis geben.

Tab. 1: Abundanz (\bar{x}) der aktiven Ciliaten in frischen und in luftgetrockneten Böden sechs Tage nach Wiederbefeuchtung¹⁾.

Biotop ²⁾	Aktive Ciliaten/g TM des Bodens		
	frischer Boden	getrockneter Boden	Anstieg % (x10 ³)
Acker (n = 8)	1	379	37.9
Wiese (n = 8)	3	520	17.3
Fichtenwaldstreu 1 (n = 1)	319	11 430	3.6
Fichtenwaldstreu 2 (n = 1)	468	17 390	3.7
Buchenwaldstreu (n = 1)	3 326	104 340	3.1

¹⁾ Methoden siehe FOISSNER (1987) sowie LÜFTENEGGER et al. (1988).

²⁾ Untersuchte Strata: Acker 5-15 cm, Wiese 0-5 cm, Wälder 0-2/3 cm.
TM = Trockenmasse des Bodens.

2. Die Hypothese

Der Terminus "Ciliatostasis" bezeichnet das Phänomen, daß die Excystierung und das Wachstum von Ciliaten in evolvierten natürlichen und kultivierten Böden sehr viel geringer ist, als es von ihrem Verhalten unter ähnlichen abiotischen Bedingungen in vitro zu erwarten wäre.

Mit "Ciliatostasis" wird lediglich das oben beschriebene Phänomen an sich bezeichnet und kein Bezug zur Kausalität hergestellt. Dazu können entsprechende erläuternde Begriffe wie "bakterielle Ciliatostasis", "fungale Ciliatostasis" etc. verwendet werden. Die Ciliatostasis ist in das generelle Konzept der Mikrobiostasis eingebettet. Wie weit die Hypothese auch für andere terricole Protozoen (Flagellaten, Nacktamöben) zutrifft, ist zur Zeit schwer abzuschätzen, da unsere Kenntnisse über ihre tatsächlichen (aktiven) Abundanz zu unklar sind. Ziemlich sicher davon auszunehmen sind die Testaceen, die sowohl in der Streu als auch in evolvierten Böden sehr häufig sind.

3. Überprüfung der Hypothese

An drei Beispielen soll im folgenden demonstriert werden, daß die oben angeführte Hypothese experimentell gut verifizierbar ist und einen wesentlichen Beitrag zum Verständnis der terricolen Ciliatenzönosen allgemein und bei anthropogenen Eingriffen im besonderen liefert.

3.1 Evolvierte ('alte') Böden sollten weniger aktive Ciliaten enthalten als wenig oder nicht evolvierte ('junge') Böden

Dazu wurden bereits einleitend entsprechende Befunde vorgestellt (Tab. 1). Noch eindrucksvoller sind die Werte in Tab. 2. Im Wald sind bereits in der nur leicht zersetzten Streu deutlich ($p < 0.05$) weniger aktive Ciliaten vorhanden als in der frischen Streu. Im noch mehr evolvierten Humushorizont fehlen sie schon fast ganz. Dies ist in der Tat erstaunlich, ist doch gerade der Humushorizont von einer Vielzahl verschiedener Tiere besonders reich besiedelt.

Tab. 2: Abundanz (\bar{x}) und Vertikalverteilung der aktiven Ciliaten und Testaceen in einem Nadelwald, einem Laubwald und einer Mähwiese¹⁾.

Biotop ²⁾	Bodentiefe	Ciliaten	Testaceen
	(cm)	pro g TM	pro g TM
Fichtenwald	0-1	350	11 138
	1-3	109	31 408
	3-9	14	17 385
Buchenwald	0-2	3 326	-
	2-5	<20	-
Wiese	0-1	0	3 615
	1-3	0	1 436
	3-9	0	587

¹⁾ Nach PETZ u. FOISSNER (1988) sowie eigenen Untersuchungen. In der zitierten Arbeit genaue Angaben zu den Standorten, den abiotischen Faktoren und der Variabilität der Werte.
TM = Trockenmasse des Bodens.

²⁾ Fichtenwald in Oberösterreich (Mühlviertel). Ciliaten: n = 15, Testaceen: n = 4. Buchenwald in Salzburg (Bergheim). n = 1. Wiese in der Stadt Salzburg. n = 3.

3.2 Nach Entfernung des evolvierten humusreichen Oberbodens sollte im frei liegenden humusarmen (Roh)Unterboden die Abundanz der aktiven Ciliaten ansteigen, wenn genügend Nahrung vorhanden ist.

Diese Erwartung wird durch die in Tab. 3 angeführten Daten bestätigt. Der organische Dünger (getrocknetes granuliertes Pilzmycel) führt zu einer viel stärkeren ($p < 0.05$) Erhöhung der Abundanz aktiver Ciliaten als der Mineraldünger. Im ungedüngten Rohboden ist ihre Abundanz sehr gering.

Tab. 3: Abundanz (Individuen/g Trockenmasse des Bodens) der aktiven Ciliaten in ungestörten und gestörten sowie in ungedüngten und gedüngten alpinen Böden und Schipisten oberhalb der Waldgrenze.

Oberboden ungestört ¹⁾		Oberboden entfernt (Schipiste) ²⁾		
Kontrollprobe	NPK-Dünger	ungedüngt	NPK-Dünger	Organischer Dünger
<10	<10	<10	57	322

¹⁾ Aus BERGER et al. (1986). n = 3.

²⁾ Aus LÜFTENEGGER et al. (1986). n = 5.

3.3 Die Ciliatostasis sollte durch Zufuhr energiereicher Stoffe vermindert oder aufgehoben, nach einer gewissen Zeit aber wieder hergestellt werden.

Dieses Experiment wurde nach Befunden geplant, die von der Untersuchung der Fungistasis bekannt waren (LOCKWOOD 1977). Die in Tab. 4 zusammengefaßten Ergebnisse belegen eindrucksvoll die Erwartung. Durch das Trocknen des Bodens wird eine Vielzahl von Stoffen freigesetzt und/oder zerstört (BECK 1968), was offensichtlich die Ciliatostasis stärker reduziert als die Glucose. Dies ist auch bei der Fungistasis der Fall (LOCKWOOD 1977). Innerhalb von 50 Tagen ist in den so behandelten Proben ein starker, kontinuierlicher Rückgang der Abundanz der Ciliaten festzustellen, das heißt ein Anstieg der Ciliatostasis (Tab. 4).

Tab. 4: Verminderung und Restaurierung der Ciliatostasis im Oberboden (0-5 cm; Streu entfernt) einer Mähwiese und eines Fichtenwaldes¹⁾.

Aktive Ciliaten/g Trockenmasse des Bodens				
Biotop	Tag	frischer Boden mit Wasser gesättigt	luftgetrockneter Boden mit Wasser gesättigt	frischer Boden mit 1% Glucose und mit Wasser gesättigt
Wiese	2	21	5 429	0
	6	43	104	0
	20	36	50	107
	50	0	140	36
Wald	2	53	2 447	728
	6	926	840	1 549
	20	93	202	295
	50	9	23	14

¹⁾ Beschreibung des Versuches bei FOISSNER (1987).

4. Die Ursachen der Ciliatostasis

Die in Tab. 4 angeführten Befunde weisen darauf hin, daß die Ciliatostasis durch die Organistentätigkeit hervorgerufen wird. In älteren Böden reichern sich offensichtlich bestimmte Stoffe an, die das Wachstum der Ciliaten beeinträchtigen. Ein Teil dieser Stoffe ist gasförmig oder zumindest in der Bodenluft enthalten, da sich Ciliatencysten, die unter Keimbedingungen der Bodenluft ausgesetzt werden, weniger leicht excystieren als in entsprechenden Kontrollversuchen (Tab. 5). In gewaschenen, wieder im Freiland exponierten Böden ist ein vermehrtes Vorkommen von aktiven Ciliaten festzustellen (Tab. 6). Der Anstieg ist aber weitaus geringer als nach Lufttrocknung, was darauf hinweist, daß nur ein geringer Teil der Hemmstoffe ausgewaschen werden kann. Es ist allerdings zu berücksichtigen, daß die stark angestiegenen Werte nach Lufttrocknung und Wiederbefeuchtung unter Laborbedingungen bei 20°C ermittelt wurden, während die Freilandwerte unter den lebensfeindlichen Verhältnissen des Hochgebirges (mittlere Temperatur im Untersuchungszeitraum etwa 1°C) gewonnen wurden. Die dadurch bewirkte Verzerrung dürfte allerdings nicht besonders groß sein, weil analoge Versuche unter gemäßigten klimatischen

Tab. 5: Einfluß von 'Bodendampf' auf die Excystierung des Bodenciliaten *Oxytricha granulifera*¹⁾.

Behandlung	% Excystierung nach 48 h	Anzahl der Versuche
'Bodendampf'	46	24
Kontrollserie	71	24

¹⁾ Je zwei Cysten wurden in Blockschälchen in das für diese Art geeignete Nährmedium gebracht. Die Blockschälchen wurden dann in mehrere große Petrischalen gestellt, die mit 'ungestörtem' Wiesenboden (0-3 cm) gefüllt waren. Der Deckel der Petrischale war während des Versuches leicht angehoben, um einen relativ ungehinderten Luftzutritt zu ermöglichen. Als Kontrolle dienten gleich angesetzte Versuche, die in Petrischalen gegeben wurden, die mit feuchtem Filterpapier ausgelegt waren.

Bedingungen sehr ähnliche Resultate brachten (Tab. 1, 2). Die Hemmstoffe entstehen offensichtlich schon in den frühesten Phasen der Bodenbildung. Dies ist daraus zu folgern, daß auch in der Streu (= ganz junger Boden) eine deutliche Steigerung der Abundanz nach Lufttrocknung und Wiederbefeuchtung eintritt (Tab. 1). Auch hier dürfte es sich nicht um ein Laborartefakt (z.B. erhöhte Feuchte) handeln, da in Freilandexperimenten (Boden nicht luftgetrocknet) keine Steigerung der Abundanz nach Beregnung erzielt werden konnte (PETZ, FOISSNER 1989). Wie bereits einleitend ausgeführt worden ist, sind in jungen Böden weitaus weniger Hemmstoffe vorhanden als in alten, da der prozentuelle Anstieg der Abundanz nach Lufttrocknung und Wiederbefeuchtung in alten Böden weitaus größer ist als in jungen (Tab. 1).

Tab. 6: Abundanz (\bar{x}) der aktiven Ciliaten in frischen und in gewaschenen sowie in luftgetrockneten und sechs Tage lang wiederbefeuchteten Bodenproben¹⁾.

Biotop	Boden- tiefe (cm)	Aktive Ciliaten/g TM des Bodens		
		frischer Boden	gewaschener Boden ²⁾	getrockneter Boden ³⁾
Alpine Rendsina (n = 8)	0- 5	11	30 ^{*4)}	1 570
Alpiner Rasen (n = 10)	0-10	2	49 ^{**}	134

¹⁾ Nach PETZ, FOISSNER (1988).

²⁾ 0.2 g Boden wurden in einem Glasröhrchen, das mit einem Millipore-Filter (0.25 µm Maschenweite) verschlossen war, mehrmals mit einigen ml Wasser gewaschen und dann in diesem Röhrchen etwa 14 Tage lang im Freiland an der Entnahmestelle exponiert. Danach wurde gezählt und die Abundanz mit jener verglichen, die sich zum gleichen Zeitpunkt im unmittelbar angrenzenden, frisch entnommenen Boden fand.

³⁾ Kulturmethode nach BUITKAMP (1979).

⁴⁾ Verschieden bei 0.1 < p < 0.2 (*) und p < 0.005 (**) vom frischen Boden und bei p < 0.01 (**) vom luftgetrockneten Boden (U-Test nach Mann-Whitney). TM = Trockenmasse des Bodens.

Die Befunde an luftgetrockneten und an gedüngten Böden deuten darauf hin, daß für das vermehrte Auftreten von aktiven Ciliaten die Nahrung ein entscheidender Faktor sein könnte. Dies wird auch bei der Fungistasis angenommen (LOCKWOOD 1977). Im richtigen Licht betrachtet sprechen die vorliegenden Daten aber dafür, daß der Nahrungsfaktor den Hemmstoffen lediglich überlagert ist. Denn wie sollte man sonst erklären, warum in der an Nahrung und Organismen so reichen Humusschicht bereits keine oder nur mehr sehr wenige aktive Ciliaten vorkommen?

5. Die Bedeutung der Ciliatostasis für das Verständnis terricoler Protozoen-Zönosen

Aus den oben angeführten Befunden geht hervor, daß aktive Ciliaten vorwiegend in ganz jungen Böden, besonders in der frischen Streu vorkommen. Hier erreichen sie manchmal hohe Abundanzen und sind daher - zumindest indirekt - am Abbau der Streu sicher wesentlich beteiligt. Die Testaceen besiedeln dagegen vorwiegend die Humusschicht (FOISSNER 1987). Es kommt daher zu einer relativ scharfen räumlichen Trennung dieser beiden Taxozönosen (Tab. 2), wodurch u.a. die Nahrungskonkurrenz vermindert wird (PETZ, FOISSNER 1988).

6. Ausblick

Die hier vorgestellten Befunde sind durch die Anwendung einer direkten Zählmethode gewonnen worden, die - wie systematische Untersuchungen zeigten - sehr verlässliche Ergebnisse liefert (LÜFTENEGGER et al. 1988). Die seit Jahrzehnten in der Bodenprotozoologie gebrauchte indirekte Zählmethode von SINGH (1946) kann aus verschiedenen Gründen nur ein sehr verzerrtes Bild der tatsächlichen Verhältnisse liefern (FOISSNER 1987). Ihre beinahe ausschließliche Verwendung hat bisher größere Fortschritte in der Bodenprotozoologie verhindert, mit Ausnahme der Testaceen, die meist direkt gezählt werden.

Für die Entwicklung des Konzepts der Ciliatostasis gab mir die Arbeit von LOCKWOOD (1977) den Anstoß. Diese Hypothese kann nun als gut fundiert gelten, bedarf im Detail aber sicher noch der Überprüfung und Verbesserung. Besonders die Ursachenforschung und die Auswirkungen auf andere Mitglieder des Mikroedaphons versprechen interessante Resultate.

Mit dankenswerter finanzieller Unterstützung des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Projekte Nr. 5226 und Nr. 5889.

Literatur

- BECK T., 1968: Mikrobiologie des Bodens. München/Basel/Wien (BLV): 452 S.
BERGER H., FOISSNER W., ADAM H., 1986: Field experiments on the effects of fertilizers and lime on the soil microfauna of an alpine pasture. *Pedobiologia* 29: 261-272.
BUIJKAMP U., 1979: Vergleichende Untersuchungen zur Temperaturadaptation von Bodenciliaten aus klimatisch verschiedenen Regionen. *Pedobiologia* 19: 221-236.
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.
LOCKWOOD J.L., 1977: Fungistasis in soils. *Biol. Rev.* 52: 1-43.
LÜFTENEGGER G., FOISSNER W., ADAM H., 1986: Der Einfluß organischer und mineralischer Dünger auf die Bodenfauna einer planierten, begrüneten Schipiste oberhalb der Waldgrenze. *Z. Vegetationst.* 9: 149-153.

- LÜFTENEGGER G., PETZ W., FOISSNER W., ADAM H., 1988: The efficiency of a direct counting method in estimating the numbers of microscopic soil organisms. *Pedobiologia* 31: 95-101
- MEISTERFELD R., 1980: Die Struktur von Testaceenzönosen (Rhizopoda, Testacea) in Böden des Sollings. *Verh. Ges. Ökol.* 8: 435-447.
- PETZ W., FOISSNER W., 1988: Spatial separation of terrestrial ciliates and testaceans (Protozoa): a contribution to soil ciliatostasis. *Acta Protozool.* 27: 249-258.
- PETZ W., FOISSNER W., 1989: Effects of irrigation on the protozoan fauna of a spruce forest. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 397-399.
- SINGH B.N., 1946: A method of estimating the numbers of soil protozoa, especially amoebae, based on their differential feeding on bacteria. *Ann. appl. Biol.* 33: 112-120.

Adresse

Univ.-Prof. Dr. W. Foissner
Inst. f. Zoologie Univ.
Hellbrunner Str. 34
A-5020 Salzburg
Österreich