Die Urtiere (Protozoen) des Bodens

Wilhelm Foissner

1 Einleitung ... 169
2 Der Boden als Lebensraum ... 171
3 Die Herkunft der Bodenprotozoen ... 172
4 Sammeln und Präparieren von Bodenprotozoen ... 173
5 Vielfalt und Schönheit der Bodenprotozoen ... 173
5.1 Wechseltiere (Amöben, Rhizopoda) ... 174
5.2 Geißeltiere (Flagellaten) ... 177
5.3 Wimpertiere (Ciliaten, Ciliophora) ... 183
5.4 Sporentiere (Sporozoen) ... 196
6 Ökologie der Bodenprotozoen ... 198
6.1 Die Bedeutung der Protozoen im Boden ... 198
6.2 Lebens- und Überlebensstrategien ... 199
6.2.1 Leben im Labyrinth ... 199
6.2.2 Schmackhafte Pilze werden nicht verschmäht ... 202
6.2.3 Die Überlebensstrategie: rasche Vermehrung und Dauerstadien ... 203
6.3 Der Kampf ums Dasein – Interaktionen ... 206
6.3.1 Warum vermehren sich die Bodenprotozoen nicht ins Uferlose? – die Stasistheorie ... 206
6.3.2 Räuber-Beute-Beziehungen oder: wie baut man billig ein Haus? ... 207
6.3.3 Von Pilzen und anderen Parasiten geplagt ... 209
7 Von der Grundlagenforschung zur Praxis: Protozoen als Bioindikatoren ... 214
7.1 Unkraut- und Insektenbekämpfungsmittel (Pestizide) ... 214
7.2 Düngerwirkungen ... 214
7.3 Bodenverdichtung ... 215
7.4 Ökologischer und konventioneller Landbau ... 215
7.5 Luftverschmutzung (saure Niederschläge) ... 217
8 Ausblick ... 217
9 Literatur ... 217

1 Einleitung

Noch um die Jahrhundertwende war die Bodenbiologie nicht als wissenschaftliche Disziplin etabliert, auch wenn Darwin (1881) schon früh eine weithin beachtete Abhandlung über die Bedeutung der Regenwürmer geschrieben hatte. Erst im Jahre 1913 gelang dem in Wien geborenen Raoul H. Francé mit dem gerade 100 Seiten starken Büchlein „Das Edaphon. Untersuchungen zur Ökologie der bodenbewohnenden Mikroorganismen" der Durchbruch. Darin machte er erstmals auf die ungeheure Vielfalt der Bodenmikroorganismen und auf ihre Bedeutung für die Bodenfruchtbarkeit aufmerksam. Er stand damit in scharfem Gegensatz zu einigen amerikanischen Arbeitsgruppen, zum Beispiel Russell & Hutchinson (1909), die glaubten, daß gewisse Formen der Bodenmüdigkeit von Protozoen (Einzellern) verursacht wären, indem sie die nützlichen Bakterien wegfräßen. Der von Francé für die Lebensgemeinschaft des Bodens geprägte Begriff „Edaphon" hat so wie sein Büchlein, das 1921, 1959 und sogar noch 1982 Neuauflagen erlebte, die Zeit unbeschadet überdauert.

Österreicher hatten auch an der weiteren Entwicklung der Bodenbiologie großen Anteil. Nachdem durch die Kriegswirren die mitteleuropäische Wissenschaft weit zurückgeworfen worden war, veröffentlichte im Jahr 1950 Wilhelm Kühnelt, späterer Ordinarius für Zoologie an der Universität Wien, sein Buch „Bodenbiologie mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt", das große Beachtung fand und bald ins Englische übersetzt wurde. Sein kongenialer Zeitgenosse, der an der Universität für Bodenkultur in Wien lebende – und noch immer sehr rege Emeritus –, Prof. DDr. Herbert Franz, veröffentlichte, ebenfalls im Jahr 1950, sein Buch „Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege", das ebenfalls große internationale Beachtung fand und vielen Generationen von Studenten die Bedeutung der Bodenorganismen für die Bodenfruchtbarkeit vermittelte. Ich schätze mich glücklich, diese beiden Großen der Bodenbiologie als Lehrer und Förderer gekannt zu haben. Ihre

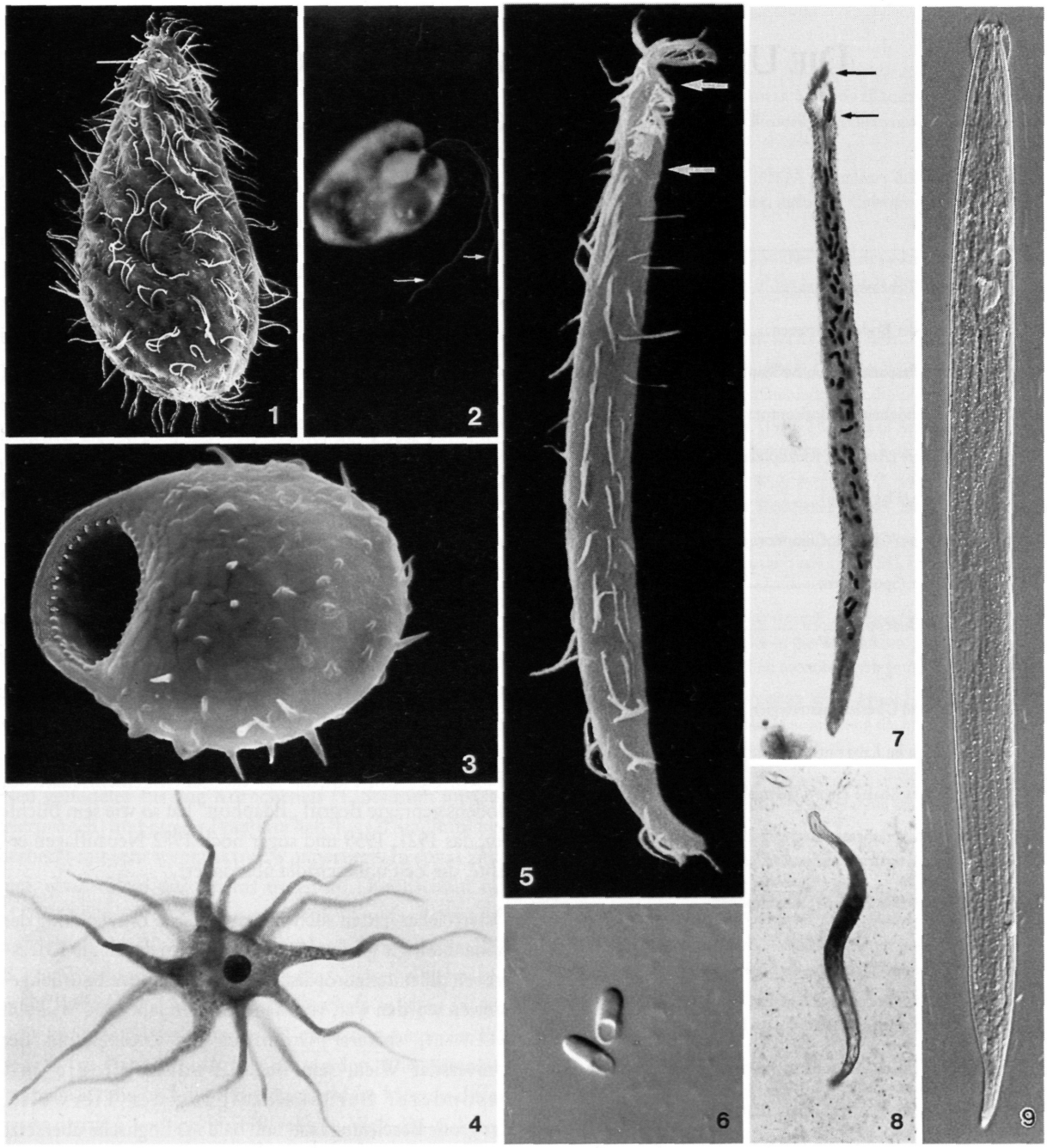


Abb. 1-9: Mikroskopisch kleine Bodentiere im Rasterelektronenmikroskop (Abb. 1-3, 5) und im Lichtmikroskop (Abb. 4, 6-9). 1: *Grossglockneria acuta,* ein etwa 50 µm großes Wimpertier (Ciliat), ernährt sich nur von Bodenpilzen, die sie mit Hilfe einer winzigen, rohrartigen Struktur (Pfeil; stärker vergrößert in Abb. 126) aussaugt. **2:** Geißeltiere (Flagellaten) sind sehr klein (5-20 µm) und haben wenige, lange Wimpern (Pfeile). **3:** *Corythion asperulum* ist eine 45 µm große Schalenamöbe, die ihren formveränderlichen Körper mit einem zierlichen Gehäuse schützt. Durch die von kleinen Zähnen begrenzte Schalenöffnung treten die Scheinfüßchen (Pseudopodien) aus. **4:** Diese etwa 50 µm große Nacktamöbe hat keine Schale, weshalb ihre Scheinfüßchen gut erkennbar sind. Der runde, dunkle Körper in der Mitte ist der Zellkern. **5, 7, 8:** *Engelmanniella mobilis* (Abb. 5) und *Circinella arenicola* (Abb. 7, 8) sind bis 500 µm (0,5 mm) lange Wimpertiere, deren dünner Körper nicht nur an die Fadenwürmer (Abb. 9) erinnert, sondern sich auch hervorragend für das Leben in den Bodenporen eignet. Mit dem kleinen Mund (Pfeile) werden vorwiegend Bakterien gefressen. Der Großkern (Makronucleus) besteht aus vielen, in Abb. 7 durch Silber schwarz gefärbten Teilen. **6:** Die nur 3 µm großen Sporen (Zysten) dieses Sporentieres (Microsporidia) parasitieren colpodide Wimpertiere (Kap. 6.3.3). **9:** Dieser etwa 0,4 mm große Fadenwurm (Nematode) ist ein kleiner Vielzeller, der nicht größer als mancher Einzeller wird.

niemals ermüdende Begeisterung und ihr redlicher Forscherdrang sind ein Vorbild, an dem man sich immer wieder aufrichten kann.

FRANZ war es, der mich 1980, nach dem Abschluß des Studiums, mit einem Werkvertrag für die Bodenprotozoen „verpflichtete". Ich übernahm diese Aufgabe eher unwillig, war doch bekannt, daß es im Boden kaum aufregende Protozoen gab, sondern nur einige aus dem Wasser eingewanderte Formen, die dort mehr schlecht als recht ihr Dasein fristeten. Doch schon bald erkannte ich, daß hier ein Irrtum Jahrzehnte überdauert hatte, daß die von FRANCÉ begonnenen Forschungen nur von wenigen ernsthaft fortgeführt worden waren. Ich fand eine Fülle von interessanten Einzellern, über die ich hier berichten möchte und von denen die Abbildungen 1-9 einen ersten Eindruck geben sollen. Dabei will ich versuchen, die „reine Wissenschaft" etwas in den Hintergrund und die Ästhetik und die ökologischen Zusammenhänge in den Vordergrund zu rücken, die vielleicht auch gebildete Laien begeistern und interessieren können.

2 Der Boden als Lebensraum

Boden ist ein komplexes Gemenge aus anorganischen und organischen Komponenten, d. h. aus der oberen Schicht der Lithosphäre und den Resten der in und auf dem Boden lebenden Organismen. Die Bodenlebewesen haben wesentlichen Anteil daran, daß der Boden kein kompakter Körper sondern eine von zahllosen kleinen und kleinsten Hohlräumen durchsetzte, krümelige Masse ist (FRANZ 1950). Für die im Boden lebenden Organismen, das sogenannte Edaphon, ist vor allem die organische Komponente wichtig. Sie wird landläufig als Humus bezeichnet. Der Bodenbiologe muß genauer unterscheiden, nämlich zwischen Mull, Rohhumus, Moder, Nährhumus und Dauerhumus (SCHROEDER 1978). Mull ist die günstige Humusform nährstoffreicher, biotisch aktiver Böden. Anfallende leicht abbaubare Vegetationsrückstände werden rasch zersetzt, humifiziert und von der Bodenfauna oder durch Bodenbearbeitung mit dem Mineralkörper vermischt. Rohhumus ist die ungünstige Humusform nährstoffarmer,

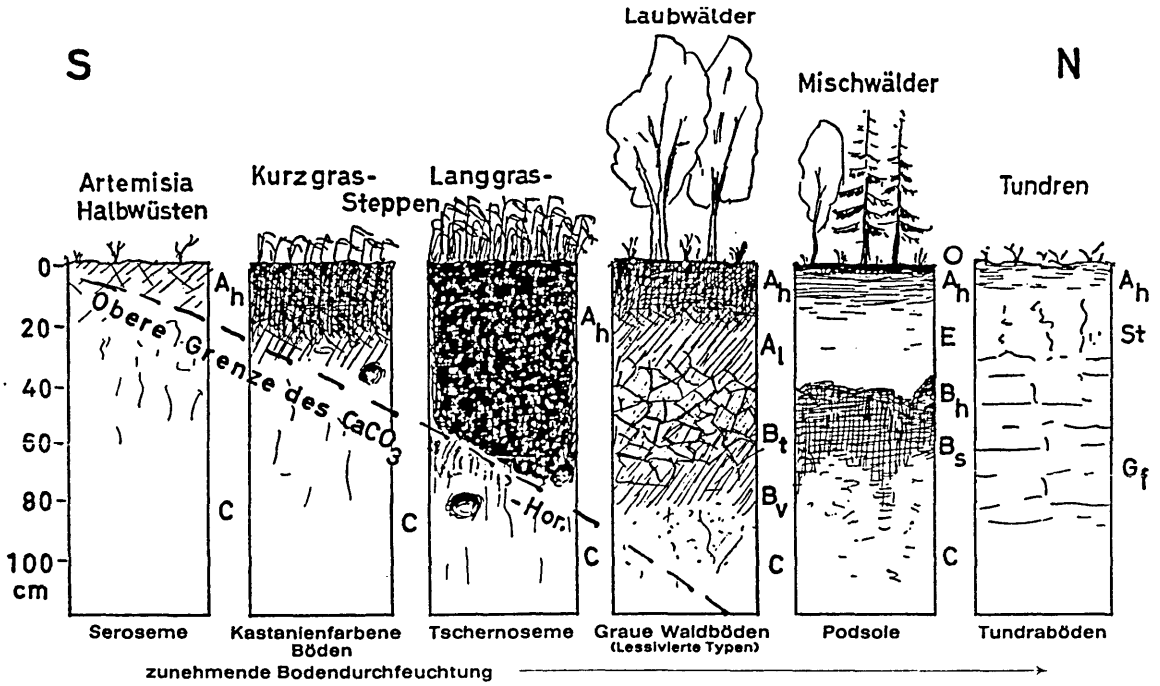


Abb. 10: Aufbau des Bodens. Die Abbildung zeigt die Profilabfolge längs eines SW-NE-Schnittes durch die USA in Beziehung zur Vegetation und zur Trockenheit bzw. Feuchtigkeit des Klimas (aus KUNTZE et al. 1983). Die Buchstaben auf der rechten Seite der Profile bezeichnen die einzelnen Bodenhorizonte: A_h = durch Huminstoffe dunkel gefärbter Mineralbodenhorizont; A_l = ausgewaschener (lessivierter), aufgehellter, an Ton verarmter Horizont in Parabraunerden; B_h, B_s, B_t, B_v = Subhorizonte des B -Horizontes, der verbraunt ist und unter dem A-Horizont liegt; C = Ausgangsgestein, aus dem der Boden entstand (Untergrund); E = Plaggenauflage (Esch), das ist ein humoser, durch Einstreu entstandener Horizont (Plaggenwirtschaft); G_f = durch Grundwasser beeinflußter Horizont (Gleyböden); O = organischer Horizont auf dem Mineralboden aufliegend; St = durch Wasserstau beeinflußter Horizont.

biotisch inaktiver Böden. Schwierig umsetzbare Vegetationsrückstände (z. B. die Nadeln der Nadelbäume) bilden einen sogenannten Auflagehumus über dem Mineralboden. Der Moder nimmt eine Zwischenstellung zwischen Mull und Rohhumus ein. Als Nährhumus bezeichnet man mikrobiell leicht umsetzbare, noch nicht mineralisierte Stoffe, also z. B. Streu, Mist, abgestorbene Wurzeln. Der Nährhumus ist das Futter der Bodenlebewesen. Der Jahrzehnte alte Dauerhumus (Huminstoffe = Fulvosäuren, Huminsäuren, Humine) ist mikrobiell schwierig umsetzbar und für die Bodenorganismen nur langfristig von Bedeutung. Böden zeigen meist eine starke horizontale, vertikale und zeitliche Differenzierung und sind daher extrem vielfältig. Hunderte Typen werden nach geographischen, chemisch-physikalischen, genetischen und biologischen Gesichtspunkten unterschieden (Abb. 10). Sie alle sind von mehr oder minder klar abgegrenzten Organismengemeinschaften besiedelt. Die meisten dieser Gemeinschaften, besonders aber die Protozoen, sind noch recht wenig bekannt.

30-50 % des Bodens sind mit Wasser und/oder Luft gefüllte Hohlräume (Poren), in denen die Bodenorganismen leben können. Die meisten Bodenporen haben einen Durchmesser von weniger als 10 µm (= zehn tausendstel Millimetern). Diese Enge, die oft mit Dunkelheit gepaart ist, hat vielen Bodenbewohnern eine schlanke, wurmförmige Gestalt aufgezwungen und die Lichtsinnesorgane sind oft teilweise oder ganz reduziert. Aber auch das spezielle Nahrungsangebot (viele Bakterien und Pilze), die wechselnde Feuchte (viele Böden trocknen zeitweise fast oder ganz aus oder stehen für Monate unter Wasser), die besondere Zusammensetzung der Bodenluft (bis 10 % Kohlendioxid bei mehr oder minder ausgeprägtem Sauerstoffdefizit) und die mehr oder minder große räumliche Isolation in und zwischen den Myriaden von Bodenpartikeln haben besondere, vor allem physiologische Anpassungen entstehen lassen. Zu welchen morphologischen und physiologischen Anpassungen diese „Umgebungszwänge" bei den Bodenprotozoen geführt haben, davon werde ich hier berichten. Für die größeren Tiere (Vielzeller, Metazoen) haben KÜHNELT (1950) und TOPP (1981) entsprechende Daten übersichtlich zusammengestellt.

3 Die Herkunft der Bodenprotozoen

Von den etwa 15.000 bekannten freilebenden Protozoenarten leben nur etwa 10% im Boden. Das weist darauf hin, daß der Boden nicht ihr ursprünglicher Lebensraum ist, sondern daß sie vom Wasser in den Boden eingewandert sind. Freilich haben dort viele eine eigene Evolution durchgemacht und sich so stark verändert, daß ihre Ahnen

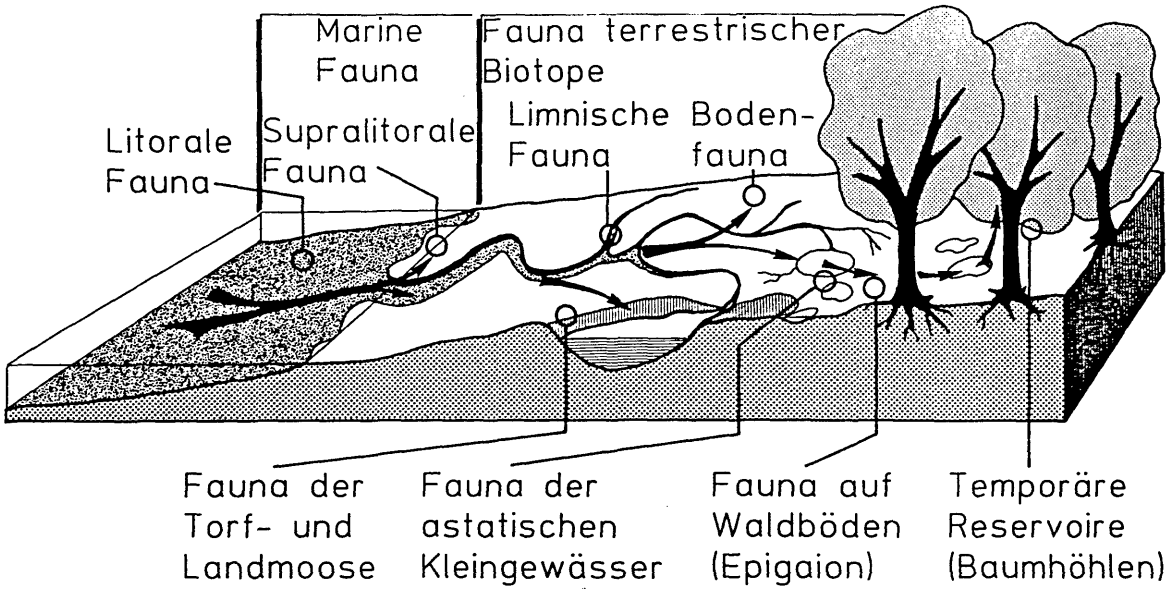


Abb. 11: Viele Einzeller (Protozoen) sind vielleicht aus temporären Gewässern in den Boden eingewandert (aus FOISSNER 1993b).

oft nicht mehr erkennbar sind. Viele neue Arten und Lebensformtypen (Familien, Ordnungen) sind über die Jahrmillionen entstanden, die heute eine gut abgrenzbare Lebensgemeinschaft bilden – das Edaphon. Der neuseeländische, schon verstorbene Bodenprotozoologe STOUT vertrat die Meinung, daß sich die meisten Bodenprotozoen von der Protozoengemeinschaft der astatischen Kleingewässer (Wegpfützen, kleine zeitweise austrocknende Tümpel etc.) ableiten (Abb. 11).

Diese Hypothese ist attraktiv, da solche Gewässer tatsächlich einen sehr engen Bodenkontakt und ähnliche abiotische Zwänge (wechselnde Feuchte) haben. Die Charakterarten sind in beiden Lebensräumen aber sehr verschieden, weshalb diese Hypothese auf ziemlich unsicherem Boden steht (FOISSNER 1987). Das gilt auch für die Theorie, die der in Jena lehrende Ökologe SCHÖNBORN (1966) vertritt. Er glaubt, daß sich viele Bodenprotozoen von Formen herleiten, die im (Pflanzen)Aufwuchs von Seen leben, weil manche diese Arten „präadaptiert" für ein Leben im Boden sind. Vermutlich enthalten beide Hypothesen Richtiges und sehr wahrscheinlich erfolgte die Kolonisierung des Bodens kontinuierlich von verschiedenen Lebensräumen und ist auch heute sicher noch nicht abgeschlossen.

4 Sammeln und Präparieren von Bodenprotozoen

Bodenprotozoen können 24-48 Stunden nach einem ausgiebigen Regen direkt gesammelt werden, indem man feuchte Laub- oder Nadelstreu mit etwas Regenwasser wäscht und die Suspension im Mikroskop durchmustert. Die Untersuchung frischer Streu ist immer wieder beeindruckend, da sie reich mit Pilzen, Bakterien, Protozoen und kleinen Metazoen besiedelt ist. Dauerhaftere Kulturen erhält man mit der sogenannten „non-flooded petri dish method" (FOISSNER 1987). Diese Technik nutzt die weiter unten beschriebene Abschwächung der Ciliatostasis aus, ist einfach durchzuführen und liefert immer verläßlich Material. 10-50 g luftgetrocknete Streu oder Mineralboden, der reichlich Wurzeln enthalten soll (auch Streu kann man dazugeben), werden in etwa 2 cm dicker Schicht in eine Petrischale von 15 cm Durchmesser gegeben. Der Boden wird dann mit destilliertem Wasser leicht übersättigt, darf aber nicht so wie bei einem Aufguß überflutet werden (Übersättigung ist dann erreicht, wenn beim Kippen der Petrischale etwa 10-20 ml Wasser abfließen). Der Boden benötigt mehrere Stunden, um das Wasser vollständig aufzunehmen, daher sollte der Ansatz nach etwa 12 Stunden kontrolliert werden, um dann vielleicht weiteres Wasser hinzuzugeben. Der Kulturansatz wird mit dem Deckel der Petrischale nur teilweise verschlossen (indem man eine Büroklammer zwischen Boden und Deckel klemmt), damit der Gasaustausch gesichert ist. Nach 3-6 Tagen hat sich eine reiche Protozoenfauna entwickelt, die einfach zu sammeln ist: man kippt die Petrischale um etwa 45° und entnimmt die aus dem Boden absickernde klare Flüssigkeit (= Bodenlösung), mit einer Pipette; sie enthält immer reichlich Material, das ohne weitere Vorbehandlung mikroskopiert werden kann. So angesetzte Proben sind 3-5 Wochen zu verwenden, wenn das entnommene oder verdunstete Wasser ergänzt wird. Mit dieser einfachen Methode, die gewissermaßen die Natur nachahmt, habe ich nicht nur die hier abgebildeten Einzeller kultiviert, sondern in den letzten 15 Jahren auch mehrere Hundert neue Arten entdeckt. Viele Schalenamöben wachsen mit dieser Methode nicht gut; sie isoliert man am besten mit feinen Pipetten aus wässrigen Suspensionen von naturfeuchten Böden.

So faszinierend und aufregend das Bakterien- und Protozoengewimmel in einem Tropfen Bodenlösung auch ist, ihre wahre Schönheit und Komplexität entfalten die Einzeller doch oft erst nach Anwendung spezieller Präparationstechniken (besonders Silberimprägnation) oder im Elektronenmikroskop, da das Lichtmikroskop die meist sehr zarten Strukturen nur unzureichend sichtbar machen kann. Mit diesen recht komplizierten Verfahren, die der Interessierte bei FOISSNER (1991a) nachlesen kann, habe ich die Bilder für diesen Beitrag gemacht.

5 Vielfalt und Schönheit der Bodenprotozoen

Zur Zeit sind etwa 1500 Arten von Bodenprotozoen bekannt. Etwa ein Drittel davon kommt nur im Boden vor, die übrigen findet man gelegentlich oder regelmäßig auch in fließenden und/oder stehenden Gewässern. Man schätzt, daß erst etwa 10% der tatsächlich im Boden vorkommenden Protozoen entdeckt sind. In fast jeder Bodenprobe findet der Kundige eine neue, das heißt noch nicht beschriebene Art.

5.1 Wechseltiere (Amöben, Rhizopoda)

Die Amöben haben keine feste Zellwand und daher meist auch keine beständige Gestalt. Sie bewegen sich kriechend oder schreitend mit Pseudopodien (Scheinfüßchen; daher auch Wurzelfüßer = Rhizopoda genannt), die fadenförmig (Abb. 12, 17), lappenförmig (Abb. 13, 16) oder netzförmig sind. Die Amöben fressen Bakterien, Pilze, andere Einzeller und auch kleine Vielzeller (Abb. 138), die von den Pseudopodien umflossen und in die

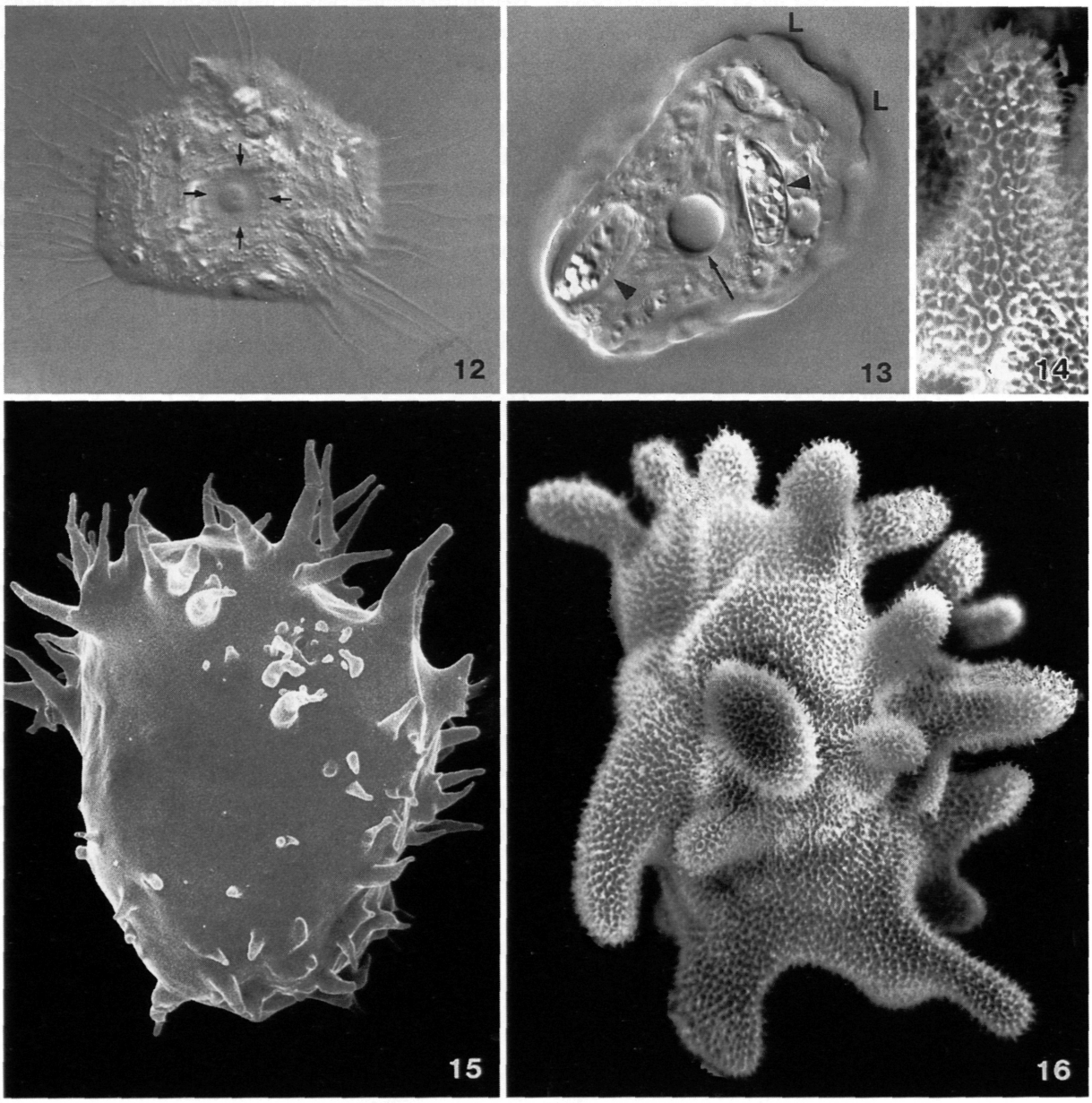


Abb. 12-16: Im Boden lebende Nacktamöben im Lichtmikroskop (Abb. 12, 13) und im Rasterelektronenmikroskop (Abb. 14-16). **12:** *Nuclearia sp.* ist etwa 40 µm groß und hat zahlreiche fadenförmige Scheinfüßchen und einen hyalinen Zellkern (Pfeile) mit einem kompakten Kernkörperchen. **13:** *Thekamoeba* sp. ist etwa 70 µm groß und hat eine lederartige Haut, weshalb sie sich mit ihren breiten, hyalinen Lobopodien (L) nur langsam fortbewegen kann. Die Pfeilspitzen weisen auf zwei Pilzsporen, die in Bläschen (Nahrungsvakuolen) verdaut werden. Der Pfeil markiert die kontraktile Vakuole, die das in die Zelle einströmende Wasser und flüssige Exkrete ausscheidet. **14, 16:** Diese schöne, etwa 100 µm große *Dactylamoeba* sp. fand ich in einem tunesischen Salzboden. Sie hat große, fingerförmige Scheinfüßchen (Lobopodien) und viele winzige, napfförmige Plättchen auf der Oberfläche, gewissermaßen die Vorstufe eines Gehäuses. **15:** *Mayorella* sp. ist etwa 40 µm groß und bildet kegelförmige Scheinfüßchen vorwiegend am Vorderende.

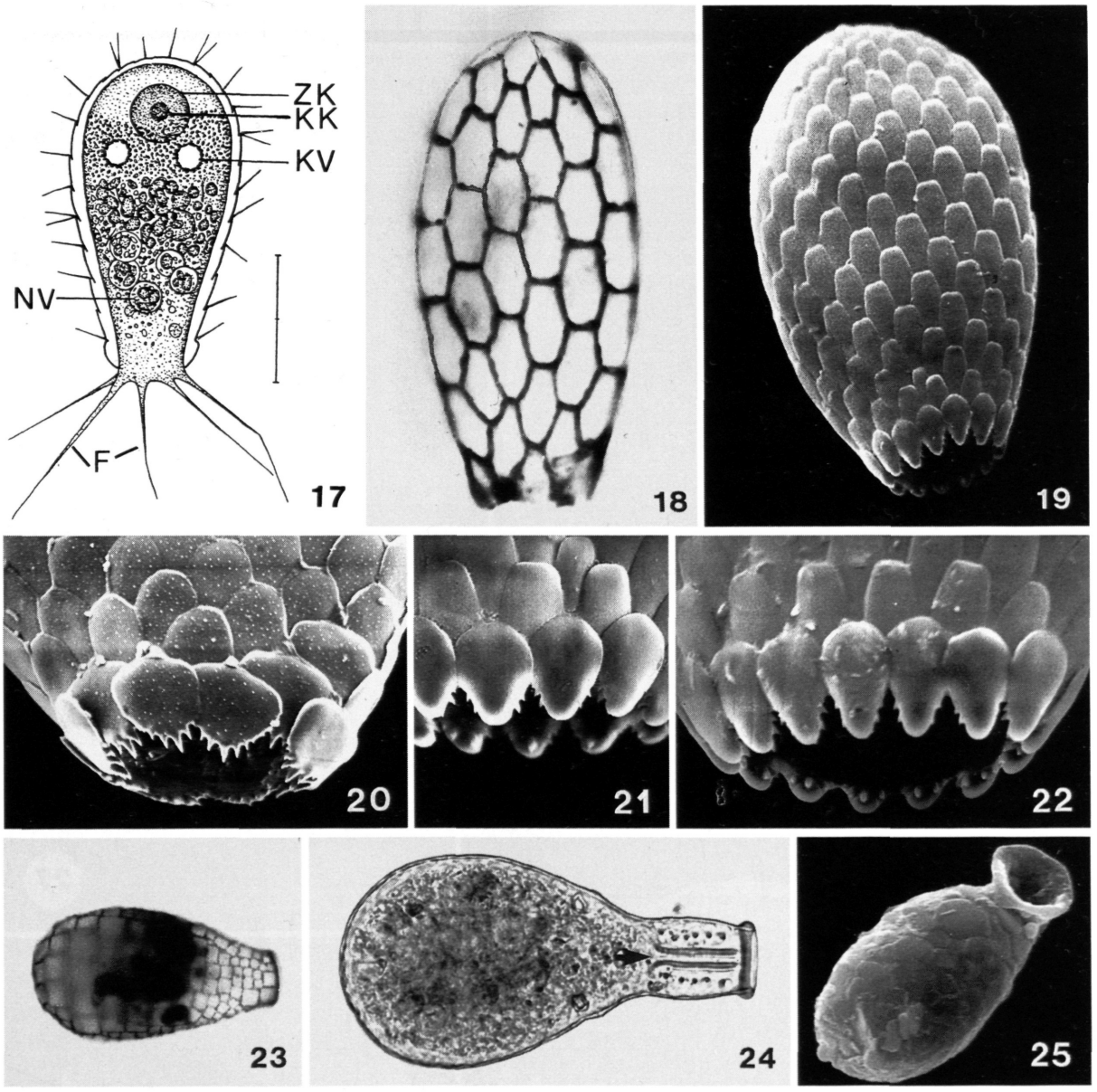


Abb. 17-25: Beschalte Bodenamöben (Testaceen) im Lichtmikroskop (Abb. 17, 18, 23, 24) und im Rasterelektronenmikroskop (Abb. 19-22, 25). 17: Lebende *Euglypha strigosa* im optischen Schnitt. Maßstrich 30 µm. Der formveränderliche Plasmakörper streckt zarte Scheinfüßchen (Filopodien, F) aus der Schalenöffnung (Pseudostom) heraus. Im Hinterende liegt der Zellkern (ZK) mit dem kleinen Kernkörperchen (KK). Im granulären hinteren Drittel befinden sich zwei kontraktile Vakuolen (KV), die das in die Zelle eindringende Wasser und flüssige Exkrete entfernen. Der mittlere Teil ist mit rundlichen Bläschen (Nahrungsvakuolen, NV) gefüllt, in denen die Nahrung verdaut wird. Die Schale hat viele zierliche Stacheln. **18-22:** Die 30-100 µm großen *Euglypha*-Arten leben vorwiegend in der Streu- und Humusschicht des Bodens und bauen zierliche Gehäuse aus sechseckigen Kieselsäure (Silizium)-plättchen, die sie in besonderen Organellen produzieren. Rund um die Schalenöffnung befinden sich spezielle „Mundschuppen", deren Form bei den einzelnen Arten etwas verschieden ist. Ob die zierlichen Zähne der Mundschuppen eine besondere Funktion haben, ist unbekannt. **23:** *Quadrulella* hat ebenfalls ein Gehäuse aus Kieselsäureplättchen, die aber nicht wie bei *Euglypha* sechseckig sondern quadratisch sind. **24:** *Nebela martiali* lebt so wie *Euglypha* und *Quadrulella* in Moosen und in der oberen Bodenschicht. Sie ist etwa 150 µm lang und kommt nur in der Südhemisphäre (Afrika, Südamerika, Neuseeland etc.) vor. Der zylindroide Teil der Schale enthält ein auffallendes Mundrohr (Pfeil), das von zierlichen Zähnchen umstellt ist. **25:** *Edaphonobiotus campascoides* entdeckten wir am Stubnerkogel im Gasteiner-Tal. Diese nur etwa 35 µm große Schalenamöbe hat eine krempenförmige Schalenöffnung, wie man sie sonst meist nur bei Testaceen im Meeressand findet. Die Schale besteht aus winzigen Quarzplättchen und runden Schuppen, die vielleicht von gefressenen Verwandten (*Trinema*) stammen.

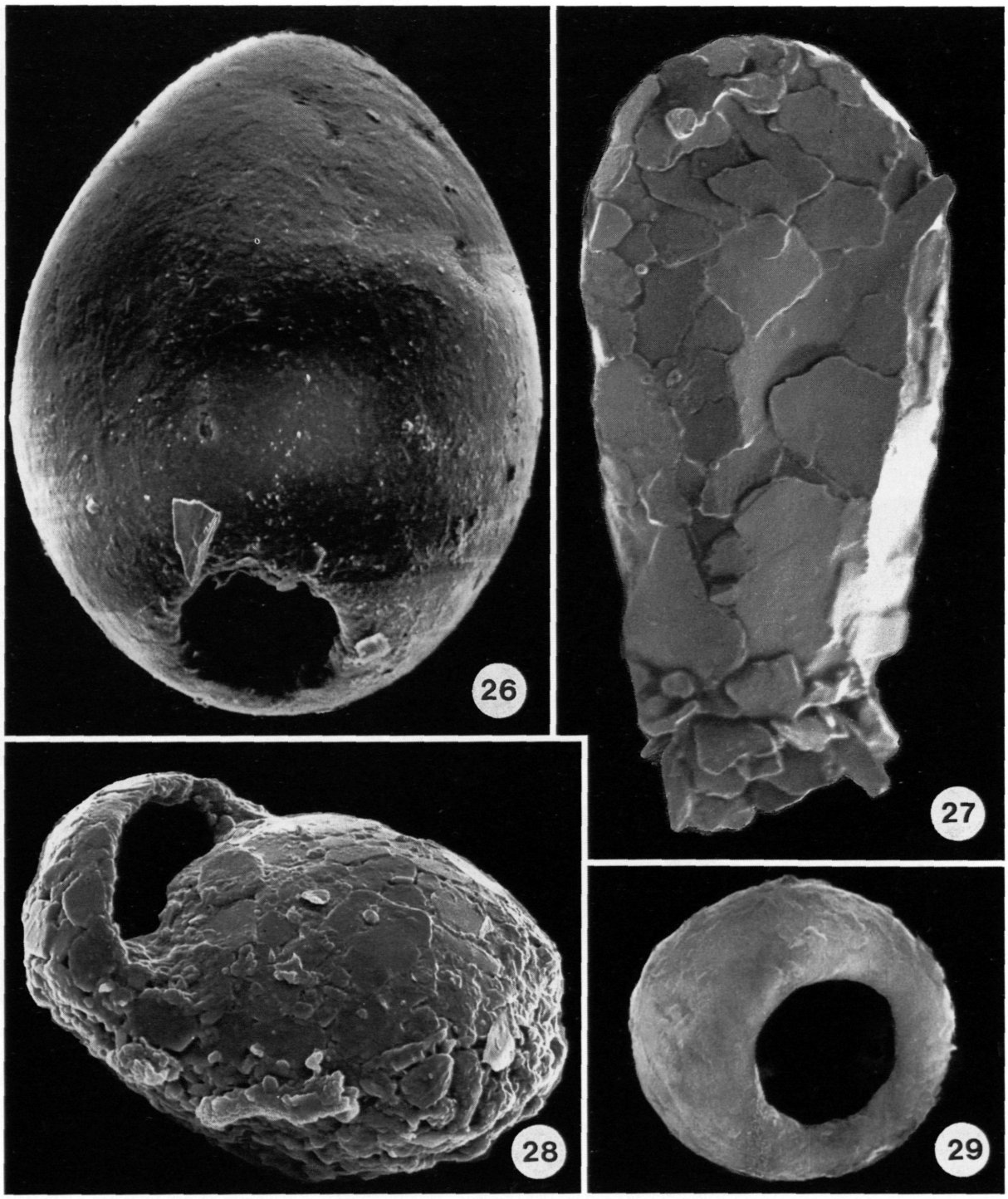


Abb. 26-29: Beschalte Bodenamöben (Testaceen) im Rasterelektronenmikroskop. Die vier abgebildeten Arten bewohnen die Humusschicht und den Mineralboden. Sie gehören zu verschiedenen Gattungen, denen gemeinsam ist, daß sie die Schale aus Fremdkörpern (Xenosomen), meist Quarzplättchen bauen, die mit den Pseudopodien aus dem Boden entnommen und auf die chitinöse Grundsubstanz der Schale geklebt werden. **26:** Die 70 µm große *Pseudawerintzewia orbistoma* entdeckten wir im Boden eines Mischwaldes in Niederösterreich. **27:** *Difflugia lucida* ist etwa 60 µm lang und umgibt die Schalenöffnung (Pseudostom) oft mit einem Steinchenkranz. **28:** *Centropyxis cryptostoma* ist 45 µm lang und hat eine relativ kleine, helmartig überdachte Schalenöffnung, so daß der empfindliche Plasmakörper besser vor Austrocknung geschützt ist. **29:** Die etwa 40 µm große *Cyclopyxis eurystoma* hat eine halbkugelige Schale mit einem relativ großen Pseudostom.

Zelle transportiert werden. Die Vermehrung ist meist eine einfache Querteilung.

Das alles ließe vermuten, daß diese winzigen Protoplasmaklumpen eigentlich recht einfach gebaut sind. Im Detail herrscht jedoch große Vielfalt und viele Rhizopoden haben die Fähigkeit entwickelt, Gehäuse zu bauen, die ihr empfindliches Plasma und ihre formlose Gestalt schützen und stabilisieren (Abb. 17-29).

Die Rhizopoden sind eine sehr heterogene Gruppe, von der vielleicht die anderen Einzeller (Flagellaten, Ciliaten) ihren Ursprung nahmen. Im Boden leben nackte, plasmodiale und beschalte Amöben. Die nackten Amöben haben, wie schon ihr Name andeutet, kein Gehäuse (Theka). Die fadenförmigen oder lappenförmigen Pseudopodien werden je nach Art gleichmäßig am ganzen Körper (Abb. 12, 16) oder vorwiegend am Vorderende gebildet. (Abb. 15). Bei den meisten Arten ist die Zellwand weich (Abb. 12, 15, 16), bei einigen lederartig zäh (Abb. 13) und manche Arten haben, gewissermaßen als Vorstufe eines Gehäuses, zierliche Schuppen auf der Oberfläche (Abb. 14, 16). Die plasmodialen Amöben sind ebenfalls gehäuselos und bilden weit verzweigte, mehrere Zentimeter große filigrane Netze.

Die zierlichen Gehäuse der beschalten Amöben (Thekamoeben, Testaceen) entfalten erst im dreidimensional abbildenden Rasterelektronenmikroskop ihre ganze Pracht. Die Gehäuse sind entweder aus kleinen, selbst produzierten Plättchen (Idiosomen) oder aus Fremdkörpern (Xenosomen) gebaut, die mit den Pseudopodien aus der Umgebung gesammelt und auf die Zelloberfläche geklebt werden. Die Plättchen bestehen meist aus Kieselsäure, seltener aus Kalk. Sie sind rund (Abb. 140, 141), ellipsoid (Abb. 141), viereckig (Abb. 23) oder sechseckig und werden mit einer Kittsubstanz sehr regelmäßig, oft dachziegelförmig verklebt (Abb. 18, 19). Rund um den Schaleneingang (Pseudostom), durch den die Pseudopodien herausgestreckt werden (Abb. 17), befinden sich spezialisierte, zierlich gezähnte Mundplättchen (Abb. 20-22). Die aus Fremdkörpern (winzige Steinchen etc.) aufgebauten Schalen sind weniger regelmäßig (Abb. 26-29). Manche Arten verwenden sowohl Idiosomen als auch Xenosomen. So der von uns am Stubnerkogel entdeckte *Edaphonobiotus campascoides* (Abb. 25). Diese Art hat eine trichterförmige Mundöffnung, wie man sie sonst fast nur bei den im Meeressand lebenden Schalenamöben findet.

5.2 Geißeltiere (Flagellaten)

Die Flagellaten haben meist zwei im Verhältnis zur Körpergröße relativ lange Wimpern, die man deshalb Geißeln nennt. Sie dienen hauptsächlich zur Fortbewegung, selten auch zum Herbeistrudeln von Nahrung. Die im Boden vorkommenden Flagellaten fressen vorwiegend Bakterien, seltener auch Pilze, die meist direkt mit dem subapikal gelegenen Mund gepackt werden. Manche Arten verwenden dazu aber auch kleine Pseudopodien (Abb. 43-45), was ihre recht nahe Verwandtschaft mit den Wechseltieren zeigt. Umgekehrt gibt es auch Amöben, die unter bestimmten Bedingungen Geißeln bilden. Die Vermehrung erfolgt durch Längsteilung.

Auch die Flagellaten sind eine sehr heterogene Gruppe. Viele der im Wasser lebenden Arten haben Pigmente (Chlorophyll etc.), das heißt sie assimilieren und ernähren sich autotroph. Im Boden, wo das Licht knapp ist oder fehlt, findet man vorwiegend farblose Arten ohne Chlorophyll, die sich heterotroph von anderen Organismen ernähren (FOISSNER 1991b).

Die meisten Bodenflagellaten sind im Lichtmikroskop recht unscheinbar, weil sie kleiner als 20 µm sind und daher kaum Einzelheiten erkennen lassen (Abb. 30-53). Erst das Elektronenmikroskop enthüllt ihre komplexe Organisation, die hier an Hand der von uns entdeckten Hemimastigophora erläutert sind (FOISSNER et al. 1988; FOISSNER & FOISSNER 1993). Als wir im Jahre 1987 eine Bodenprobe von Australien untersuchten, bemerkten wir ein winziges, kaum 20 µm großes Ciliat, das sich mit seinen zwei Wimpernreihen recht holprig bewegte (Abb. 54). Erst als wir Tage später einige sich längs teilende Exemplare sahen, erkannten wir, daß es wohl ein Flagellat sein mußte, da sich Ciliaten nur quer teilen. Andererseits war aber kein freilebendes Geißeltier bekannt, das so wie die Ciliaten Wimpernreihen hat. Es war daher klar, daß wir einen sehr ungewöhnlichen Organismus entdeckt hatten, von dem man aufregende neue Erkenntnisse erwarten konnte. Tatsächlich zeigte die elektronenmikroskopische Untersuchung so viele ungewöhnliche Merkmale, daß wir diesen Einzeller, den wir *Hemimastix amphikineta* („zweireihiger Halbgeißler") nannten, keinem bekannten Protistenstamm zuordnen konnten. Wir errichteten daher den neuen Stamm der Hemimastigophora, was einige Aufregung verursachte, da

heute neue Organismengruppen kaum noch zu entdecken sind. Ein „Stamm" ist nämlich eine sehr hohe systematische Einheit, vergleichbar den Wirbeltieren oder den Seeigeln. Ein Stamm muß zumindest eine grundlegende evolutionäre Neuerung haben, wie z. B. die Wirbelsäule der Wirbeltiere, die ihm eine einzigartige, unverwechselbare Organisation gibt.

Welche grundlegenden evolutionären Neuerungen haben nun die Hemimastigophora? Da sind zuerst einmal die schon erwähnten Wimpernreihen, die man sonst nur noch bei bestimmten parasitischen Flagellaten findet, nämlich bei den im Enddarm der Amphibien lebenden Opaliniden. Die Geißeln innerhalb einer Reihe sind mit einem komplexen System feiner Röhren (Mikrotubuli)

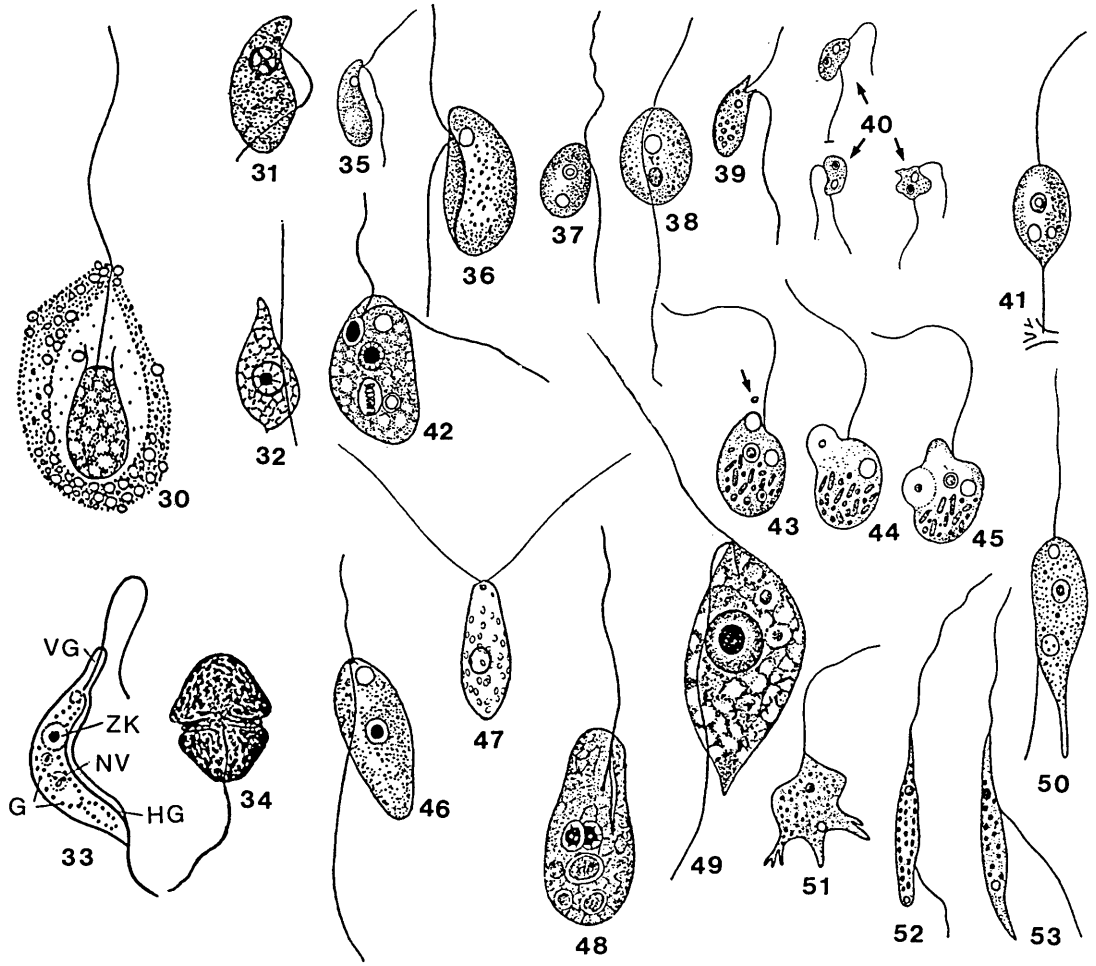


Abb. 30-53: Geißeltiere (Flagellaten) des Bodens (nach mehreren Autoren). Die meisten Flagellaten sind sehr klein (< 15 µm) und können daher auch winzige Poren im Mineralboden besiedeln. Manche sind selten oder haben ungewöhnliche Merkmale (Abb. 30-34), andere findet man häufig (Abb. 35-53). **30:** *Phalansterium solitarium* ist 10-15 µm lang und lebt in einem schleimigen Gehäuse. **31:** *Sainouron mikroteron* ist nur 3-5 µm groß. **32:** *Cercobodo vibrans*, 15 µm. **33:** *Dimastigella trypaniformis* ist 8-22 µm lang und gehört zur gleichen Gruppe von Flagellaten, die beim Menschen die Schlafkrankheit hervorruft; G = Granula, HG = hintere Geißel, NV = Nahrungsvakuole, VG = vordere Geißel, ZK = Zellkern. **34:** *Glenodinium pulvisulcus* ist einer der wenigen Dinoflagellaten, die den Boden besiedelt haben, 23 µm. **35:** *Bodo celer*, 8-10 µm. **36:** *Bodo edax*, 11-15 µm. **37:** *Bodo lens*, 5-7 µm. **38:** *Heteromita globosa*, 9-13 µm. **39:** *Bodo saltans*, 17-21 µm. **40:** *Pleuromonas jaculans* hat einen formveränderlichen Körper, 6-10 µm. **41:** *Oikomonas mutabilis* hat einen kurzen Stiel, mit dem es sich auf Bodenkrümel festheftet, 16 µm. **42:** *Bodo caudatus*, 11-12 µm. **43-45:** *Oikomonas termo*, 5-9 µm, bildet am Vorderende ein winziges Pseudopodium (Scheinfüßchen), mit dem ein Bakterium (Pfeil) ergriffen und in die Zelle transportiert wird. **46:** *Bodo obovatus*, 12-16 µm,. **47:** *Polytoma uvella*, 15-30 µm. **48:** *Scytomonas pusilla*, 10-15 µm. **49:** *Cercomonas crassicauda*, 12-16 µm. **50:** *Cercomonas longicauda*, 12-16 µm. **51-53:** *Cercobodo agilis* ist 10-14 µm groß und kann so wie eine Amöbe Scheinfüßchen bilden und den Körper stark verformen.

verbunden, das man so nur von den Ciliaten kennt (Abb. 56, 61, 63); zudem sind an der Basis der Wimpern kleine Säckchen, die ebenfalls typisch für die Ciliaten sind (Abb. 55). Die Körperoberfläche von *Hemimastix* besteht aus zwei gefalteten Platten, die verkehrt spiegelsymmetrisch angeordnet sind (Abb. 56, 57). Diese eigenartige „diagonale Symmetrie" findet man innerhalb der Protisten nur noch bei den Euglenophyten, weit verbreiteten Flagella-

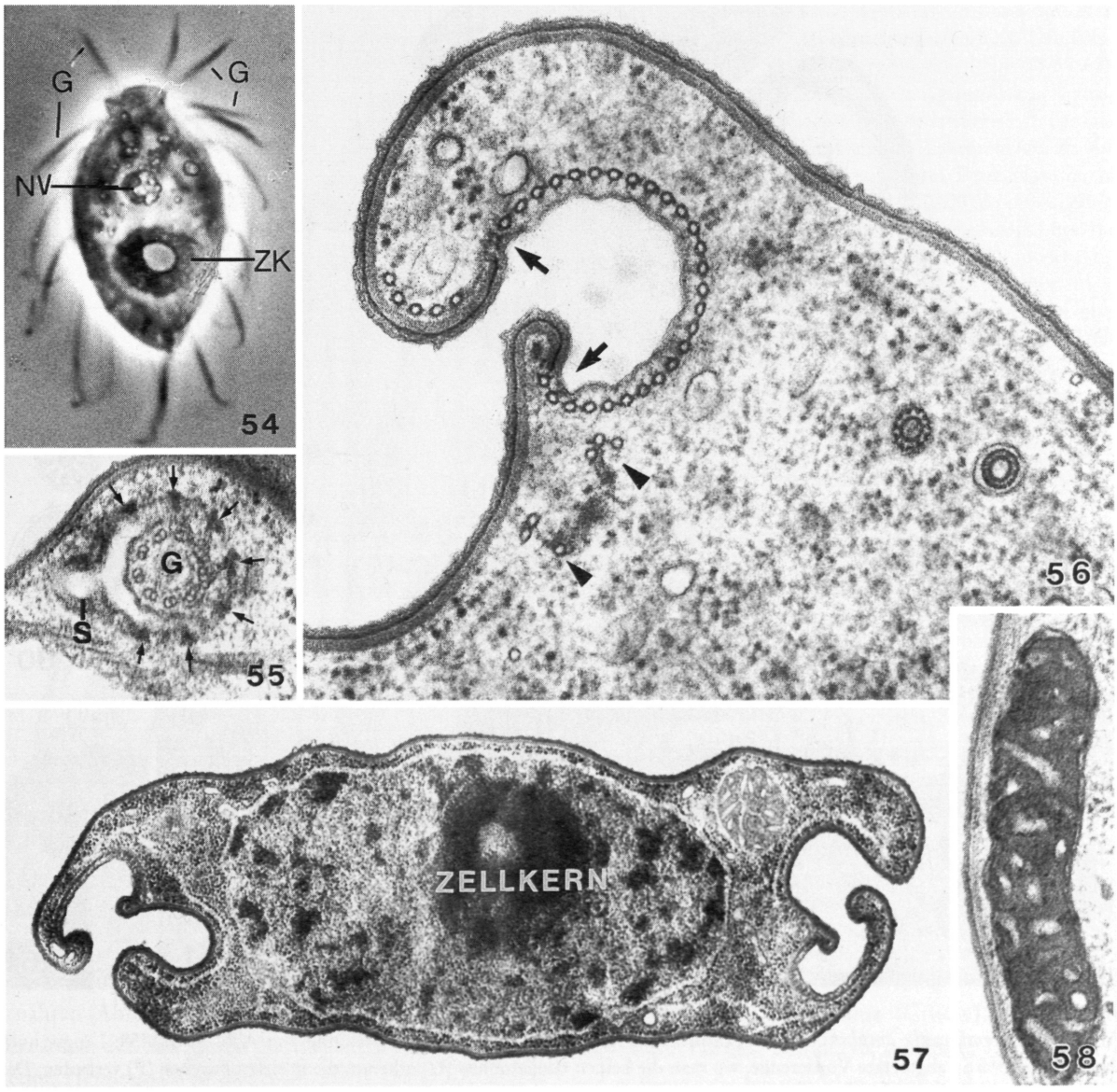


Abb. 54-58: *Hemimastix amphikineta* ist ein seltsames Geißeltier, das wir in australischen Böden entdeckten. Es hat so viele ungewöhnliche Merkmale, daß wir für sie einen neuen Tierstamm, die Hemimastigophora, errichteten. Im Lichtmikroskop (Abb. 54) erkennt man bei diesem nur 20 µm großen Einzeller nur wenige Details. Erst das stark vergrößernde Transmissionselektronenmikroskop (Abb. 55-58) enthüllt die komplexe Organisation. **54:** *Hemimastix* hat zwei körperlange Geißelreihen (G) und ähnelt daher den Wimpertieren (Ciliaten). Im Lichtmikroskop sind noch der Zellkern (ZK) und eine Nahrungsvakuole (NV) erkennbar. **55:** Eine Besonderheit von *Hemimastix* ist der Sack (S) am unteren Ende der Geißel (G), die zudem von einem kegelförmigen Korb feiner, hier quer geschnittener Fasern umgeben ist (Pfeile). **56, 57:** Im Querschnitt erkennt man den verkehrt spiegelsymmetrischen Aufbau der Zellhülle, die aus zwei Platten besteht, was im Bereich der halbkreisförmigen, von feinen Röhren (Mikrotubuli) gestützten Rinne deutlich wird, wo die dunkle Stützschicht (Epiplasma) der Platten fehlt. Die Pfeilspitzen weisen auf die vom unteren Ende der Geißeln wegziehenden Mikrotubuli (vgl. Abb. 61). **58:** Die Mitochondrien von *Hemimastix* haben röhrenförmige Hohlräume (Cristae).

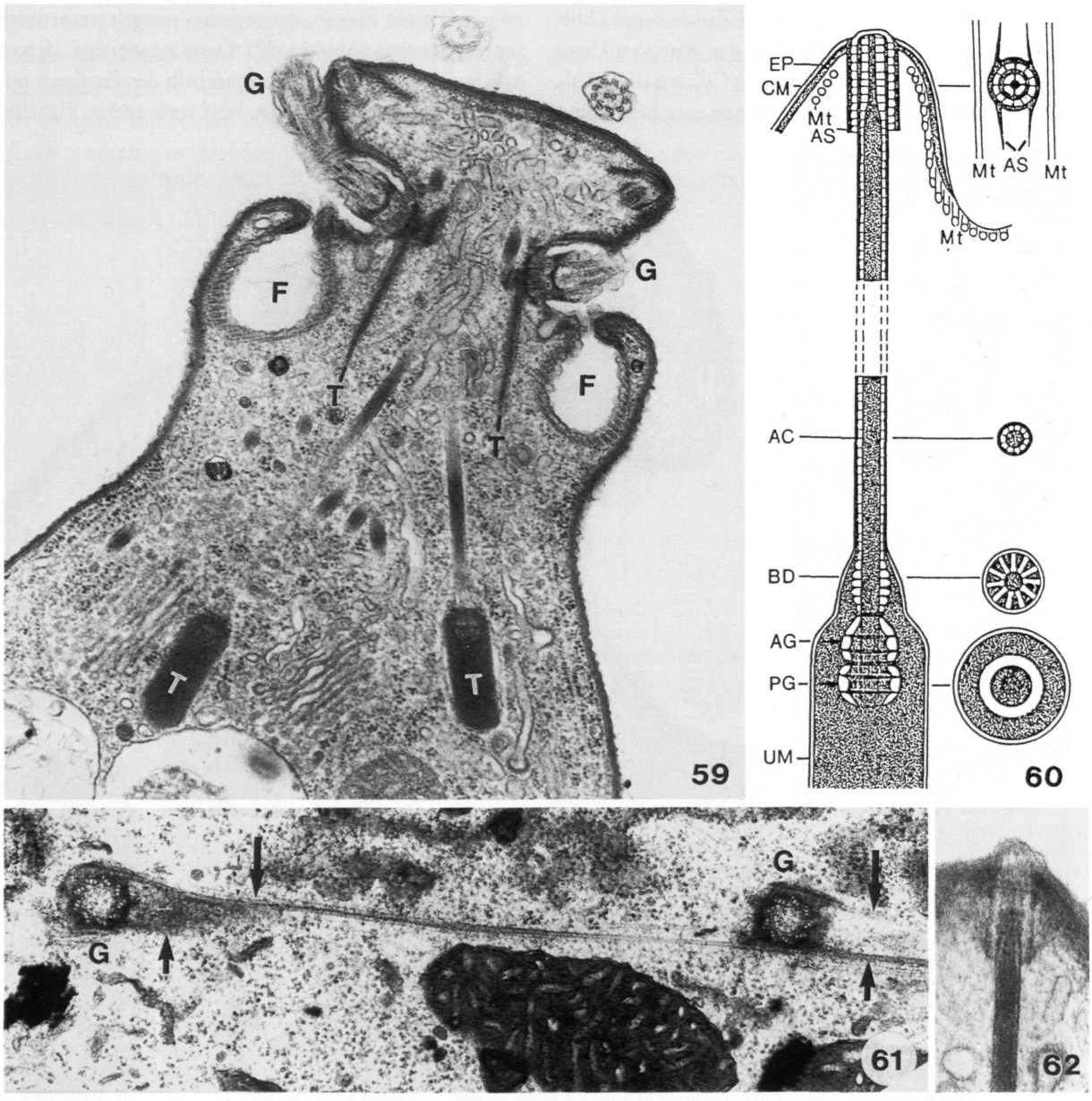


Abb. 59-62: *Hemimastix amphikineta* im Transmissionselektronenmikroskop (Fortsetzung von Abb. 54-58). **59:** Längsschnitt durch das kopfartig abgesetzte Vorderende, wo man die beiden Geißelreihen (G) erkennt, die in tiefen Furchen (F) verlaufen. Das Vorderende enthält den nicht permanenten Mund und viele trommelschlägelförmige Trichozysten (T), mit denen die Beute (andere kleine Flagellaten) getötet wird. **60, 62:** Längsschnitte und Querschnitte durch eine der kompliziert gebauten Trichozysten. Rechts oben und in Abb. 62 ist dargestellt wie sie an der Zellhülle verankert sind. Die Zeichnungen basieren auf der Rekonstruktion von Serienschnitten (nähere Erklärungen dazu bei Abb. 63). **61:** Flachschnitt entlang einer Geißelreihe. Die Geißeln (G) innerhalb einer Reihe sind durch je ein langes (große Pfeile) und ein kurzes (kleine Pfeile) Bündel feiner Röhren (Mikrotubuli) verbunden (vgl. Abb. 56, 63). Sehr ähnliche Verbindungen findet man bei den Ciliaten. AC = anteriorer (vorderer) stabförmiger Teil der Trichozyste, AG = anteriores Granulum am hinteren Teil des stabförmigen Abschnittes der Trichozyste, AS = Anker an der Zellhülle, BD = kegelförmige Erweiterung, CM = Zellmembran, EP = Epiplasma (Stützschicht), F = Geißelfurchen, G = Geißeln, Mt = Mikrotobuli (winzige Röhren aus Eiweiß), PG = posteriores (hinteres) Granulum am hinteren Teil der Trichozyste, T = Trichozyste, UM= membranöser Sack, der die Trichozyste umgibt.

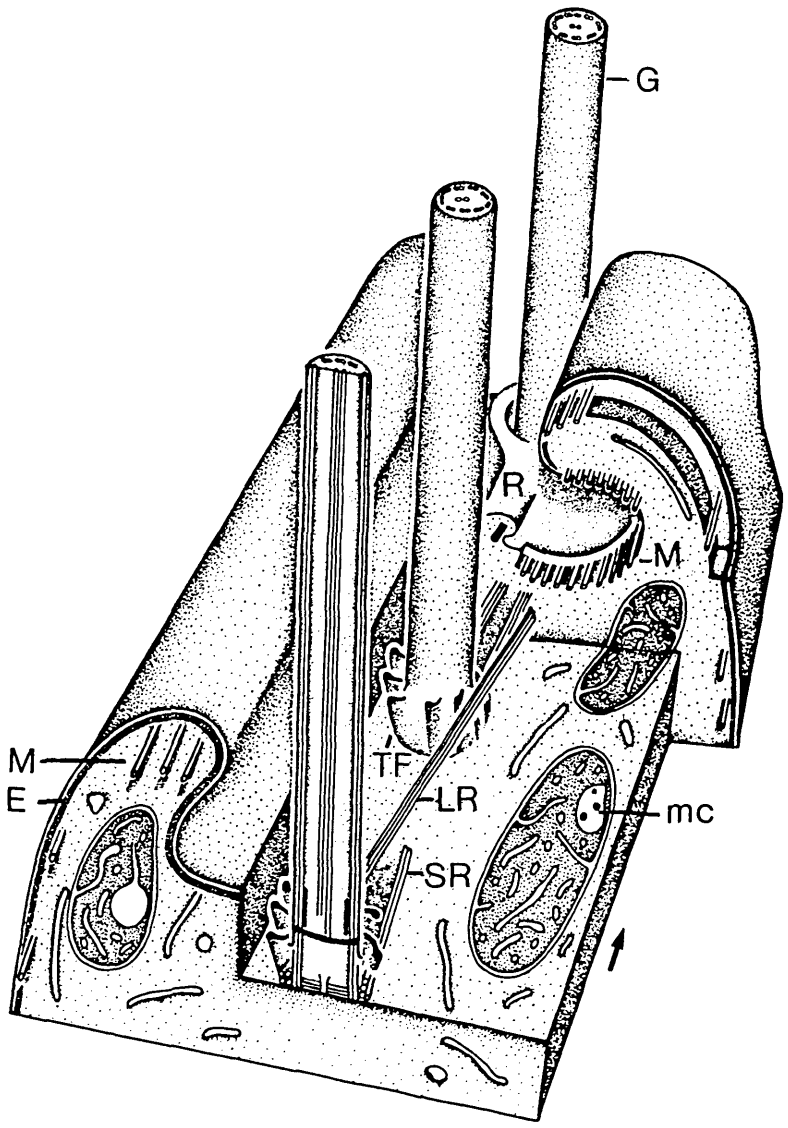


Abb. 63: Dreidimensionale Rekonstruktion der Zellhülle (Cortex) und des Wimpernapparates von *Hemimastix amphikineta*. Die Zeichnung basiert auf transmissionselektronenmikroskopischen Untersuchungen bei 5000-100.000facher Vergrößerung (Abb. 55-59, 61). Die mit dem Transmissionselektronenmikroskop erhaltenen Bilder sind schwierig zu interpretieren, da die Zelle mit einem Diamantmesser in sehr dünne (< 0,000 05 mm) Scheiben zerschnitten werden muß, um für den Elektronenstrahl durchsichtig (deshalb „Transmission") zu werden. Erst aus Serienschnitten kann man die Abfolge der Strukturen rekonstruieren. In der Abbildung sind hauptsächlich jene Strukturen dargestellt, die maßgeblich dafür waren, daß wir für *Hemimastix* einen neuen Stamm errichteten: diagonale Symmetrie des Cortex, Geißelreihen, die durch Mikrotubuli verbunden sind, tubuläre mitochondriale Cristae. E = Epiplasma (Stützschicht), G = Geißel, LR = langes Mikrotubuli-Bündel, M = Mikrotubuli, mc = bläschenförmige Erweiterung im Mitochondrium, R = Rippe entlang und um die Geißeln, SR = kurzes Mikrotubuli-Bündel, TF = Korb feiner Fasern am unteren Ende der Geißel. Der Pfeil weist zum Vorderende der Zelle.

ten, die sich autotroph, heterotroph oder mixotroph ernähren (Abb. 70). Die Platten ermöglichen eine besondere Form der Bewegung, die man euglenoide Metabolie nennt. *Hemimastix* ist aber ganz starr. Später haben wir in einer Bodenprobe vom Rand des Grand Canyon in den USA aber eine andere neue Art gefunden, *Spironema terricola,* die genau diese typische Metabolie besitzt und hinsichtlich der anderen Merkmale sehr *Hemimastix* gleicht (Abb. 64-68). Diese Beobachtungen weisen natürlich darauf hin, daß die Hemimastigophora mit den Euglenophyten verwandt sind. Dagegen sprechen aber mehrere andere Merkmale, von denen hier nur die Mitochondrien erwähnt seien, das sind jene winzigen (< 1 µm) Organellen, mit denen die Zelle atmet. In den Mitochondrien befinden sich kleine Hohlräume (Cristae), die bei den Euglenophyten eine besondere, scheibenartige Form haben, während sie bei den Hemimastigophora sack- oder röhrenförmig sind (Abb. 58). Die Form der mitochondrialen Cristae hat sich im Verlauf der Evolution sehr wenig verändert und wird daher von vielen Forschern als ein Merkmal hoher Qualität, das heißt hohen systematischen Ranges angesehen. Wenn man das akzeptiert, dann sind die Hemimastigophora nicht einfach modifizierte Euglenophyten, sondern haben sich seit langer Zeit neben diesen entwickelt.

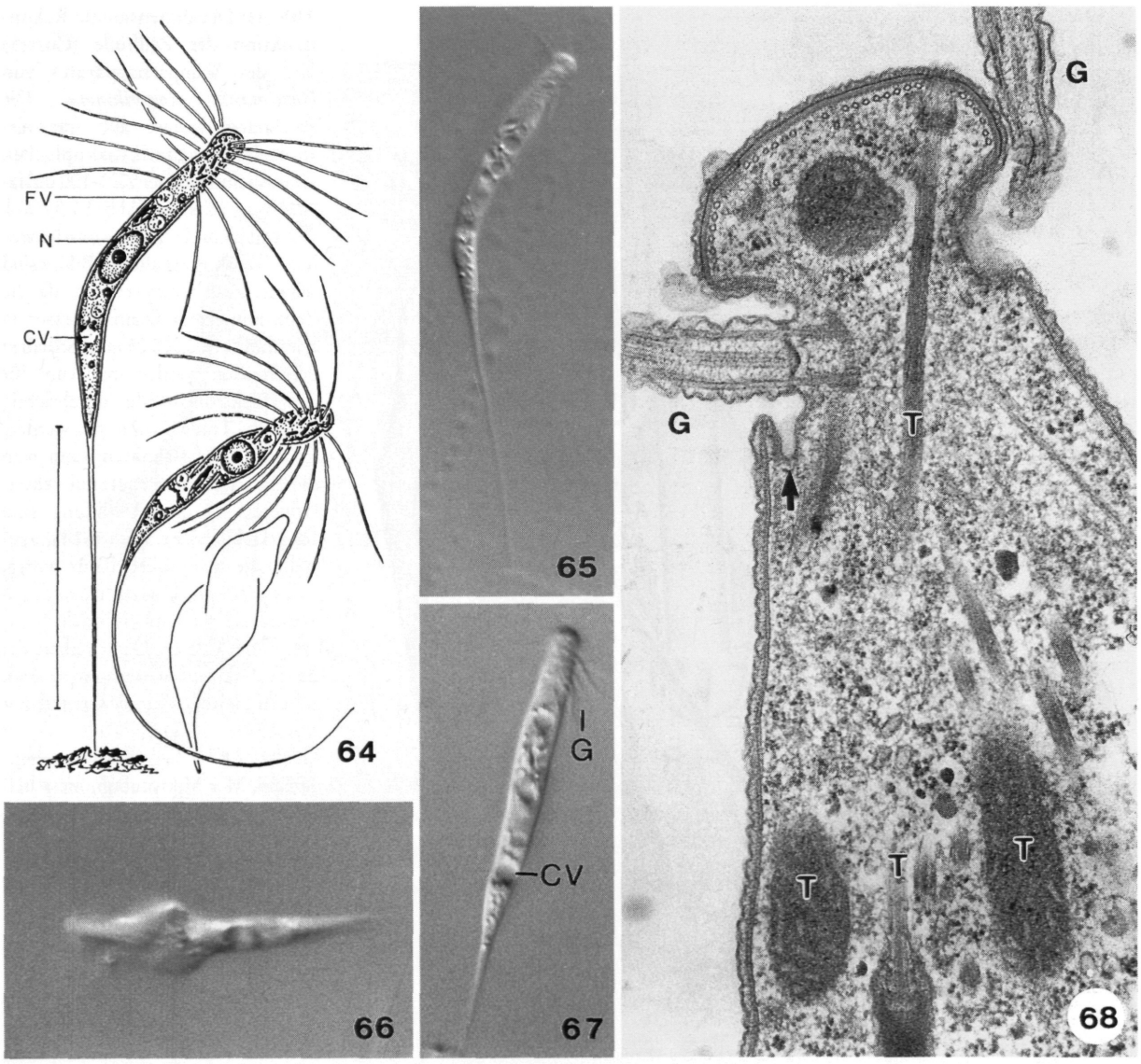


Abb. 64-68: *Spironema terricola*, ein hemimastigophores Geißeltier im Lichtmikroskop (Abb. 64-67) und im Transmissionselektronenmikroskop (Abb. 68). Dieses schöne und seltene Geißeltier entdeckten wir im Boden eines Kiefernwaldes am Rand des Grand Canyon in den USA. **64-67:** *Spironema terricola* hat zwei kurze Geißelreihen und einen langen Schwanz, mit dem sie sich an Bodenkrümel festheften kann. Die beiden Geißelreihen und die Feinstruktrur (Abb. 68) zeigen, daß *Spironema* nah mit *Hemimastix* (Abb. 54-63) verwandt ist. Sie unterscheidet sich von dieser durch die kürzeren Geißelreihen und die Fähigkeit zur euglenoiden Bewegung, das heißt der dickere Teil der Zelle kann sich schraubenartig kontrahieren (Abb. 66). Diese eigenartige Bewegung gibt es nur noch bei den Euglenophyten, weshalb wir annehmen, daß die hemimastigophoren Flagellaten und die Euglenophyten einen gemeinsamen Ahnen haben. Hemimastigophore Geißeltiere gibt es aber nicht nur im Boden, sondern auch in fließenden und stehenden Gewässern. In der Ager bei Linz haben wir eines entdeckt, das in der Bewimperung *Spironema*, in der Unveränderlichkeit der Körperform *Hemimastix* gleicht. Wir haben es daher in eine neue Gattung gestellt und *Stereonema geiseri* genannt (FOISSNER & FOISSNER 1993). **68:** Längsschnitt durch das kopfartig abgesetzte Vorderende, wo sich so wie bei *Hemimastix amphikineta* viele Trichozysten befinden, mit denen die Beute getötet wird (vgl. Abb. 59). Der Pfeil weist auf den Sack hinter der Geißel, den auch *Hemimastix* hat (vgl. Abb. 55). CV = kontraktile Vakuole, FV = Nahrungsvakuole, G = Geißeln, N = Zellkern (Nucleus), T = Trichozysten.

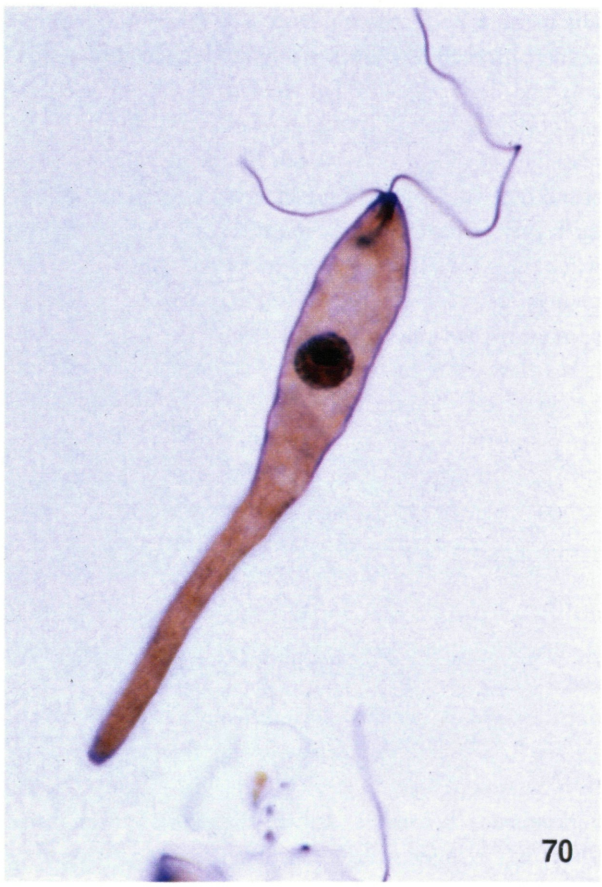


Abb. 69, 70: Eine kleine Nacktamöbe und ein euglenoides Geißeltier (*Peranema* sp.) aus dem Boden. Die Organismen wurden fixiert und mit Protargolsilber imprägniert, um den Zellkern (dunkle, runde Struktur) und die Geißeln deutlicher erkennen zu können.

5.3 Wimpertiere (Ciliaten, Ciliophora)

Die sehr kompliziert gebauten Ciliaten haben meist viele in Reihen angeordnete Härchen, die sogenannten Wimpern, die zur Fortbewegung und Nahrungsaufnahme dienen. Im Detail sind aber sowohl die Bewimperung des Körpers als auch die des Mundes sehr unterschiedlich, und die Sauginfusorien haben im adulten Zustand weder Wimpern noch einen Mund (Abb. 85). Das wichtigste Kennzeichen der Ciliaten ist daher nicht ihr Wimpernkleid, sondern ihr dualer Kernapparat. Alle Ciliaten haben nämlich neben dem normalen Zellkern (Makronucleus) noch einen kleineren Kern (Mikronucleus), der nur während der geschlechtlichen Fortpflanzung (Konjugation) aktiv ist (Abb. 71, 83). Die Ciliaten fressen Bakterien, Pilze, andere Einzeller und auch kleine Vielzeller, z. B. Rädertiere. Die Vermehrung erfolgt durch Querteilung.

Von den etwa 8000 bekannten Ciliaten-Arten leben ungefähr 400 im Boden. Tatsächlich sind es aber weit mehr, da ständig neue entdeckt werden. Die alte Auffassung, daß im Boden die gleichen Arten wie im Süßwasser vorkommen, gilt als überholt. Die Untersuchungen der letzten 15 Jahre haben nämlich gezeigt, daß mehr als die Hälfte der genauer studierten Arten autochthon ist, d. h. nur oder doch bevorzugt in edaphischen Biotopen lebt. Ein besonders charakteristischer Bestandteil der terricolen Ciliatenfauna sind die obligat mycophagen (pilzfressenden) Arten, die das reichliche Angebot an Bodenpilzen abschöpfen (Kap. 6.2.2). Obwohl sie kosmopolitisch verbreitet und sehr häufig sind, wurden sie erst im Jahr 1980 von uns entdeckt; frühere Untersucher verwechselten sie offensichtlich mit limnischen Arten aus anderen Ordnungen.

Die meisten Bodenciliaten lassen sich drei Gruppen zuordnen, nämlich den Kinetofragminophora, den Hypotrichia und den Colpodea. Sie werden im Anschluß etwas ausführlicher vorgestellt; mehrere andere, kleinere Gruppen sind in den Legenden zu den Abbildungen 77-93 kurz charakterisiert. Die kinetofragminophoren Ciliaten haben ihren Namen davon, daß die meist eher einfache Mundbewimperung bei der Teilung aus mehreren Fragmenten zusammengesetzt wird, die sich von den somatischen Wimpernreihen (Kineten) abtrennen. Viele Arten dieser Gruppe haben eine sack- oder beutelförmige Gestalt und den Mund am Vorderende (Abb. 72, 74, 76a, 118c, j, m). Im oder neben dem Mund befinden sich häufig 5-20 µm große Stäbchen oder trommelschlägelförmige Strukturen, die Toxizysten, die ausgeschleudert werden können und ein Gift enthalten, das die Beute, meist andere Wimpertiere, lähmt und/oder tötet (Abb. 74-76). Ein weiteres wichtiges Merkmal ist die sogenannte Dorsalbürste, das sind meist drei Wimpernreihen mit verkürzten und/oder paarig angeordneten Cilien am Vorderende (Abb. 72, 73, 76). Die Funktion dieser Spezialwimpern ist unbekannt; vielleicht spielen sie eine Rolle beim Erkennen geeigneter Beute. Bei den Kinetofragminophora gibt es viele Arten, die nur im Boden vorkommen, besondere höhere Kategorien (Familien, Ordnung) scheinen sich aber nicht entwickelt zu haben.

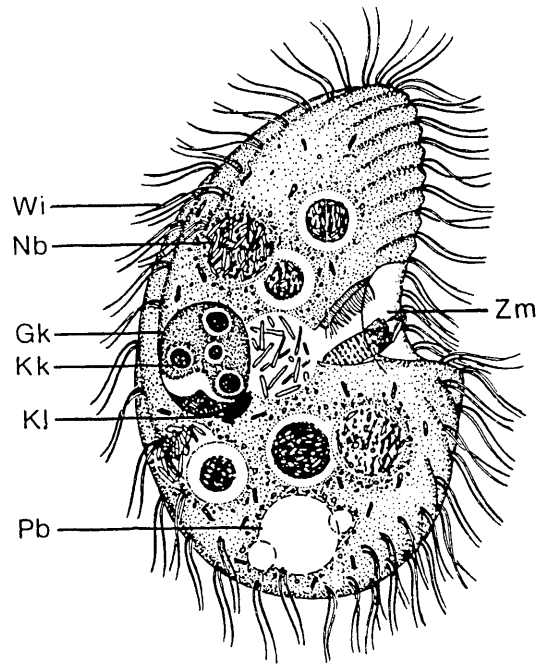


Abb. 71: *Colpoda inflata*, ein im Boden häufiges, 50 µm großes Wimpertier, als Beispiel für die Organisation der Ciliaten. Gk = Großkern (Makronucleus), Kl = Kleinkern (Mikronucleus), Kk = Kernkörperchen (Nucleolen), Nb = Nahrungsbläschen (Nahrungsvakuole), Pb = pulsierendes Bläschen (kontraktile Vakuole), Wi = Wimpern (Cilien), Zm = Zellmund (Oralapparat).

Etwa die Hälfte der mir bekannten Bodenciliaten sind Hypotrichen (Wenigbewimperte). Diese Wimpertiere sind dadurch gekennzeichnet, daß – zumindest auf der Ventralseite – ihre Wimpern nicht einzeln stehen, sondern zu Bündeln, den sogenannten Cirren, vereinigt sind. Sie erscheinen daher eher spärlich bewimpert und auf der Dorsalseite befinden sich überhaupt nur borstenförmige Cilien (Abb. 5, 7, 8, 94-97, 118e, h). Alle Hypotrichen haben eine sogenannte adorale Membranellenzone, die sich bogenförmig vom Vorderende bis (meist) zur Mitte der Zelle erstreckt. Die Zone besteht meist aus vielen Membranellen, das sind im Grunde genommen besonders starke Cirren, die synchron schlagen und die Nahrung in den Mund strudeln, der sich am hinteren (proximalen) Ende der Zone befindet. Damit die Nahrungsteilchen nicht seitlich „wegrutschen", befinden sich an der linken Seite des Mundfeldes zwei besondere Wimpernreihen, die undulierenden Membranen (Abb. 5, 7, 94, 96, 97). Bei den Hypotrichen findet man viele Ernährungstypen, manche sind Bakterienfresser, andere Allesfresser, und einige sind gefräßige Räuber, die andere, kleinere Wimpertiere und Schalenamöben erbeuten.

Viele Arten und einige Familien sind offensichtlich auf den Boden beschränkt und mit ihrer wurmförmigen und/oder stark abgeflachten Gestalt hervorragend an das Bodenleben angepaßt (Abb. 5, 7, 8, 118e, h).

Die Colpodea (Busentiere, weil der Mund bei der typischen Art in Körpermitte liegt und der prae- und postorale Körperabschnitt sich busenförmig vorwölben; Abb. 106) sind die für den Boden besonders typischen Ciliaten. Mehr als die Hälfte der bekannten Arten, Gattungen und Familien dieser Gruppe kommt nur oder doch überwiegend in edaphischen Lebensräumen (Böden, Moosen, Streu etc.) vor. Daher habe ich die Ciliaten-Gemeinschaft des Bodens „Colpodetea" genannt, in Anlehnung an die Klassifikation der Pflanzengesellschaften durch die Geobotaniker (FOISSNER 1987). Auch habe ich den Colpodea eine 800 Seiten starke Monographie gewidmet, in der die Morphologie und Ökologie aller bekannten Arten ausführlich dargestellt ist (FOISSNER 1993a). Die Colpodiden sind morphologisch und ökologisch so vielfältig, daß es schwer fällt, sie kurz zu cha-

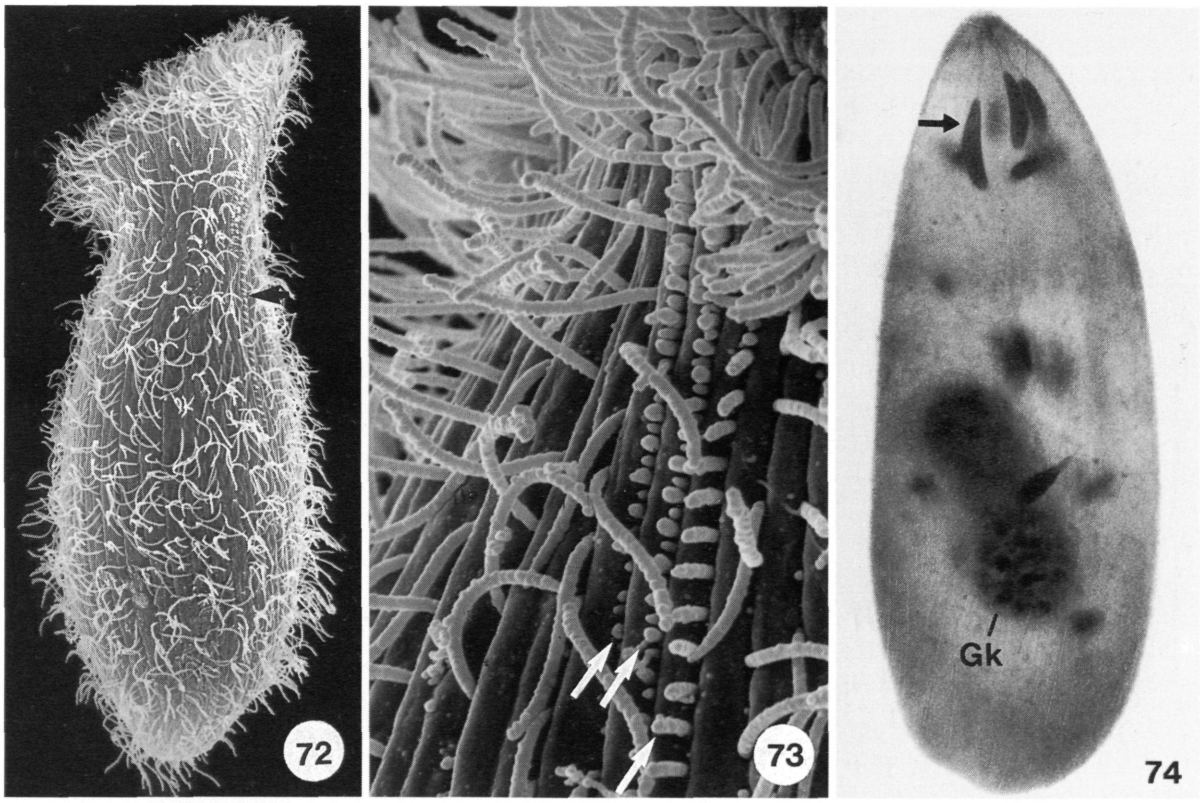


Abb. 72-74: Kinetofragminophore Bodenciliaten im Rasterelektronenmikroskop (Abb. 72, 73) und im Lichtmikroskop (Abb. 74). Für diese Gruppe von Wimpertieren ist typisch, daß sie eine Dorsalbürste haben, das sind mehrere spezialisierte Wimpernreihen am Vorderende; ihre Funktion ist unbekannt. **72, 73:** *Epispathidium amphoriforme* ist ein 130 µm großes, amphorenförmiges Ciliat, das sich von anderen Einzellern ernährt. Die Dorsalbürste (Pfeile) besteht aus drei Reihen sehr kurzer Wimpern, die zum Teil paarig angeordnet sind. **74:** *Paraenchelys wenzeli*, einen etwa 100 µm großen Räuber, entdeckten wir in Mauermoosen von einen Schloßpark in Deutschland. Die Beute, meist andere Ciliaten, wird mit den großen, trommelschlägelförmigen Toxizysten (Pfeil) gelähmt, die rund um den kleinen Mund angeordnet sind, der sich beim Fressen stark erweitern kann. Die Abbildung zeigt ein mit Protargolsilber imprägniertes Exemplar, bei dem auch der Makronucleus (Großkern, Gk) angefärbt ist.

rakterisieren: Sie sind winzig klein (Abb. 104) oder „riesengroß" (Abb. 103); ganz (Abb. 101) oder nur spärlich (Abb. 104, 118a) bewimpert; rundlich (Abb. 100), länglich (Abb. 105) oder beutelförmig (Abb. 114); der Mund ist am Vorderende (Abb. 116), in der Mitte (Abb. 101) oder gar am Hinterende; die oralen Wimpernfelder liegen auf der Oberfläche (Abb. 116), in einem Mundtrichter (Abb. 100, 101, 106) oder sind sogar, wie bei den Hypotrichen, zu einer großen adoralen Membranellenzone organisiert (Abb. 102, 109); manche ernähren sich nur von Bakterien (Abb. 98, 99, 105, 107), andere sind gefräßige Räuber mit einer riesigen Mundhöhle (Abb. 100, 103) und die hochspezialisierten Großglocknerida (so genannt, weil wir sie im Großglocknergebiet entdeckt haben und damals ihre Besonderheiten noch nicht genauer kannten) haben ein besonderes Mundrohr entwickelt, mit dem sie Pilzfäden anbohren und ausfressen (Abb. 1, 125-127). Diese Vielfalt bringt es mit sich, daß man die colpodiden Ciliaten im Lichtmikroskop zwar relativ leicht bis zur Gattung und Art bestimmen kann, es aber oft nicht einfach ist, eine bestimmte Gattung der Gruppe, d. h. den Colpodea zuzuordnen. Die Colpodiden haben nämlich keine lichtmikroskopischen Merkmale, die sie eindeutig als solche ausweisen. Vielmehr ist es ihre besondere Ontogenese (Teilung) und das mit den Wimpern assoziierte Fribrillensystem, das man freilich nur im Transmissionselektronenmikroskop genau erkennt, das sie als Gruppe charakterisiert. Es nimmt daher nicht wunder, daß früher viele colpodide Ciliaten auf Grund oberflächlicher Ähnlichkeiten (Analogien) anderen Gruppen zugeordnet wurden, z. B. den Kinetofragminophora oder den Spirotrichen.

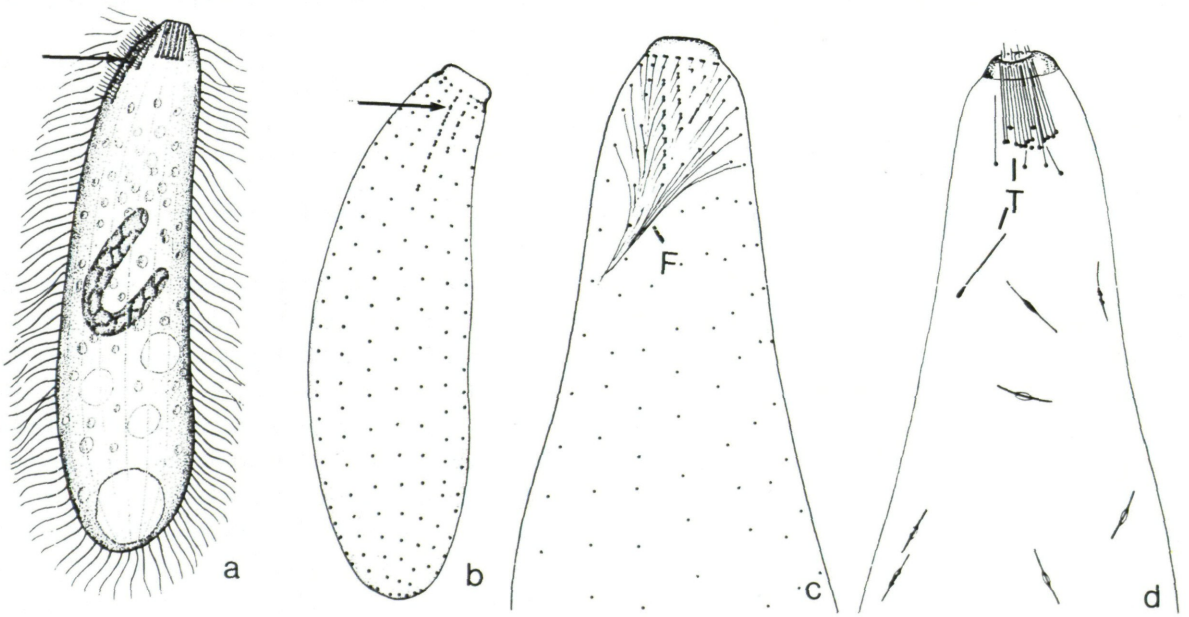


Abb. 75, 76a–d: *Fuscheria terricola* ist ein 90 µm langes kinetofragminophores Wimpertier, das wir im Tullnerfeld entdeckten. Der Mund ist mit stabförmigen Toxizysten (T) gefüllt, mit denen die Beute, andere Ciliaten, getötet wird. Der Mund wird durch feine Fasern (F) gestützt, die von einer rund um die Mundöffnung ziehenden Wimpernreihe und von den vorderen Basalkörpern der Wimpernreihen entspringen. Man erkennt sie nur nach Imprägnation mit Protargolsilber. Die Pfeile weisen auf die für die Gruppe typische Bürste, das sind kurze Wimpernpaare am Vorderende einiger Wimpernreihen.

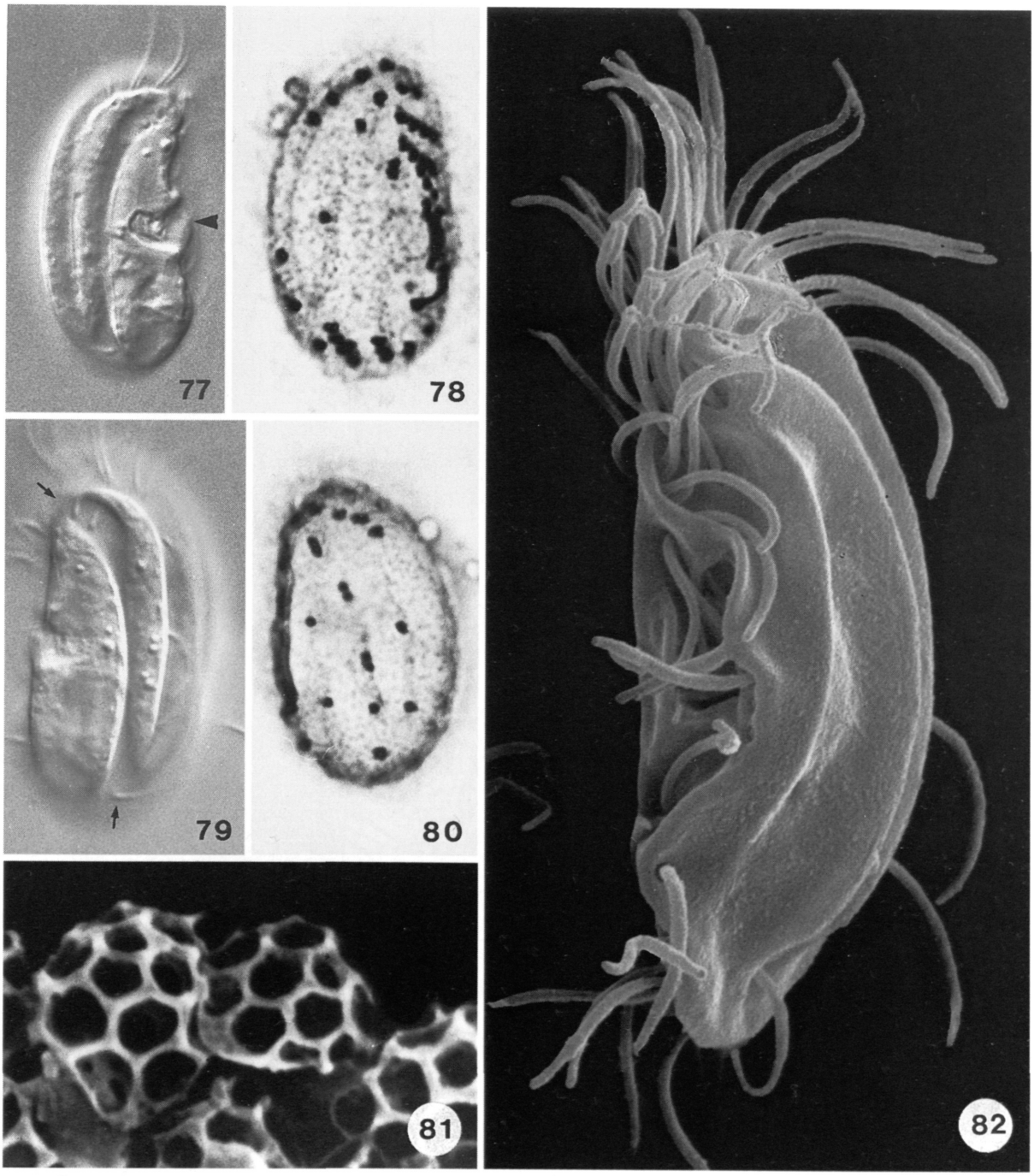


Abb. 77-80, 82: Microthoracide Bodenciliaten im Lichtmikroskop (Abb. 77-80) und im Rasterelektronenmikroskop (Abb. 82). Diese Gruppe von Wimpertieren umfaßt 30-50 µm große Arten mit kompliziert gefurchter Oberfläche und spärlicher Bewimperung. **77-80.** *Drepanomonas revoluta* hat eine tiefe 8-förmige Furche auf der linken Seite (Pfeile). Die Pfeilspitze weist auf den Mund, der winzige Wimpernfelder enthält, mit denen Bakterien eingestrudelt werden. Nach Färbung mit Silbernitrat (Abb. 78, 80) erkennt man die Basalkörper der Wimpern (schwarze Punkte), die in lockeren Reihen angeordnet sind. **82:** *Drepanomonas exigua*. Die wahre Schönheit der kleinen microthoraciden Ciliaten erkennt man erst im Rasterelektronenmikroskop.

Abb. 81: Gitterkugeln auf der Oberfläche von *Spetazoon australiense* im Rasterelektronenmikroskop. Diese interessante, neue Wimpertierart aus Australien ist ein einem gesonderten Beitrag in diesem Katalog beschrieben.

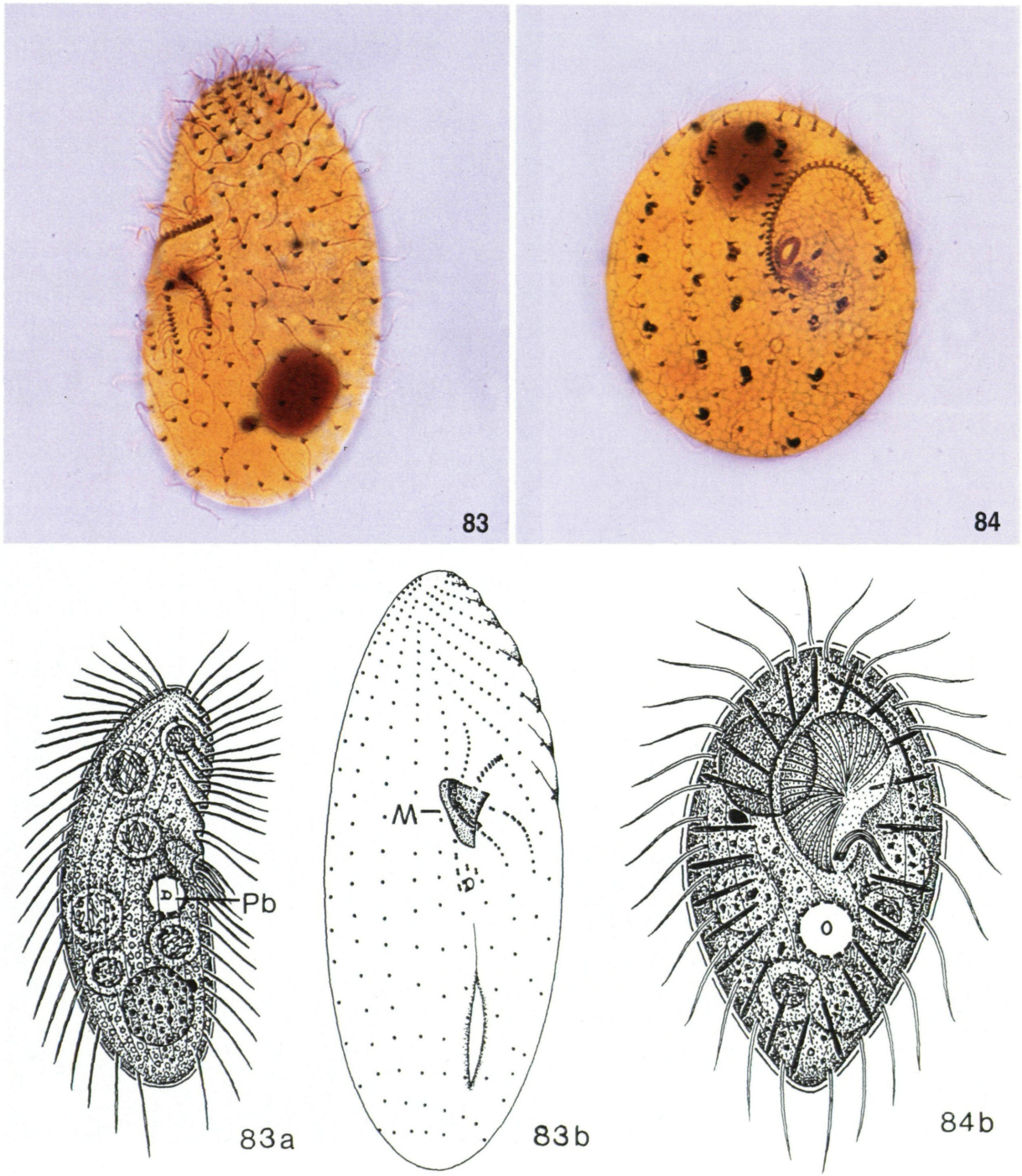


Abb. 83, 84: Nassulide Bodenciliaten im Lichtmikroskop nach Färbung mit Silberkarbonat und im Leben (83a, 84b). 83: *Colpodidium caudatum* ist etwa 50 µm groß und ernährt sich von Bakterien, die mit kleinen Wimperfeldern in den trichterförmigen Mund (M) gestrudelt werden, der sich in der Mitte der Zelle befindet. Dicht darunter befindet sich das pulsierende Bläschen (Pb, kontraktile Vakvole). Die dunkle Kugel im rechten hinteren Ende ist der Großkern (Makronucleus), der winzige Punkt links daneben der Kleinkern (Mikronucleus). **84:** *Parafurgasonia* fanden wir in einem Boden von Florida (USA). Das etwa 50 µm große Wimpertier hat noch keinen Artnamen, da wir es erst vor kurzem entdeckten. Es ähnelt *Colpodidium caudatum,* die undulierende Membran am rechten Mundrand ist aber halbkreisförmig und viel größer.

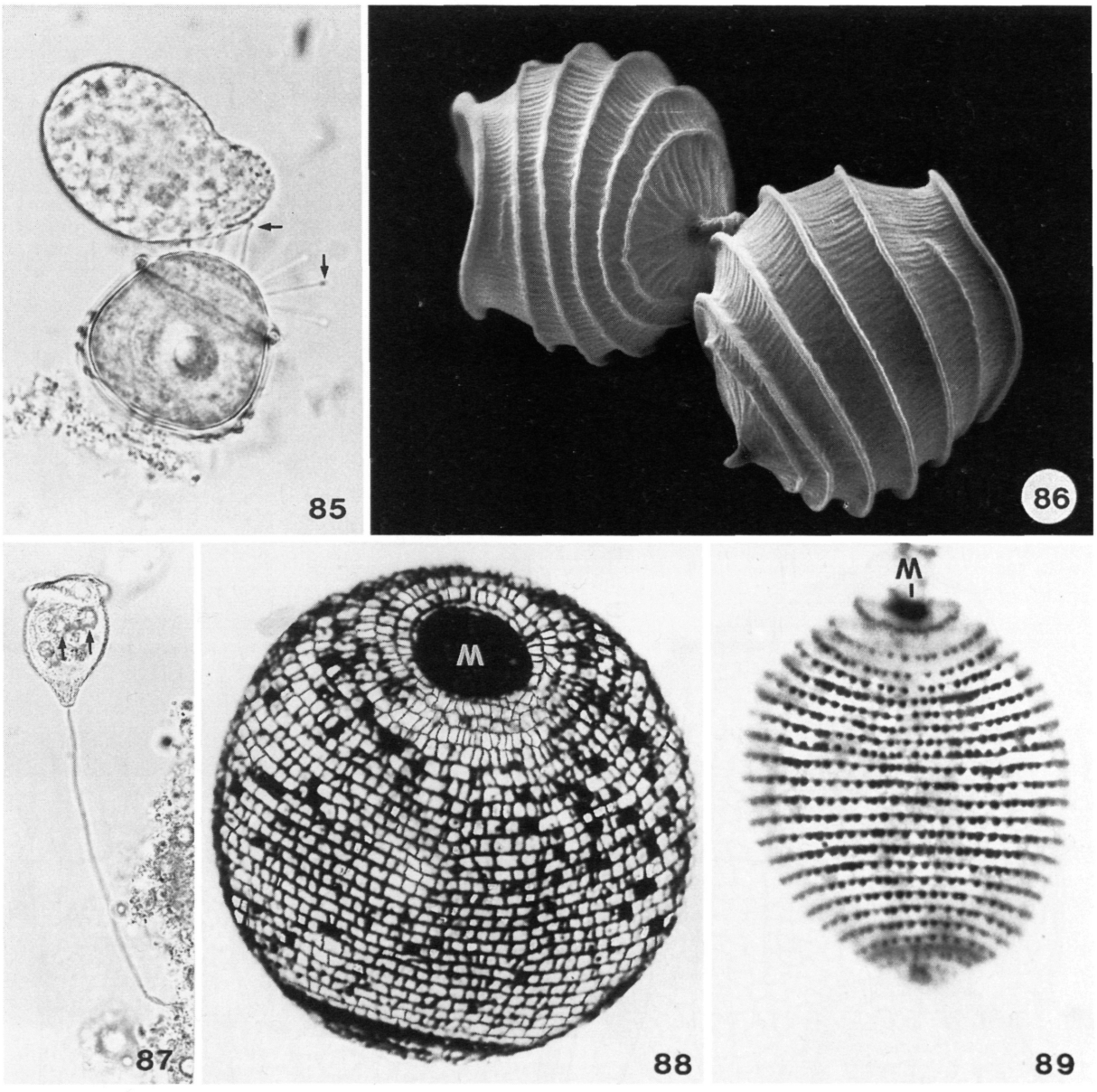
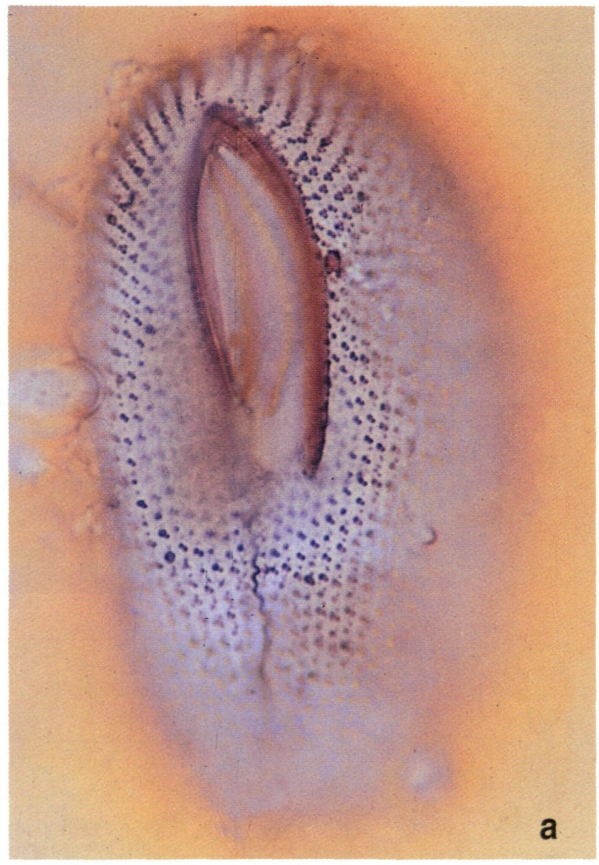
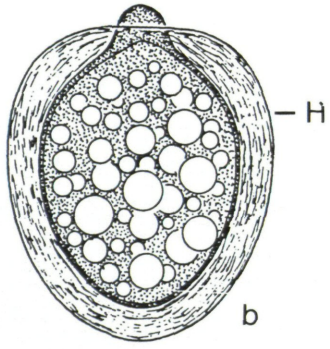
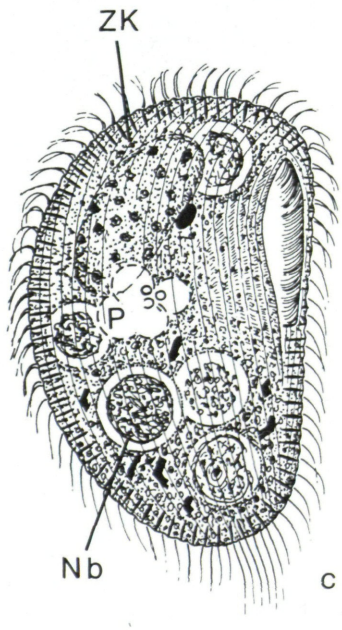


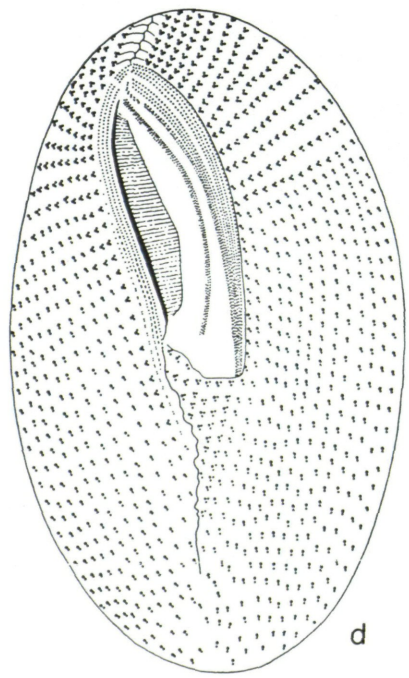
Abb. 85-89: Sauginfusorien (Suctorien) und Glockentiere (Peritrichen) des Bodens im Lichtmikroskop (Abb. 85, 87-89) und im Rasterelektronenmikroskop (Abb. 86). Diese Wimpertiere sind sessile (festsitzende) Räuber (Suctorien) oder Strudler (Peritrichen). Sie sind im Boden nur mit wenigen Arten vertreten, vermutlich deshalb, weil die sessile Lebensweise im Boden ungünstig ist, da sich die Nahrung in den engen Bodenporen rasch erschöpft. **85, 86:** *Loricophrya edmondsoni* ist etwa 50 µm groß und lebt in einem zierlichen Gehäuse aus Pseudochitin, das mit einem kurzen Stiel auf dem Substrat, meist Bodenkrümel festgeheftet ist (Abb. 86). Der kuppenförmig vorragende Teil der Zelle hat viele Tentakel, mit denen gerade ein anderes Ciliat (*Colpoda maupasi*) ausgesaugt wird (Abb. 85, Pfeile). **87, 88:** Die von uns entdeckte *Pseudovorticella sphagni* lebt in Moosen und Böden. Die 50 µm große „Glocke" sitzt auf einem relativ langen Stiel und hat zwei kontraktile Vakuolen, mit denen sie das in die Zelle einströmende Wasser und flüssige Exkrete entfernt (Abb. 87, Pfeile). Nach Färbung mit Silbernitrat ist die Zelle kugelförmig kontrahiert und zeigt ein regelmäßiges Muster aus orthogonalen Maschen (Silberlinien). Der Mundeingang (M) ist schwarz imprägniert. **89:** Die ebenfalls von uns entdeckte, etwa 40 µm große *Vorticella astyliforme* bildet im Boden nur selten einen Stiel, vermutlich eine Anpassung an das Biotop, das vagile (bewegliche) Lebensformen begünstigt. Daher trifft man *Vorticella astyliforme* oft schwimmend zwischen den Bodenteilchen. Zum Schwimmen und zur Nahrungsaufnahme werden die Wimpern des Mundapparates verwendet, der bei dieser mit Silbernitrat imprägnierten Zelle kontrahiert ist. *Vorticella* unterscheidet sich von *Pseudovorticella* (Abb. 88) durch die kreisförmigen Silberlinien, die dicht mit Poren (schwarze Punkte) besetzt sind.

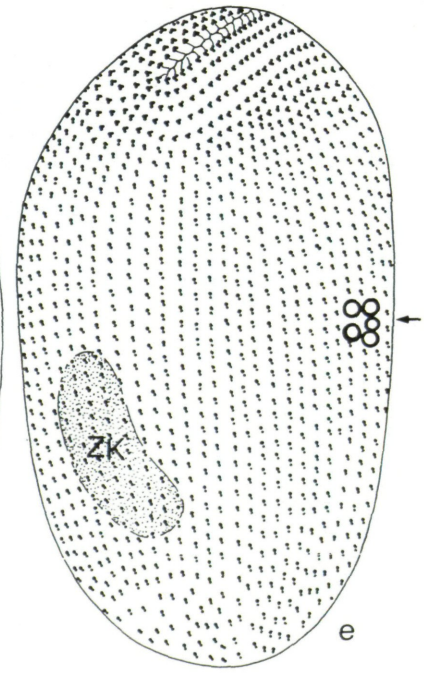
Abb. 90a–e: *Frontonia terricola* ist ein etwa 90 µm großes hymenostomes Wimpertier, das mit dem Pantoffeltier (*Paramecium*) nah verwandt ist. Im Gegensatz zu diesem kann es Schutzzysten bilden, also z. B. eine Austrocknung überleben. Daher kommt es auch im Boden vor, während *Paramecium* nur in dauerhaften Wasseransammlungen (Teichen, Flüssen etc.) lebt. Die Zysten (Abb. 90b) sind von einer dicken Hülle (H) umgeben, die das im „Trockenschlaf" befindliche Ciliat schützt. *Frontonia terricola* entdeckten wir in einem Ackerboden in der Lobau bei Wien. Besonders typisch ist der große Mund in der vorderen Körperhälfte. Er hat an den Längsseiten große Wimpernfelder, die nach Silbernitratimprägnation als dunkle Streifen hervortreten (Abb. 90a–d). Dementsprechend ist *F. terricola* ein gieriger Räuber, der sich überwiegend von anderen Wimpertieren ernährt. H = Hülle der Schutzzyste, Nb = Nahrungsbläschen, P = pulsierendes Bläschen mit Exkretionspori (Pfeil in Abbildung e), ZK = Zellkern (Makronucleus) mit ihm einliegenden Mikronucleus (schwarz).











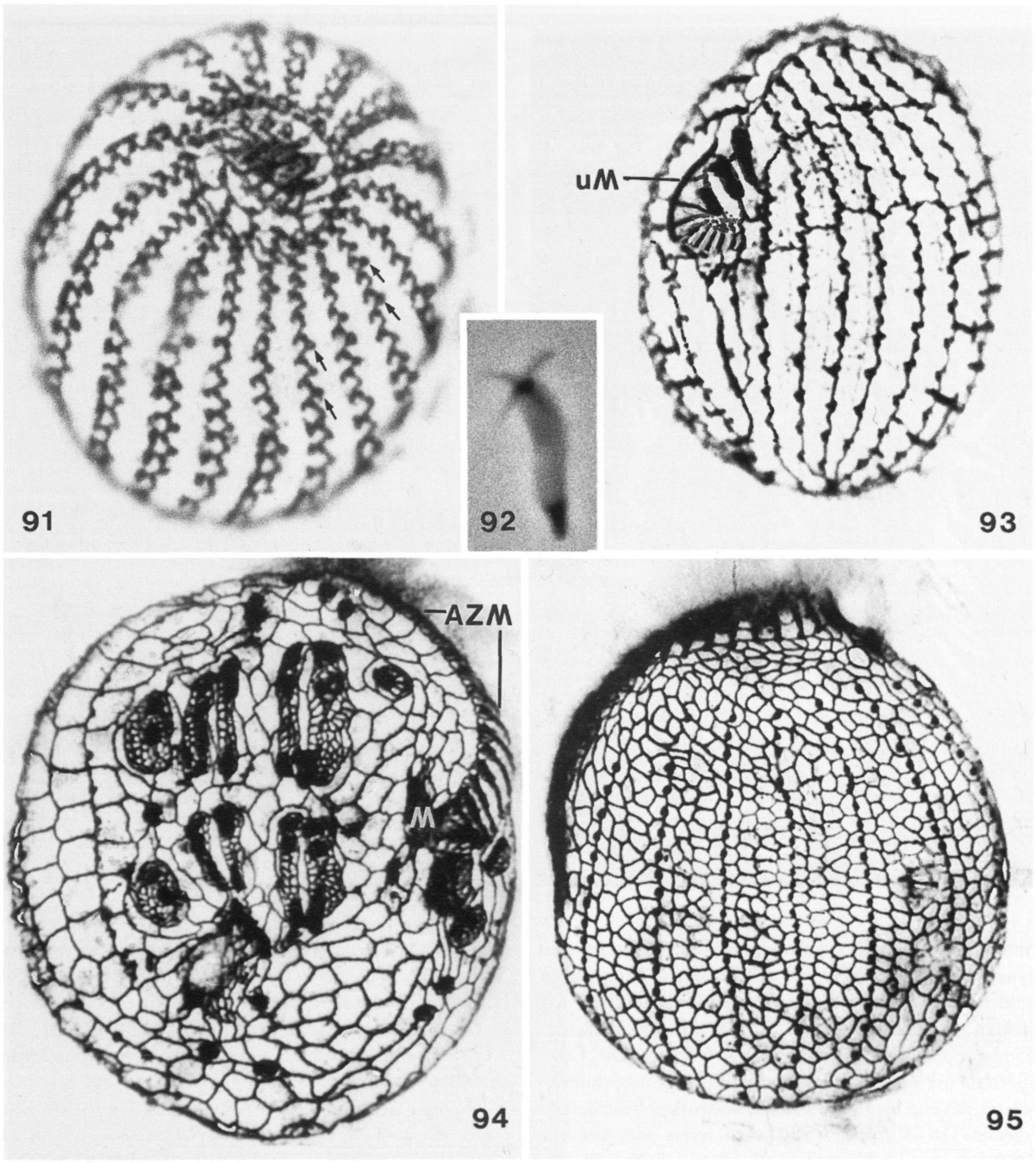


Abb. 91-95: Prostomate, scuticociliate und hypotriche Bodenciliaten im Lichtmikroskop nach Silbernitratimprägnation. 91, 92: *Chilophrya terriccla* ist ein prostomes, 40 µm großes, räuberisches Wimpertier, das wir am Stubnerkogel bei Gastein entdeckten. Es hat einen komplizierten Mund am Vorderende und meridional verlaufende Wimpernreihen, neben denen ankerförmige Trichozysten (Pfeile) liegen, die die Beute töten und von denen eine in Abb. 92 stark vergrößert dargestellt ist. **93:** *Sathrophilus muscorum* ist ein etwa 30 µm großes Scuticociliat, das man in vielen Böden findet. Der Mund liegt in der vorderen Körperhälfte und hat eine undulierende Membran (uM) und drei kleine adorale Membranellen, mit denen emsig Bakterien eingestrudelt werden. **94, 95:** *Euplotes muscorum,* ein 70 µm großes, Bakterien fressendes Ciliat, hat nur wenige dicke Wimpern (Cirren = Bündel verklebter Wimpern; vgl. Abb. 96). Abbildung 94 zeigt die Ventralseite eines sich gerade teilenden Exemplars. Dabei werden die Cirren innerhalb eines feinen Silberliniennetzes neu gebildet. Die halbkreisförmige adorale Membranellenzone (AZM), mit der die Nahrung in den Mund (M) gestrudelt wird, liegt am rechten Rand der vorderer Hälfte. Abbildung 95 zeigt die Dorsalseite mit 7 Wimpernreihen, zwischen denen sich ein hübsches Silberliniennetz ausbreitet.

Abb. 96: *Pattersoniella vitiphila* ist ein etwa 250 µm großes, hypotriches Wimpertier, das wir im Boden eines Regenwaldes auf den Fidschi-Inseln im pazifischen Ozean entdeckten. Bei den hypotrichen Ciliaten sind jeweils mehrere Wimpern zu einem Bündel (Cirrus) vereinigt. Die Cirren bilden auf der Ventralseite ein kompliziertes, genusspezifisches Muster, das man im Rasterelektronenmikroskop besonders gut erkennt. Das Mundfeld (MF) wird rechts von der eher unscheinbaren undulierenden Membran, links von der großen adoralen Membranellenzone (AZM) begrenzt, mit der die Nahrung (andere Einzeller, Algen etc.) in den Mund gestrudelt wird. Dieses Wimpertier läßt sich daher leicht mit zerquetschten Weizenkörnern und kleinen Ciliaten (z. B. *Tetrahymena)* als Nahrung kultivieren. *Pattersoniella vitiphila* lebt bevorzugt im Boden von Küstenwäldern und ist sehr wahrscheinlich auf die Südhemisphäre beschränkt.

Abb. 97: *Cyrtohymena candens* ist ebenfalls ein hypotriches Wimpertier, das hier nach Versilberung mit Protargol abgebildet ist. Es gehört zur gleichen Familie wie *Pattersoniella* (Abb. 96), hat aber ein relativ größeres Mundfeld, das rechts von einer mächtigen, halbkreisförmigen undulierenden Membran begrenzt wird. Der Großkern besteht aus zwei ellipsoiden Teilen, die so wie die Basen der Cirren (vgl. Abb. 96) dunkel gefärbt sind. *Cyrtohymena candens* ist etwa 150 µm groß und so wie *Pattersoniella vitiphila* ein Allesfresser.

Potargol ist eine Verbindung von Silbernitrat mit Hühnereiweiß (klar). Nach geeigneter Vorbehandlung kann es die Zellen durchdringen, weshalb auch Strukturen im Innern der Zelle (z. B. der Zellkern) dargestellt werden können. Silbernitrat dringt wegen seiner fixierenden Wirkung nur wenige µm tief in die Zelle ein, weshalb nur oberflächennahe Strukturen imprägniert werden.

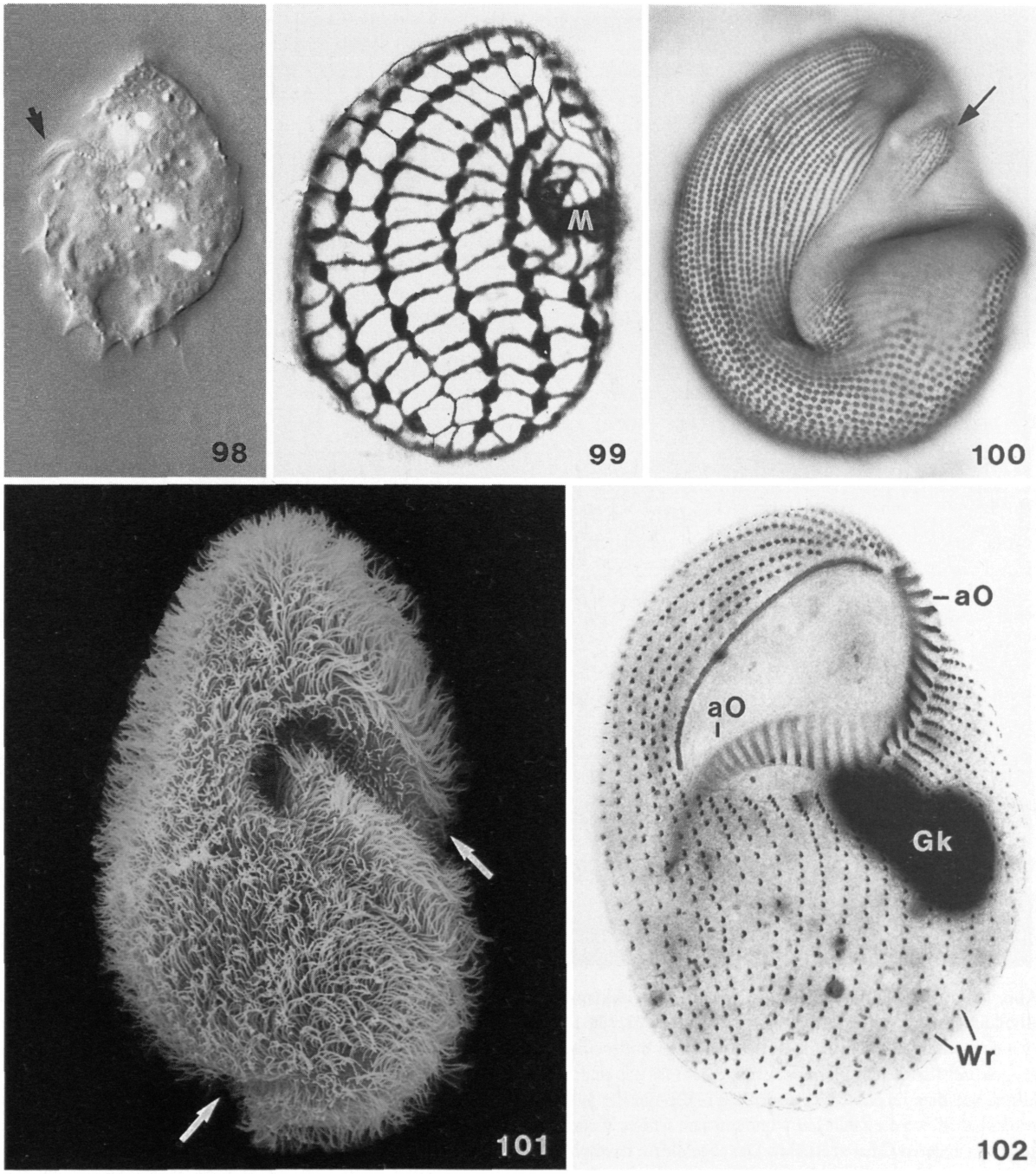


Abb. 98-102: Colpodide Bodenciliaten im Lichtmikroskop (Abb. 98-100, 102) und im Rasterelektronenmikroskop (Abb. 101). Die colpodiden Wimpertiere besiedeln in großer Menge und Artenvielfalt edaphische Biotope. **98:** Die nur 30 µm große *Colpoda elliotti* hat zierliche Stacheln am Hinterende und ein aus dem Mund ragendes Wimpernbüschel (Pfeil). **99:** *Colpoda steinii* ähnelt *C. elliotti*, hat aber keine Stacheln. Nach Versilberung erkennt man den Mund (M) und die Wimpernreihen, zwischen denen sich ein hübsches Silberliniennetz ausbreitet. **100:** *Krassniggia auxiliaris,* die wir in Afrika entdeckten, ist ein 200 µm großer, gefräßiger Räuber mit einem riesigen Mund, in den gerade ein kleineres Wimpertier eingestrudelt wird (Pfeil). **101:** Die bis 150 µm große *Colpoda minima* ist dicht bewimpert und die Mundrinne zieht spiralig zum Hinterende (Pfeile). **102:** *Bryometopus sphagni* ist 150 µm groß und ein Allesfresser mit einer großen adoralen Organellenzone (aO). Nach Färbung mit Silberkarbonat erkennt man nicht nur die Mundstrukturen (aO) und die Wimpernreihen (Wr), sondern auch den Zellkern (Großkern, Gk).

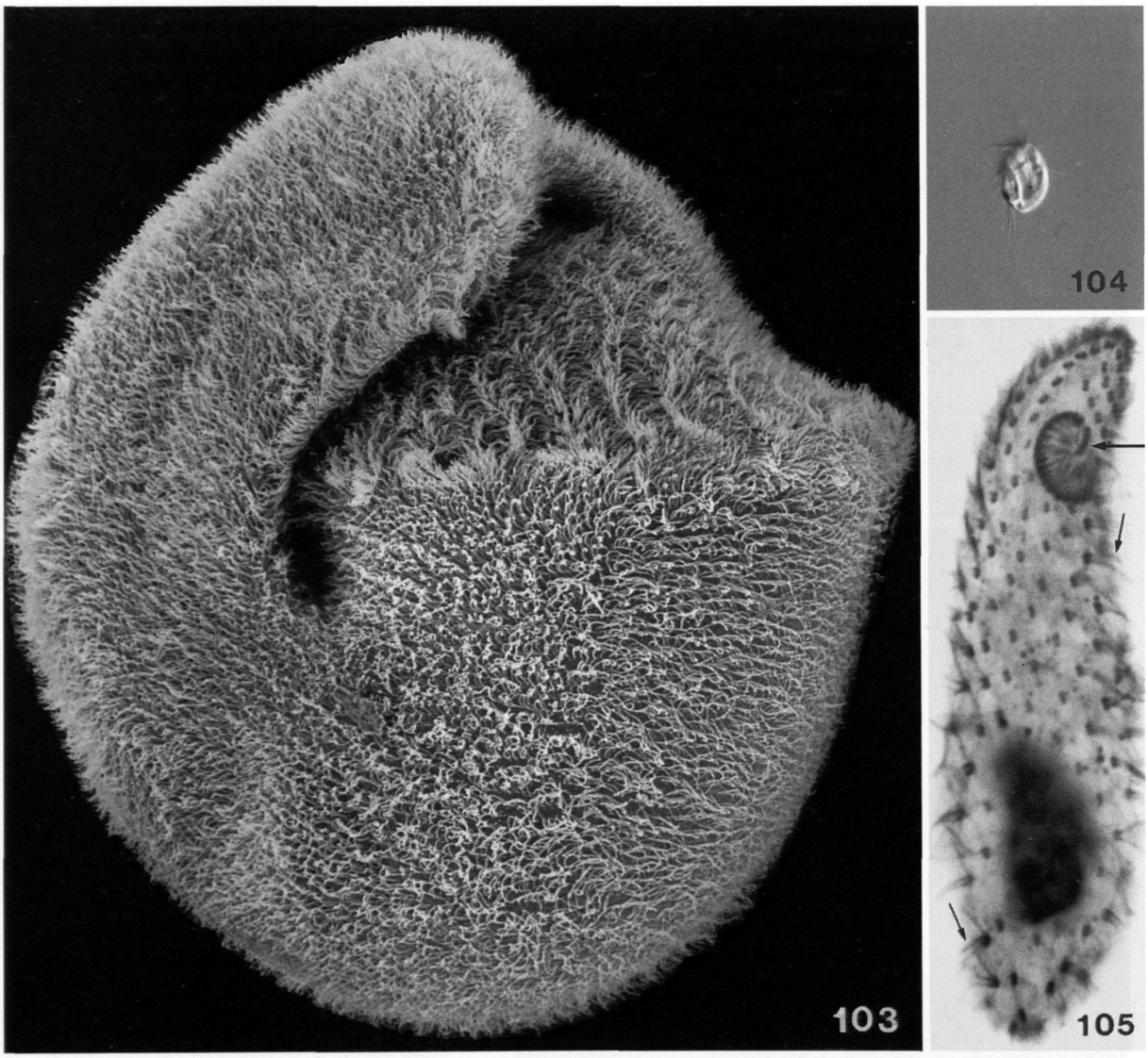
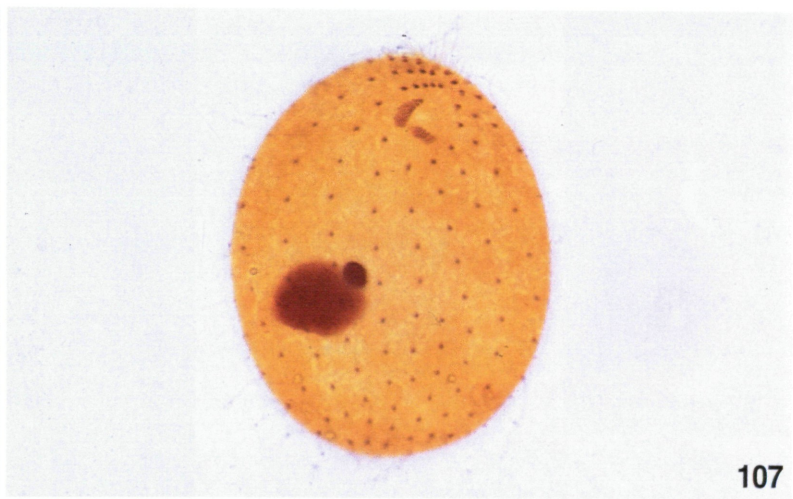


Abb. 103-105: Colpodide Bodenciliaten im Rasterelektronenmikroskop (Abb. 103) und im Lichtmikroskop (Abb. 104, 105). Diese Abbildungen sind weitere Beispiele (vgl. Abb. 98-102, 106-109) für die erstaunliche Vielfalt dieser Ciliatengruppe, die für den Boden so charakteristisch ist, daß man die Gemeinschaft der Bodenciliaten auch „Colpodetea" nennt (in Anlehnung an die Terminologie der Pflanzengesellschaften). **103:** *Bresslauides discoideus* ist mit einer Größe bis 600 µm ein Riese unter den Ciliaten. Er hat einen sehr großen Mund, von dem im Rasterelektronenmikroskop nur der äußere Teil, gewissermaßen der Tisch, nämlich das dreieckförmige Mundfeld erkennbar ist, wo die zahllosen Wimpernpaare schöne Wellen bilden. *Bresslauides discoideus* ist ein gefräßiger Räuber, der sich vorwiegend von anderen Ciliaten ernährt. Das abgebildete Exemplar fanden wir in einem Wiesenboden in Japan. **104:** *Nivaliella plana* ist mit 10-20 µm Größe eines der kleinsten Wimpertiere, das wir kennen. Der daneben in vergleichbarem Maßstab abgebildete riesige *Bresslauides* gehört zur gleichen Gruppe, was die enorme Vielfalt der colpodiden Ciliaten eindrucksvoll demonstriert. *Nivaliella plana*, die wir in den achtziger Jahren im Großglocknergebiet entdeckten, frißt ausschließlich Pilze (vgl. Kap. 6.2.2) und ist, wie spätere Untersuchungen zeigten, weltweit verbreitet. **105:** *Notoxoma parabryophryides* entdeckten wir in Kenya in der Nähe der eindrucksvollen Mzima Quellen. Es ist ein 60 µm großes, recht schlankes colpodides Ciliat, das am Vorderende einen fast kreisförmigen Mund hat, dessen rechte Wand ein kräftiges, halbkreisförmiges Wimpernfeld trägt, während an der linken Wand nur ein winziges adorales Organell (dicker Pfeil) ist, das entwicklungsgeschichtlich aber die gleiche Herkunft wie die große Organellenzone von *Bryometopus* hat (vg. Abb. 102)! *Notoxoma parabryophryides* frißt ausschließlich Bakterien und ist recht selten. Die spiraligen Wimpernreihen treten nach Färbung mit Protargolsilber sehr deutlich hervor und man erkennt sogar, daß jeweils zwei Wimpern ein Paar bilden (dünne Pfeile). Der dunkel imprägnierte Zell(Groß)kern liegt in der hinteren Körperhälfte.



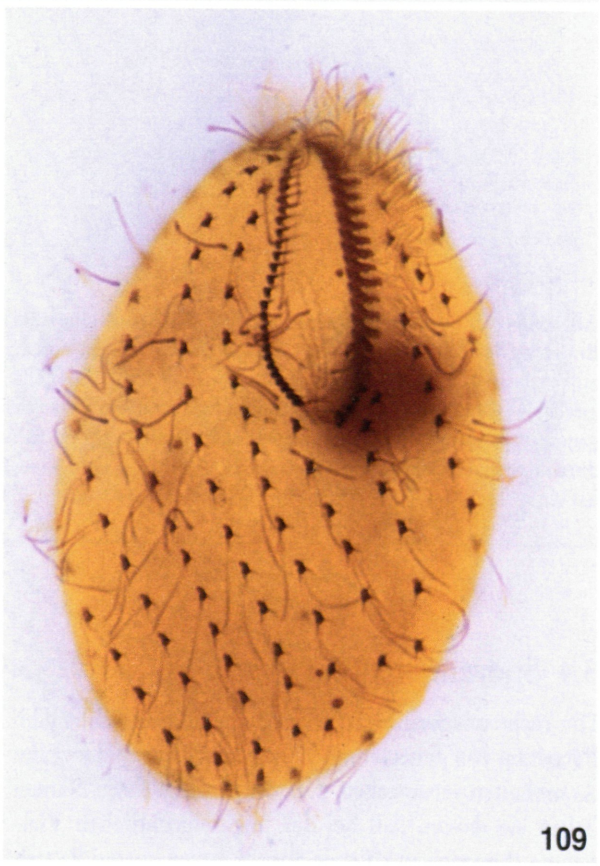


Abb. 106-109: Versilberte colpodide Bodenciliaten im Lichtmikroskop. Durch Versilberung können die Mundstrukturen und die Wimpern bzw. ihre Basalkörper besonders deutlich dargestellt werden. Alle hier abgebildeten Arten haben paarige Wimpern und ernähren sich von Bakterien, weshalb die großen Unterschiede in den Mundstrukturen wohl andere, bisher unbekannte Ursachen haben. **106:** *Colpoda cucullus* ist ein häufiges, 70 µm großes Wimpertier mit einer tiefen, zum Mund führenden Rinne. **107:** Die sonderbare *Cosmocolpoda naschbergeri* ist in den Abbildungen 110-113 erklärt. **108:** Die 100 µm große *Colpoda cavicola* hat einen relativ kleinen Mund in der vorderen Körperhälfte und lebt nur in Baumhöhlen. Die dunkle runde Struktur ist der Zell(Groß)kern. **109:** *Bryometopus balantidioides* entdeckten wir in der Halbwüste im Zentrum Australiens. Das 60 µm große Ciliat hat in der vorderen Hälfte einen relativ großen Mund mit vielen adoralen Organellen an der linken und einer fast geraden undulierenden Membran an der rechten Seite.

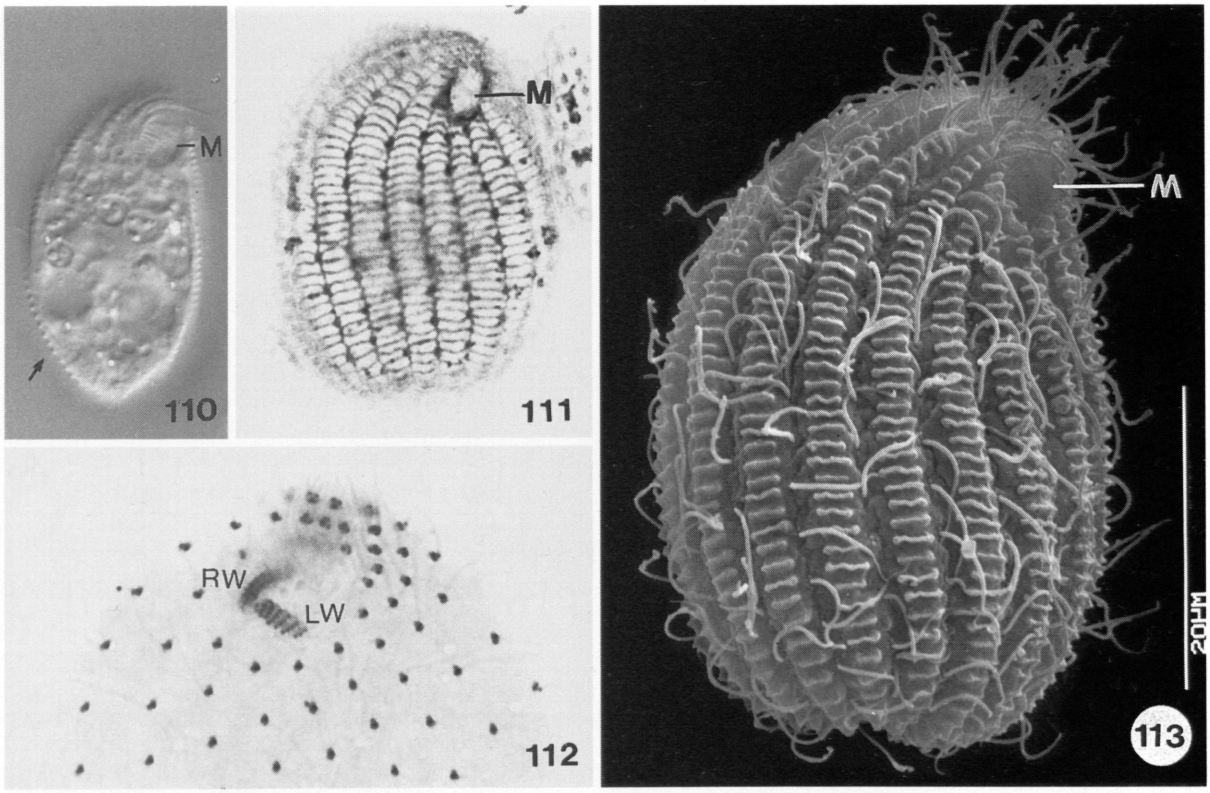


Abb. 110-113: *Cosmocolpoda naschbergeri* ist ein außergewöhnliches colpodides Wimpertier, das wir in einem stark versalzten Boden an der Karibikküste von Costa Rica entdeckten. Von den 180 bekannten colpodiden Ciliaten ist es das einzige, das eine derart regelmäßige und starke Ornamentierung der Zellhülle (Pellicula) besitzt. Die queren Pelliculaleisten bilden beim lebenden Tier zierliche Kerben (Abb. 110, Pfeil) und sind natürlich im Rasterelektronenmikroskop besonders auffallend (Abb. 113). Die übrige Organisation ähnelt sehr der einer gewöhnlichen *Colpoda* (vgl. Abb. 98, 99): die Wimpernreihen verlaufen leicht spiralig und werden durch horizontale Silberlinien verbunden (Abb. 111); der kleine, trichterförmige Mund (M) befindet sich nahe dem Vorderende und hat ein rechtes und linkes Wimpernfeld (Abb. 107, 112, RW, LW).

5.4 Sporentiere (Sporozoen)

Die recht unscheinbaren Sporozoen sind ausschließlich Parasiten, von denen einige sehr gefährliche, epidemische Krankheiten verursachen, z. B. die Malaria. Ihren Namen haben sie davon, daß bei der ungeschlechtlichen Vielteilung (Sporogonie) die als Sporen bezeichneten Zysten entstehen, die der Übertragung auf einen anderen Wirt dienen (Abb. 6). Nur während der sexuellen Fortpflanzung treten begeißelte Schwärmer (Mikrogameten) auf.

Sporozoen findet man also nie freilebend im Boden. Jedoch sind viele größere Bodentiere (z. B. Insektenlarven, Regenwürmer) damit infiziert. Bei bodenlebenden (terricolen) Einzellern waren Sporozoeninfektionen bis vor kurzem unbekannt. Wir hatten das Glück, zwei derartige Fälle zu finden, die im Kapitel 6.3.3 beschrieben werden. Andere Forscher konnten zeigen, daß die Infektionsrate bei Einwirkung bestimmter Luftschadstoffe steigt (Kap. 7.5).

Die Sporozoen haben oft eine sehr komplizierte Entwicklung mit Wirtswechsel. Beispiele dafür finden sich im Beitrag von ASPÖCK in diesem Katalog. Es kann heute als gesichert gelten, daß praktisch jede Vielzellerart Träger von mindestens einer wirtspezifischen Sporozoenart ist. Wenn man also einen Vielzeller ausrottet, dann erlischt damit auch ein Einzeller!

6 Ökologie der Bodenprotozoen

6.1 Die Bedeutung der Protozoen im Boden

Die meisten Bodenorganismen leben verborgen im unendlichen Labyrinth der Bodenteilchen. Daher und weil viele sehr klein (0,001-2 mm) sind, sieht man sie trotz ihrer ungeheuren Anzahl nicht, wenn man eine Hand voll Erde mit bloßem Auge untersucht. Erst die Lupe und das Mikroskop oder besondere Extraktionsverfahren enthüllen das Gewimmel zwischen den unbelebten Bodenteilchen. Unter 1 m^2 Boden leben 100 Milliarden Bakterien und Pilze, eine Milliarde Einzeller (Protozoen), 100.000-500.000 Milben und Springschwänze und 10.000-20.000 größere Bodentiere, wie Regenwürmer, Käferlarven und Hundertfüßer (Tab. 1).

Die Bodenlebewesen bauen abgestorbene Pflanzen und Tiere ab. Dadurch werden Nährstoffe verfügbar und der Stoffkreislauf geschlossen. Dieses „Recycling" im Boden ist eine der Grundlagen für das Leben auf der Erde, da ohne Zersetzung bald alle Nährstoffe in toten Organismen gebunden wären. Es ist daher unzureichend, die Qualität eines Bodens nur nach chemischen und physikalischen Eigenschaften (z. B. Nährstoff-, Humus- und Tongehalt) zu beurteilen.

90 % der Abbauarbeit besorgt die Mikroflora (Bakterien und Pilze), nur 10% entfallen auf die Bodentiere (Abb. 117). Dennoch sind sie wichtig, und zwar als Regulatoren des Abbaus. Freilandversuche, bei denen bestimmte Tiergruppen ausgeschaltet wurden, ergaben, daß ein mengenmäßiger Abbaurückstand von 11-13 % und eine zeitliche Verzögerung von 2 bis 8 Monaten eintritt, wenn größere Tiere (> 2 mm; Makrofauna) fehlen (BECK 1989). Sind überdies kleinere Tiere (0,2-2 mm; Mesofauna) aus-

Tiergruppen	Laubwald[1]		Nadelwald[2]	
	Ind./m^2	kg/ha	Ind./m^2	kg/ha
Nacktamöben (Rhizopoda)	(3.500,000.000)[3]	(57)	?	?
Schalenamöben (Testacea)	84,000.000	20	400,000.000	68
Geißeltierchen (Flagellata)	(2.700,000.000)[3]	(7)	?	?
Wimpertierchen (Ciliophora)	?	?	1,600.000	1,6
Fadenwürmer (Nematoda)	11,100.000	53	1,300.000	6
Mikrofauna	etwa 1 Milliarde	90	etwa 1 Milliarde	80
Milben (Acari)	102.000	14	340.000	16
Springschwänze (Collembola)	53.000	7	96.000	4
Mesofauna	155.000	21	436.000	20
Enchyträen (Enchytraeidae)	7.000	7	15.000	21
Regenwürmer (Lumbricidae)	120	160	20	7
Spinnentiere (Arachnida)	140	0,6	90	0,3
Asseln (Isopoda)	440	1,5	0	0
Doppelfüßer (Diplopoda)	90	7,3	30	0,2
Hundertfüßer (Chilopoda)	300	10	110	3,7
Käfer (Coleoptera)	50	2,6	110	7,6
Larven (Käfer, Zweigflügler)	660	20	1.500	19
weitere Gliederfüßer	530	<1	1.100	<1
Makrofauna	9.330	210	17.960	60

Tabelle 1: Mittlere Siedlungsdichten (Individuen/m^2) und Biomassen (kg Frischgewicht/ha) der Bodentiere in Laubwäldern mit Mullhumus und Nadelwäldern mit Rohhumus (aus MEYER et al. 1989).

lich abgeflacht und nur auf einer Seite stärker bewimpert, so daß sie im Wasserfilm gleiten können (Abb. 77, 82, 96, 97, 118a, g, l). Die meisten Bodenciliaten sind vagil, die im limnischen Lebensraum so verbreiteten sessilen Suktorien und Peritrichen fehlen fast ganz. Einige Arten haben aber den Sprung vom Wasser in den Boden geschafft, z. B. die ein einem zierlichen Gehäuse lebende *Loricophrya*, die am Vorderende Tentakel hat, mit denen sie ihre Beute fängt und aussaugt (Abb. 85, 86). Die Fähigkeit zur Ortsbewegung ist notwendig, da sich die Nahrung in den engen Bodenporen schnell erschöpft.

Auch die im Boden lebenden beschalten Amöben (Testaceen) sind im Durchschnitt kleiner als ihre im Wasser lebenden Verwandten. Im Gegensatz zu den Ciliaten zeigen die bodenbewohnenden (terricolen) Testaceen aber keine Tendenz zur Verschmälerung und/oder Verlängerung, sondern haben kugelförmige Lebensformtypen entwickelt, vermutlich ein physikalischer Zwang des festen Gehäuses. Was ist der adaptive Vorteil eines kugelförmigen Gehäuses? Das hängt wieder mit dem für die Bodenprotozoen so wichtigen Wasser zusammen. Die Kugel hat von allen Körpern gleichen Volumens die kleinste Oberfläche, bietet also den besten Schutz gegen Verdunstung und Austrocknung. Um die Gefahr der Austrocknung des empfindlichen, im Gehäuse lebenden Plasmakörpers noch weiter zu vermindern, haben viele terricole Testaceen auch die Gehäuseöffnung (Pseudostom), durch die die zur Bewegung und Nahrungsaufnahme notwendigen Scheinfüßchen (Pseudopodien) herausgestreckt werden, verkleinert (Plagiostomie) und/oder umwallt (Cryptostomie). Auf diese Weise sind sogenannte Adaptationsreihen entstanden, die den zunehmenden Wassermangel vom Moos bis zum Boden eindrucksvoll widerspiegeln (Abb. 119-121). Auch Gehäuseanhänge (Stacheln), die im Aufwuchs (Wasser) zur Verankerung dienen, werden im Boden, wo die Gefahr einer passiven Verfrachtung geringer ist, häufig verkleinert oder verschwinden (Abb. 122-124).

Die meisten terricolen Nacktamöben sind ebenfalls kleiner als ihre limnischen Verwandten oder haben eine zähe Haut (Pellicula), die das empfindliche Plasma vor Austrocknung schützt. *Thekamoeba* kann in dieser Trockenstarre (Anabiose) angeblich wasserfreie Perioden unbeschadet überdauern (Abb. 13). Ob auch die bodenbewohnenden Geißeltiere (Flagellaten) spezielle morphologische Anpassungen haben, ist unbekannt. Sie sind von Natur aus meist sehr klein (5-10 µm), was sie für ein Leben im Boden gewissermaßen prädestiniert.

Abb. 118a-m: Bodenciliaten sind entweder sehr klein oder wurmförmig, damit sie die engen und vergleichsweise lange mit Wasser gefüllten Bodenporen optimal nutzen können. a: *Pseudoplatyophrya nana*, ein etwa 20 µm langes, colpodides Wimpertier ernährt sich nur von Pilzen (vgl. Abb. 125 und Kap. 6.2.2). **b:** *Grossglockneria acuta*, die wir im Großglockner-Gebiet entdeckten, ist ein etwa 50 µm langes, colpodides Wimpertier, das sich ebenfalls nur von Pilzen ernährt (vgl. Abb.1, 126, 127 und Kap. 6.2.2). **c:** Das etwa 130 µm lange *Protospathidium bonneti* ist ein räuberisches, kinetofragminophores Wimpertier. **d:** *Metopus hasei* ist ein 90 µm langes, spirotriches Wimpertier, das Sauerstoffmangel im Boden anzeigt. **e:** *Engelmanniella mobilis* ist ein 220 µm langes, hypotriches Wimpertier, das Bakterien frißt. **f:** *Woodruffia australis*, die wir in versalzten Böden Australiens entdeckten, ist ein 90 µm, langes, colpodides Wimpertier mit einer auffallenden bumerangförmigen Gestalt. **g:** *Microdiaphanosoma arcuata* ist ein sehr kleines (20 µm), colpodides Wimpertier, das sich von Bakterien ernährt. **h:** *Circinella arenicola* ist ein bis 600 µm langes, hypotriches Wimpertier, das wir in den Coral Pink Sanddünen von Utah (USA) entdeckten. Es ernährt sich von Bakterien und ist mit seinem wurmförmigen Körper hervorragend an das Leben im Sandlückensystem angepaßt (vgl. Abb. 7, 8). **i:** Die 40 µm große *Colpoda steinii* ist ein colpodides Wimpertier und eines der häufigsten Bodenciliaten überhaupt (vgl. Abb. 99). **j:** *Phialina binucleata* ist ein etwa 100 µm langes, kinetofragminophores Wimpertier, das wir auf der Haitzing-Alm bei Bad Hofgastein entdeckten. Es schwimmt pfeilschnell zwischen den Bodenteilchen, wo es Jagd auf andere Ciliaten macht. **k:** *Pseudocyrtolophosis alpestris* ist ein sehr kleines (25 µm), colpodides Wimpertier, das wir im Großglockner-Gebiet entdeckten. Es frißt Bakterien und ist auch in antarktischen Böden recht häufig. **l:** Das ebenfalls nur 20 µm große *Stammeridium kahli* ist ein microthoracides Wimpertier, das nur spärlich bewimpert ist (vgl. Abb. 77-80, 82). **m:** *Enchelyodon terrenus* ist ein 250 µm großes, kinetofragminophores Wimpertier, das wir in einem Wiesenboden im Seewinkel (Burgenland) entdeckten. Es ernährt sich von anderen Ciliaten und ist für ein Bodenciliat ungewöhnlich groß.

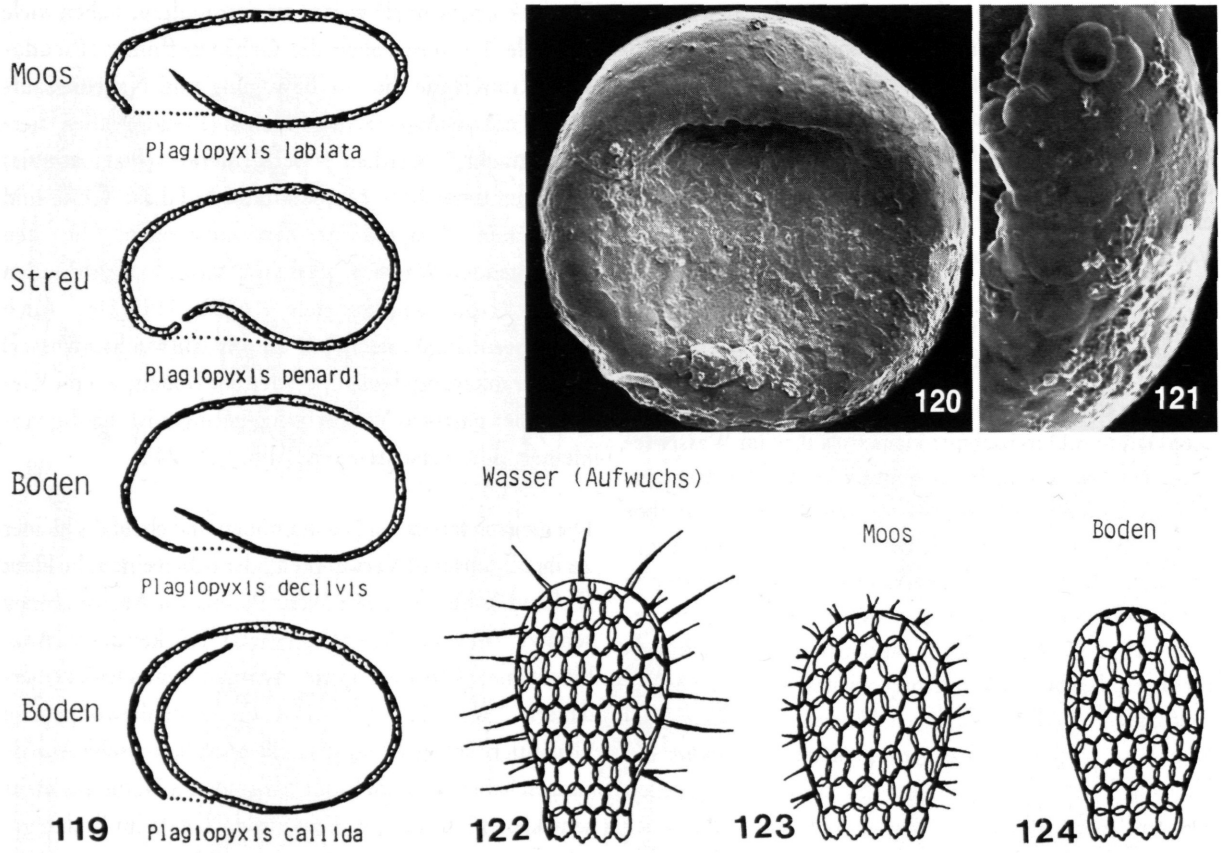


Abb. 119-124: Evolutionäre und adaptive Trends bei den Schalenamöben (Testaceen) des Bodens. 119-121: In der Gattung *Plagiopyxis* nimmt die Engmündigkeit (Cryptostomie) in der Biotopreihe Moos – Boden deutlich zu. Bei *P. declivis* (Abb. 120, 121) überragt der frontale Schalenteil die Ventralfläche, während sich bei *P. callida* die Ventralseite halbkreisförmig verlängert (Abb. 119). *Plagiopyxis* baut die Schale aus anorganischen Bodenteilchen, manchmal werden, wohl zufällig, auch die runden Schalenplättchen anderer Testaceen eingebaut (Abb. 121). **122-124:** Die Stacheln von *Euglypha* dienen im Aufwuchs von Seen zur Verankerung, im Boden, wo die Gefahr der Verdriftung gering ist, werden sie reduziert.

6.2.2 Schmackhafte Pilze werden nicht verschmäht

Bei einem Waldspaziergang nach einem warmen Sommer- oder Herbstregen fallen uns nicht nur die vielen Pilze („Schwammerln") auf, sondern auch der frische, erdige Geruch. Er wird ebenfalls von Pilzen und pilzähnlichen Organismen, den Aktinomyzeten, hervorgerufen. Die meisten dieser Pilze sind aber so klein, daß wir sie mit bloßem Auge nicht sehen können. Ihre weitverzweigten Lager (Hyphen) spinnen ein feines Netz zwischen den Bodenteilchen, das aneinandergereiht in einem Gramm fruchtbaren Boden eine Länge von 100 m erreicht!

Dieses reiche, aber oft einseitige und schwierig zugängliche Nahrungsangebot wird nicht nur vom Menschen, sondern auch von vielen Bodentieren und den Protozoen genutzt. Viele Wimpertiere und Wechseltiere fressen die Pilze als Ganzes und verdauen sie in den Nahrungsvakuolen (Abb. 13). Andere hingegen sind obligatorische Pilzfresser geworden und haben ihren Mund zu einer winzigen Freßröhre umgebildet, mit der sie Pilzhypen, Pilzsporen und Hefezellen enzymatisch „anbohren" und ausfressen (Abb. 125-127).

Als wir im Jahre 1980 die pilzfressenden (mycophagen) Ciliaten entdeckten, stießen wir auf Unglauben, da andere Forscher diese so weit verbreiteten Bodenciliaten nicht gefunden hatten. Mittlerweile gehört unsere Entdeckung aber zum gesicherten bodenbiologischen Wissen und es stellte sich heraus, daß man früher diese recht kleinen Ar-

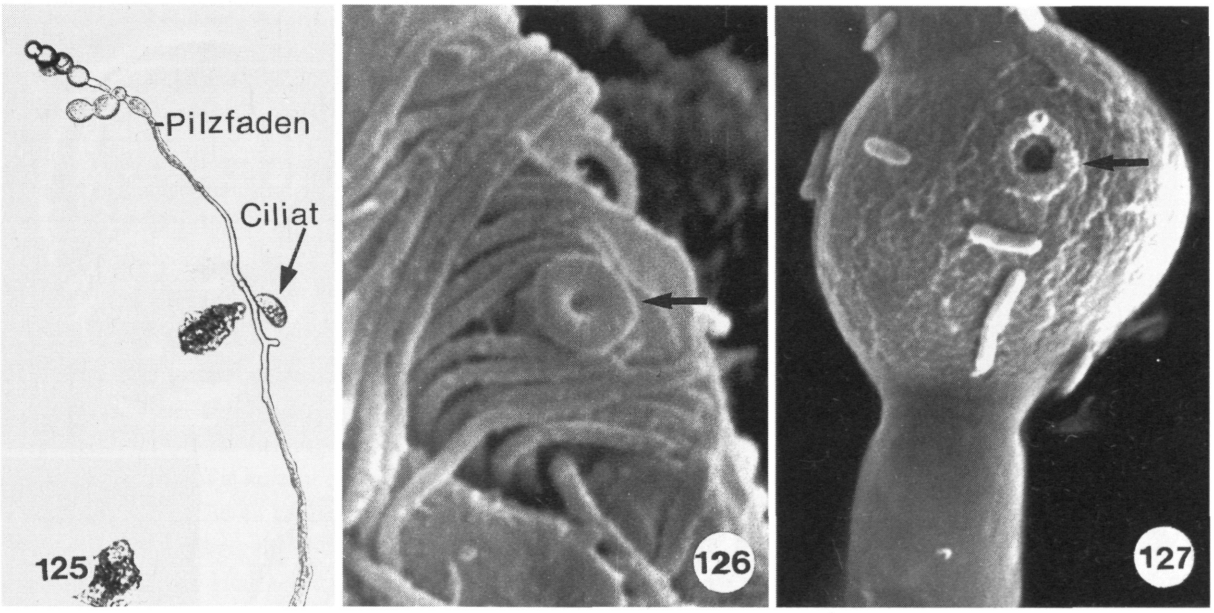


Abb. 125-127: ***Pseudoplatyophrya nana*** **(Abb. 125, Pfeil; vgl. Abb. 118a) und** ***Grossglockneria acuta*** **(Abb. 126, 127; vgl. Abb. 118 b) ernähren sich ausschließlich von Bodenpilzen.** Im Rasterelektronenmikroskop erkennt man den zu einer winzigen (2 µm) Röhre umgebildeten Mund (Abb. 126, Pfeil). Diese Röhre stanzt enzymatisch kreisrunde Löcher in die Pilzfäden, deren Plasma so von den Ciliaten aufgenommen werden kann (Abb. 125, 127); die leere Hülle des Pilzes wird nicht gefressen und später von Bakterien abgebaut.

ten mit anderen verwechselt hatte. Solche Irrtümer werden in Zukunft leider nicht weniger sondern mehr werden, da das Determinieren (Bestimmen) von Pflanzen und Tieren, besonders jenen, die nicht „umweltrelevant" sind, in den Schulen und Universitäten immer weniger gelehrt wird.

Diese obligaten Mycophagen, die eines der schönsten Beispiele dafür sind, wie der Lebensraum und sein Nahrungsangebot die morphologische Evolution steuern, fressen auch Pflanzenparasiten (z. B. *Ustilago maydis*, den Erreger des Maisbrandes), was nahe legt, sie zur Bekämpfung von Pilzkrankheiten einzusetzen.

Aber nicht nur bei den Wimpertieren gibt es obligate Pilzfresser. Vor kurzem hat man auch ein derartiges Geißeltier entdeckt (HEKMANN et al. 1992) und von manchen Nacktamöben weiß man schon länger, daß sie gerne Pilze fressen und ähnlich wie die Ciliaten Löcher in ihre Zellwand „bohren" (OLD & CHAKRABORTY 1986). Die Flagellaten und Amöben haben dazu aber anscheinend keine Freßröhre wie die Ciliaten. Versuche unter Laboratoriumsbedingungen zeigten, daß die mycophagen Amöben pathogene Bodenpilze zwar nicht vernichten, aber doch deutlich dezimieren können.

6.2.3 Die Überlebensstrategie: rasche Vermehrung und Dauerstadien

Die meisten Böden sind hinsichtlich des für die Protozoen wichtigsten abiotischen Faktors, des Wassers, ebenso astatisch (unbeständig) wie die Kleingewässer. Tatsächlich kann man jede der Bodenporen als winziges, zeitweise austrocknendes Kleingewässer betrachten. Organismen, die hier siedeln und überleben wollen, müssen vor allem eine kurze Generationszeit und die Fähigkeit haben, wasserlose Perioden unbeschadet zu überbrücken. Die meisten Einzeller erfüllen beide Bedingungen in geradezu idealer Weise: ihre Generationszeit ist meist kürzer als zehn Stunden und ungünstige äußere Bedingungen können in Zysten überbrückt werden. Bei der Bildung dieser Schutz- und/oder Ruhezysten kugelt sich die Zelle ab und umgibt sich mit einer dicken, mehrschichtigen Hülle, die gegen verschiedene chemische und physikalische Noxen sehr widerstandsfähig ist (Abb. 128-137). Die Zysten ertragen nicht nur die Austrocknung des Biotops, sondern beispielweise Temperaturen von 180° C und -150° C. Manche der

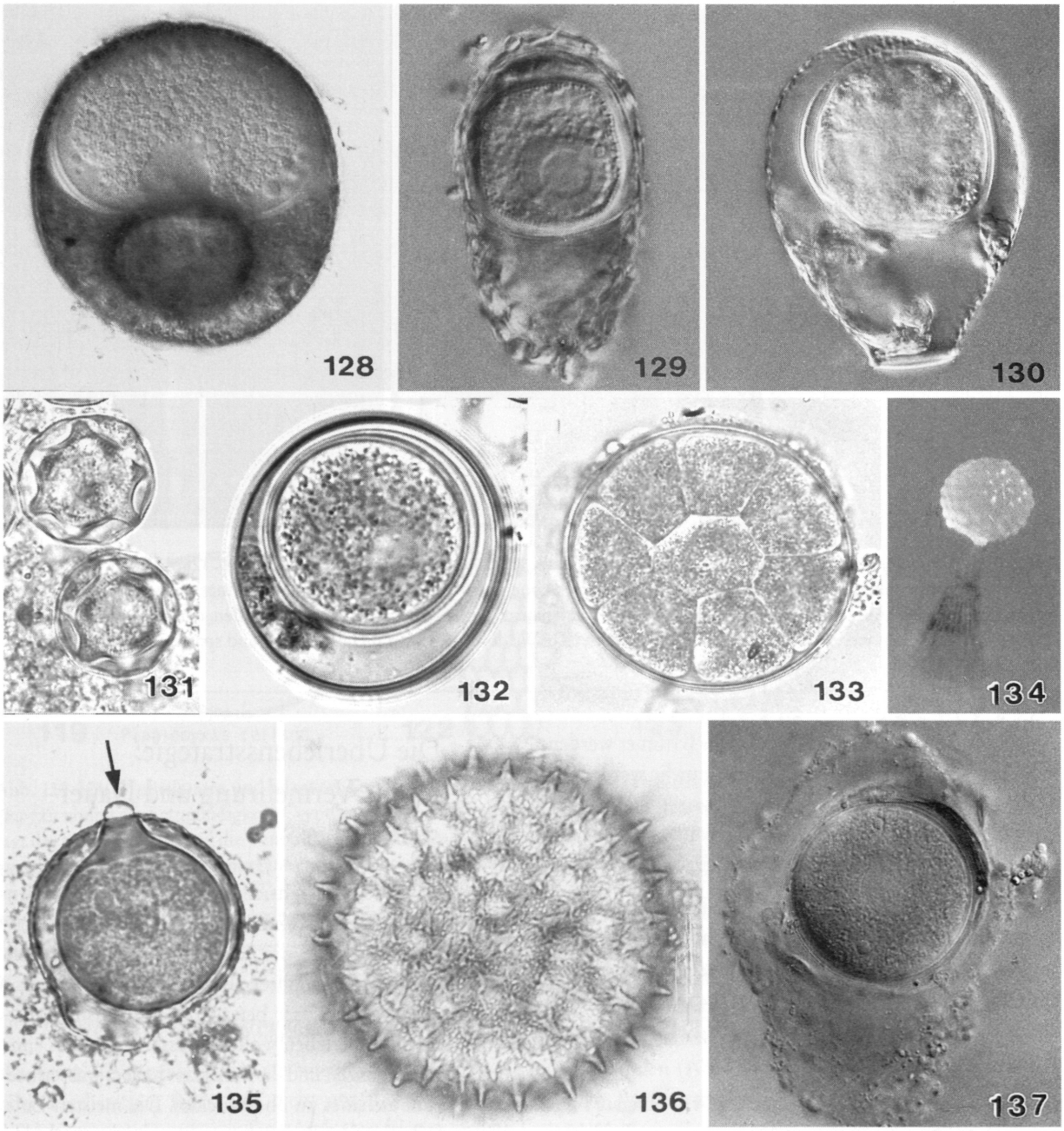


Abb. 128-137: Zysten von Schalenamöben (Abb. 128-130), Nacktamöben (Abb. 131) und Wimpertieren (Abb. 132-137). Bei der Zystenbildung (Enzystierung) kugelt sich die Zelle ab und sezerniert eine dicke Wand, die gegen ungünstige Einflüsse (Wassermangel, Hitze, Chemikalien ...) schützt. Bei günstigen Bedingungen wird die Zyste verlassen (Exzystierung), wozu manchmal eine besondere Schlupföffnung vorgebildet ist (Abb. 135). **128:** In Bildung befindliche Zyste von *Centropyxis sphagnicola*. **129, 130:** In der Schale verbliebene Ruhezysten von *Centropyxis elongata* und *Nebela tincta*. **131:** Sternförmige Ruhezysten von *Acanthamoeba*. **132:** Die Ruhezyste von *Colpoda cucullus* hat eine mehrschichtige Wand. **133:** Vermehrungs-Ruhezyste von *Hausmanniella discoidea* mit acht Tochterzellen. **134:** *Sorogena stoianovitchae,* ein colpodides Wimpertier, lebt vorwiegend auf Blättern. Bei der Enzystierung kriechen viele Individuen zusammen und bilden ein kugeliges Aggregat, das sich mit einem Stiel über den Wasserfilm erhebt, damit die Zysten vom Wind verbreitet werden können. **135:** Die Zyste von *Fuscheria terricola* hat eine Schlupföffnung (Pfeil). **136:** *Enchelydium polynucleatum* bildet eine bestachelte Ruhezyste. **137:** Die Ruhezyste von *Kahliella simplex* hat eine umfangreiche Schleimhülle.

im Boden lebenden Ciliaten schlüpfen überhaupt nur aus Zysten, die zuvor angetrocknet waren; andere enzystieren sich nach wenigen Generationen, auch wenn noch genügend Wasser vorhanden ist. In den Zysten leben die Protozoen auf Sparflamme, gewissermaßen in einer Art Scheintod. Sie können darin jahrzehntelang verharren, um bei günstigen Bedingungen wieder aktiv zu werden. Wie die Protozoen in Erfahrung bringen, ob günstige Bedingungen vorhanden sind, weiß man noch nicht genau.

Daß in der Natur nichts ungenutzt bleibt, demonstriert *Colpoda cucullus*, ein ungemein häufiges und weltweit verbreitetes Ciliat, das sich regelmäßig in Heuaufgüssen findet (Abb. 106). Wie kommt es ins Heu und warum ist es dort so häufig? Diesen Fragen ist das Forscherehepaar MÜLLER (1970) nachgegangen. Sie stellten fest, daß *C. cucullus* nicht nur im Heu, sondern auch auf den frischen, grünen Pflanzen vorkommt. Genauere Untersuchungen zeigten dann, daß die Zellen während der Nacht (und/oder bei Regen) in den Tautropfen aus den Zysten schlüpfen, die sich im Tau entwickelnden Bakterien fressen und sich kurz vor der Verdunstung des Tropfens teilen und wieder enzystieren.

Kurze Generationszeit, große Toleranz gegenüber Milieuveränderungen, geringe Konkurrenzfähigkeit und eher kleine Körperdimensionen kennzeichnen viele der im Boden vorkommenden Ein- und Vielzeller. Diese Eigenschaften umschreibt man mit dem Begriff „r-selektionierte Überlebensstrategie" („r" für „reproduction"). Besonders wichtig ist die rasche Reproduktion, da nur so die kurze Zeitspanne, in der die Bodenporen genügend Wasser führen, optimal genutzt werden kann. Auch dazu haben viele Bodenprotozoen eine ideale Lösung gefunden, nämlich Teilungszysten, in denen nicht wie üblich eine Zweiteilung, sondern eine Mehrfachteilung erfolgt (Abb. 133). Dadurch wird rasch eine hohe Populationsdichte erreicht, so daß die oft nur kurzfristig in ausreichender Menge zur Verfügung stehende Nahrung optimal genutzt werden kann.

Böden sind in vieler Hinsicht Extrembiotope, z. B. trocknen sie aperiodisch aus oder leiden, bei längerer Überstauung, unter Luftmangel. Das Ausmaß der Abweichung vom gemäßigten „Normalzustand" kann man sehr gut mit dem Verhältnis von colpodiden zu polyhymenophoren Ciliaten, dem sogenannten C/P-Quotienten bestimmen. Colpodide Ciliaten (Abb. 98-116, 118a, b , f, g, i, k) sind mehr

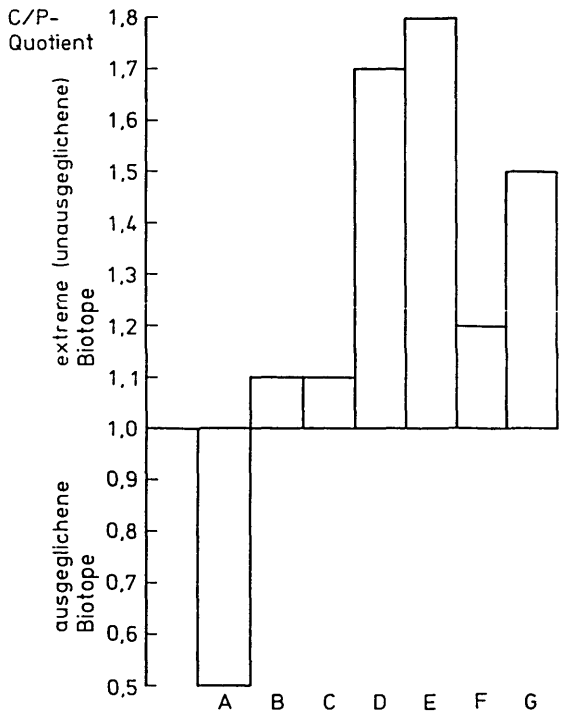


Abb. 137a: Das Verhältnis colpodider/polyhymenophorer Ciliaten-Arten (C/P-Quotient) ist ein empfindlicher Indikator für die „Extremität" eines Biotops und menschliche Einflüsse. In den Extrembiotopen kommen relativ mehr der r-selektionierten colpodiden Ciliaten vor, während in den ausgeglichenen Normalbiotopen polyhymenophore (besonders hypotriche) Ciliaten dominieren. A = Auwaldboden bei der Donau in Niederösterreich, B = biologisch bewirtschaftete Fettwiese in Salzburg, C = drei alpine Weiden (Almen) an der Waldgrenze in Gastein (Salzburg), D = sieben wüstenhafte, versalzte Böden in Tunesien, E = sieben Böden in der Antarktis, F = Fichtenwald in Oberösterreich (Kontrolle), G = Fichtenwald in Oberösterreich (gedüngt). Aus FOISSNER (1993b).

r-selektioniert als polyhymenophore Ciliaten (Abb. 94-97, 118d, e, h), die eher k-selektioniert sind, also vorhersagbare Lebensräume bevorzugen, sich langsamer vermehren und Milieuveränderungen weniger tolerieren. Je unvorhersehbarer (extremer) die Milieufaktoren in einem Boden sind, desto mehr dominieren die colpodiden Ciliaten. Daher beträgt der C/P-Quotient im Boden eines Auwaldes 0,5, in einer Fettwiese 1,1 und in den wüstenhaften Böden der Antarktis und von Tunesien 1,8 (Abb. 137a). Dieser Quotient ist auch ein empfindlicher Indikator für anthropogen verursachte Biotopveränderungen (Abb. 137a; Versuchsflächen F, G).

6.3 Der Kampf ums Dasein – Interaktionen

Die fast unvorstellbare Fülle der Bodenlebewesen bildet eine komplizierte Lebensgemeinschaft, deren Erforschung außerordentlich schwierig ist. Was wir heute davon verstehen, sind allenfalls die Grundzüge. Ständig werden neue Interaktionen entdeckt, die das komplexe Nebeneinander und den harten Überlebenskampf im Boden dokumentieren. Einige interessante Beispiele, die wir entdeckt haben, werden im folgenden kurz vorgestellt. Wir werden dabei wieder auf die Pilze stoßen, die nicht nur Nahrung, sondern auch gefährliche Parasiten für Einzeller sind. Allerdings sind Infektionen und Parasiten bei Einzellern recht selten. Offenbar haben sie während ihrer viele hundert Millionen Jahre dauernden Evolution sehr effektive Abwehrmechanismen entwickelt, deren pharmazeutisches Potential bisher kaum erforscht ist.

6.3.1 Warum vermehren sich die Bodenprotozoen nicht ins Uferlose? – die Stasistheorie

Es wurde weiter vorne schon erwähnt, daß sich Protozoen bei günstigen Bedingungen mindestens einmal pro Tag teilen: das heißt, aus einer Zelle werden zwei. Wenn sich diese am nächsten Tag wieder teilen, sind es schon vier. Nach einem Monat sind aus der einen Zelle bereits 100.000.000 geworden; und nach zwei Monaten sind es 100.000.000.000.000.000! Nach einem Jahr wäre die ganze Erde von einem mehrere cm dicken Protozoenteppich bedeckt.

Daß Protozoen und andere potentiell unsterbliche Einzeller (z. B. Bakterien und Pilze) sich nicht unbeschränkt vermehren und die Erde überwuchern, dafür sorgen mehrere Mechanismen, deren Wechselspiel zu einem Gleichgewicht führt, das man meist erst dann bemerkt, wenn es gestört ist, das heißt ein „Schädling" sich so stark vermehren kann, daß er die Ernte vernichtet. Zuerst einmal wird die Vermehrung dadurch gebremst, daß die biotischen und abiotischen Bedingungen (z. B. Nahrung, Temperatur) meist nur kurze Zeit so optimal sind, daß genügend Energie für die Reproduktion gesammelt und in Form von Fett, Zucker oder Stärke bevorratet werden kann. Die meiste Zeit reicht die mit der Nahrung aufgenommene Energie gerade zum Überleben. Zweitens wird die Überschußproduktion von anderen, meist größeren Tieren gefressen. Diese „finanzieren" damit ihre eigene Vermehrung. Diese beiden Regulationsmechanismen bilden die Basis für ein ziemlich labiles Gleichgewicht, das durch einen dritten Mechanismus reguliert wird, den man mit den etwas unscharfen Begriffen „Konkurrenz" und „Stasis" umschreibt. Im wesentlichen versteht man darunter Faktoren, die eine Vermehrung auch dann verhindern, wenn ausreichend Nahrung und keine Räuber vorhanden sind. Einige Beispiele mögen dies veranschaulichen. Viele Pilze produzieren und geben Substanzen an die Umgebung ab, die das

Tabelle 2: Anzahl der aktiven Ciliaten (per g Trockenmasse des Bodens) in verschiedenen Böden (aus FOISSNER 1994a).

Biotop	frischer Boden	getrockneter, wiederbefeuchteter Boden
Acker	1	379
Wiese	3	520
Nadelstreu	468	17390
Laubstreu	3326	104340
Nadelstreu O_L 0-1 cm	350	nicht untersucht
O_L 1-3 cm	109	nicht untersucht
O_F 3-9 cm	14	nicht untersucht

Wachstum von Bakterien hemmen oder sie sogar abtöten; das bekannteste Beispiel ist das Penicillin. Das einzellige, im Meer lebende Geißeltier *Gonyaulax* produziert einen für den Menschen und viele Tiere extrem giftigen Stoff, der zum Beispiel von den Miesmuscheln akkummuliert wird, wodurch sie sehr giftig und für die Feinschmecker ungenießbar werden. Aber nicht nur im Mikroreich spielen solche Mechanismen eine wichtige Rolle. Auch beim Konkurrenzkampf zwischen höheren Pflanzen bzw. zwischen höheren Pflanzen und Mikroorganismen führen sie zu erstaunlichen Erscheinungen. Das Heidekraut (*Calluna vulgaris)* produziert in seinen Wurzeln und Blättern Substanzen, die Mykorrhiza-Pilze schädigen. Da alle Bäume im normalen Vorkommensbereich des Heidekrauts auf solche Mykorrhizen angewiesen sind, werden gleichzeitig (um Licht und Nährstoffe) konkurrierende Bäume geschädigt. Entfernt man die Heide, so wachsen die Bäume bedeutend rascher und gesünder heran (REMMERT 1992).

Wir konnten zeigen, daß solche Hemmstoffe auch bei vielen Bodenprotozoen eine wichtige Rolle spielen. Untersucht man die Vertikalverteilung besonders der Ciliaten in einem Bodenprofil, so zeigt sich, daß aktive Wimpertiere fast nur ganz oben in der frischen Streu vorkommen. Weiter unten, in der bakterien- und pilzreichen Fermentationsschicht (= eigentliche Zersetzungszone, 3-9 cm) sinkt die Anzahl der Ciliaten fast übergangslos auf Null (Tab. 2). Diese Erscheinung haben wir „Ciliatostasis" genannt. Offensichtlich reichern sich in der biologisch sehr aktiven Fermentationsschicht und in älteren Böden von Bakterien und Pilzen produzierte Hemmstoffe an, die die Exzystierung und Reproduktion der Ciliaten behindern. Diese Hemmung kann durch bestimmte Kunstgriffe mehr oder weniger weitgehend beseitigt werden, zum Beispiel indem man den Boden trocknet. Nach Wiederbefeuchtung kommt es, zumindest im Labor, zu einem explosionsartigen Auftreten und zu einer starken Vermehrung der Ciliaten, da viele jahrelang in den Ruhezysten schlummernde Zellen aktiv werden (siehe die ersten vier Biotope in Tabelle 2). Auf diesem Effekt basiert die im Kapitel 4 beschriebene Sammelmethode für Bodenprotozoen.

6.3.2 Räuber-Beute-Beziehungen oder: wie baut man billig ein Haus?

Die Methode von *Nebela vas,* einer in Moosen und Böden lebenden Schalenamöbe (Testacea), wird – obwohl billig und gut – nicht zur allgemeinen Nachahmung empfohlen. Gehäuse sind bei pflanzlichen und besonders tierischen Protisten weit verbreitet. Den größten Formenreichtum haben dabei die „primitivsten" Einzeller, die Amöben, entfaltet. Erinnert sei an die wunderschönen Radiolarien und Foraminiferen, die freilich nur im Meer vorkommen. Das Gehäuse, oft auch Lorica genannt, wird auf verschiedene Weise hergestellt:

* Die Zelle baut es selbst aus organischem (z. B. Chitin) oder anorganischem (z. B. Kieselsäure) Material, entweder in einem Stück oder aus vorgefertigten, gleichgeformten („genormten") Einzelteilen (Idiosomen);
* Die Zelle baut das Gehäuse mit Fremdkörpern (Xenosomen), die sie ihrer Umgebung entnimmt, z. B. winzige Sandkörner oder Schalen anderer Einzeller (beliebt sind Kieselalgen);
* Der „Häuslebauer" frißt andere beschalte Einzeller, speichert ihre Schalenteile und verwendet sie später bei der Vermehrung für das neue Tochtertier.

Alle drei Typen findet man nach SCHÖNBORN (1966) bei der fast 2000 Arten umfassenden Gruppe der Schalenamöben. Die hier abgebildete, etwa 150 µm große *Nebela vas* baut das Gehäuse nach Typ III (Abb. 139, 141). Sie frißt vorwiegend andere Testaceen, besonders kleine (20-40 µm) *Trinema*-Arten (Abb. 140), die ihre aus amorpher Kieselsäure bestehenden, kreisförmigen Schalenplättchen in speziellen cytoplasmatischen Vesikeln (Golgi-Apparat) produzieren. *Nebela vas* klebt dieses billig „eingekaufte" Baumaterial bei der Teilung auf die pseudochitinöse Hülle, die das Tochtertier umgibt. Das wird so ordentlich gemacht, daß ein auffallend regelmäßig strukturiertes, zierliches Gehäuse entsteht, das sehr gewöhnlichen Idiosomen-Schalen ähnelt (Abb. 141).

Nebela vas hat aber noch zwei weitere Besonderheiten: sie kann Nematoden (Fadenwürmer) fressen (Abb. 138) und kommt nur in der Südhemisphäre vor, also im südlichen Teil des riesigen Urkontinents (Pangäa), der vor etwa 200 Millionen Jahren in ein nördliches Laurasien und ein südliches Gondwanien zerbrochen ist. Ob *N. vas* bereits damals vorhanden war oder sich später aus einer der Pangäa gemeinsamen Stammform entwickelt hat, ist unbekannt. Die hier abgebildete Population wurde in der oberen Bodenschicht eines feuchten Waldes in Neuseeland gefunden. Sie ist dort sehr häufig und mit anderen gondwanischen Nebeliden (z. B. *N. martiali*) vergesellschaftet. Ein Blick in die Probe genügte, um zu erkennen, daß sich diese Testaceen-

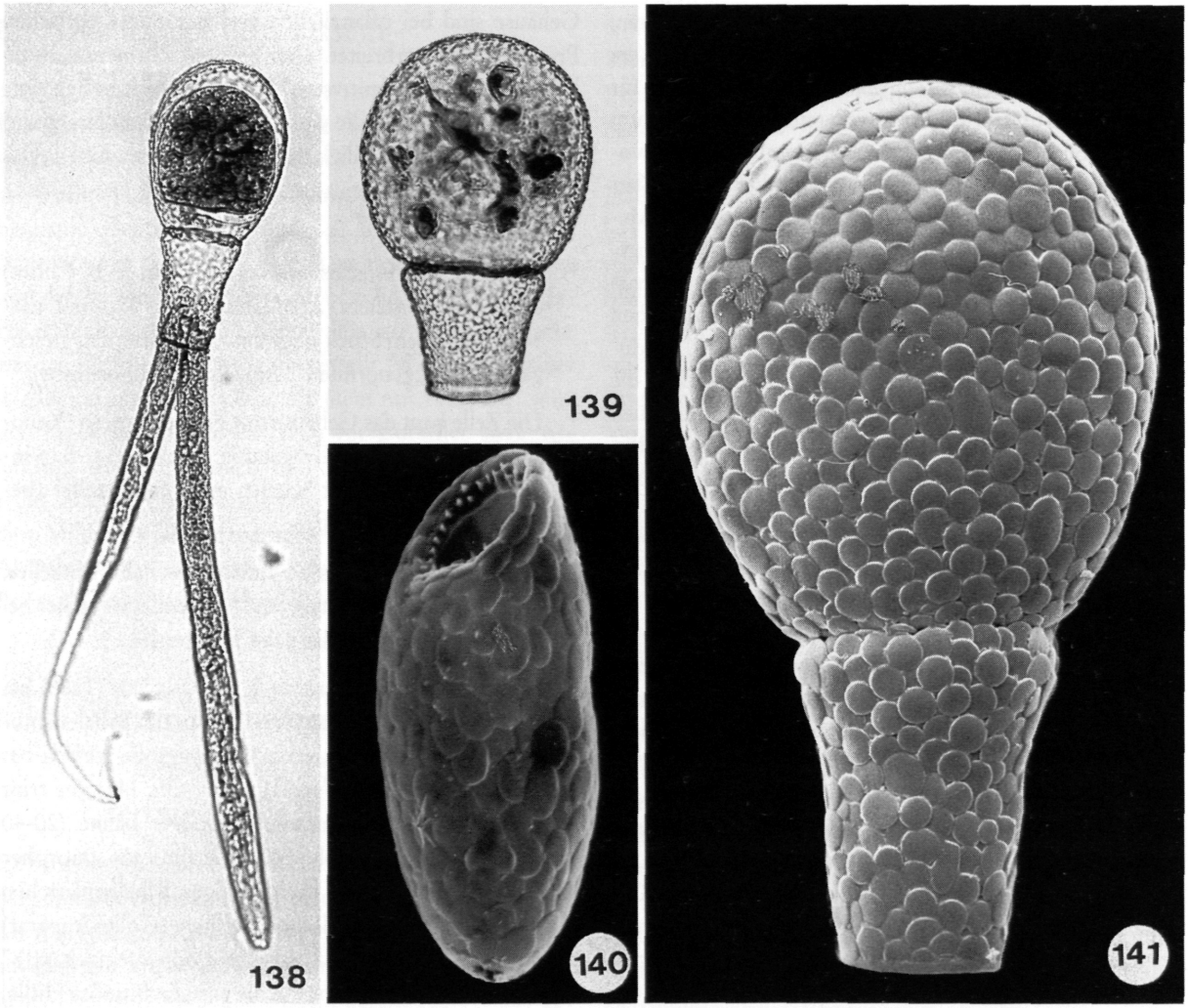


Abb. 138-141: Aus dem Leben von *Nebela vas*, einer interessanten, 150 µm großen Schalenamöbe (Testacea). *Nebela vas* kommt nur in der Südhemisphäre vor, also im südlichen Teil des riesigen Urkontinents (Pangäa), der vor etwa 200 Millionen Jahren in ein nördliches Laurasien und ein südliches Gondwanien zerbrochen ist. Ob *N. vas* bereits damals vorhanden war oder sich später aus einer der Pangäa gemeinsamen Stammform entwickelt hat, ist unbekannt. Die hier abgebildete Population wurde in der oberen Bodenschicht eines feuchten Waldes in Neuseeland gefunden. *Nebela vas* ist ein gefräßiger Räuber, der sogar kleine Vielzeller, hier einen Fadenwurm (Nematoda) erbeutet. Sie „knackt" den Wurm mit einem Pseudopodium (Scheinfüßchen) in der Mitte, faltet ihn zusammen und zieht ihn in die Schale hinein (Abb. 138). Meist frißt *N. vas* jedoch andere, kleinere Testaceen (z. B. *Trinema lineare*, Abb. 140), deren Schalenplättchen sie zum Bau ihres eigenen Hauses verwendet, was das Rasterelektronenmikroskop (Abb.141) viel deutlicher zeigt als das Lichtmikroskop (Abb. 139).

fauna grundlegend von der unserer Wälder unterscheidet. Tatsächlich waren es die Testaceen, die kurz nach der Jahrhundertwende die (leider noch immer) weit verbreitete Auffassung, daß Protozoen Kosmopoliten sind, erschütterten. Heute kennen wir viele Testaceen und andere Protozoen, die nur in Laurasien oder Gondwanien vorkommen (HOOGENRAAD & DE GROOT 1979). Das wichtigste Artmerkmal von *N. vas* ist das abgesetzte Mundrohr (Abb. 139, 141). Es ist bereits angeklungen, daß Nebeliden Räuber sind, die gerne andere Testaceen fressen. Vor kurzem entdeckten wir (YEATES & FOISSNER, Manuskript in Vorbereitung), daß *N.vas* im Boden sogar Nematoden frißt. Der Wurm wird in der Mitte von einem Pseudopodium (Scheinfüßchen) ergriffen, wie ein Zweig geknickt und dann durch die Schalenöffnung (Pseudostom) ins Plasma gezogen (Abb. 138).

6.3.3 Von Pilzen und anderen Parasiten geplagt

Wir wissen schon, daß Pilze eine beliebte Nahrung für viele Bodenprotozoen sind (Kap. 6.2.2). Einige haben aber den Spieß umgedreht und parasitieren ihre Räuber. Bisher ist freilich erst ein einziger derartiger Fall genauer untersucht worden, nämlich der von uns in einem Wiesenboden bei Salzburg entdeckte *Ciliomyces spectabilis*, der die Ruhezysten des hypotrichen Ciliaten *Kahliella simplex* parasitiert (FOISSNER & FOISSSNER 1986a, b).

Die Zysten werden von den Zoosporen des Pilzes infiziert. Sie treiben auf enzymatischem Weg einen sehr zarten Keimschlauch durch den Zystenwand (Abb. 42, 43). Das enzystierte Ciliat versucht erfolglos, die Infektion durch lokale Verdickungen der Zystenwand abzuwehren (Abb. 144, 146). Sobald der Keimschlauch und der Inhalt der Zoospore in der Zyste sind, beginnt der junge Pilz zu fressen und zu wachsen. Meist dringen mehrere Sporen in eine Zyste ein (Abb. 144). Wenn sie sich satt gefressen haben, kopulieren sie und bilden Dauerstadien, sogenannte Oosporen (Abb. 145), die unter geeigneten Bedingungen begeißelte, wenige Mikrometer große Zoosporen entlassen, die wieder Ciliaten-Zysten infizieren. Neben dieser sexuellen Vermehrung kann sich *Ciliomyces* auch asexuell und vermutlich sogar außerhalb des Wirtes vermehren (Abb. 145, 146a).

„Verpilzungen" von Ruhezysten sind nach unseren Erfahrungen nicht allzu selten und vermutlich ein wichtiges Regulativ im Ökosystem Boden. Aber nicht nur Zysten, sondern auch vegetative Protozoen werden von Pilzen befallen. Häufig findet man leere Schalen von Testaceen, die mehrere dunkle Kugeln enthalten (Abb. 147), bei denen es sich offensichtlich um Oosporen von parasitischen Pilzen handelt, die den Inhalt der Schalenamöbe gefressen und sich in der Schale vermehrt bzw. sexuell fortgepflanzt haben. Seltener findet man nackte (gehäuselose) Amöben, die eigenartige fingerförmige Anhänge am Hinterende haben (Abb. 148). Die genauere Untersuchung zeigt auch hier, daß es Hyphen eines Pilzes *(Amoebophilus)* sind, die sich fest am Hinterende der Amöbe verankert haben und sich vom Plasma des Wirtes ernähren.

Viel seltener als Pilzinfektionen sind Parasitosen durch andere Protozoen, nämlich den schon besprochenen Sporozoen (Kap. 5.4). Wir haben in mehr als 1500 Bodenproben aus aller Welt nur etwa 10 Fälle gesehen, die zwei Typen zuzuordnen sind: Den ersten Typ fanden wir in einer salzigen Bodenprobe aus der „Hölle" im Seewinkel, Burgenland (FOISSNER & FOISSNER 1984). In dieser Probe entwickelten sich reichlich colpodide Ciliaten mit eigenartigen Pusteln (Abb. 149). Die lichtmikroskopische Untersuchung zeigte, daß es zweigeißelige Organismen waren, die sich fest in der Haut (Pellicula) der Ciliaten verankert hatten. Im Verlaufe mehrerer Stunden wurden sie größer und fielen schließlich wie Zecken vom Wirt ab, der dann verendete. So ein seltsamer Fall von Ektoparasitismus mußte natürlich auch elektronenmikroskopisch untersucht werden. Dabei zeigte sich, daß die Parasiten ein sehr kompliziert gebautes Vorderende haben, nämlich einen Ring von feinen Röhren (Mikrotubuli), mit dem sie sich am Wirt verankern, und viele dornenförmige Strukturen (Mikroneme), die offenbar Substanzen (Enzyme) enthalten, die den Wirt verflüssigen, so daß er vom Parasiten aufgenommen werden kann (Abb. 150, 151). Auch die Haut (Pellicula) des Parasiten ist ungewöhnlich, da sie dreischichtig ist und viele Poren enthält (Abb. 153). Eine solche Kombination von Merkmalen findet man nur bei den Sporozoen. Andererseits sind alle Sporentiere unbegeißelt und intra- oder interzelluläre Parasiten. *Spiromonas gonderi*, so nannten wir diesen neuen Einzeller, ist daher vielleicht ein „missing link", also eine Übergangsform zwischen Flagellaten und Sporozoen.

Den zweiten Typ haben wir zuerst gar nicht als Parasitose erkannt, da die Wirte, ebenfalls colpodide Ciliaten, die Infektion ziemlich unbeschadet überstehen. Die Ciliaten hatten am Hinterende winzige Füßchen mit zylindrischen Einschlüssen (Abb. 154). Erst die elektronenmikroskopische Untersuchung zeigte, daß diese Einschlüsse echte Sporentiere (Microsporidien) sind, also den für diese Gruppe typischen Polfaden haben, der ausgeschleudert werden kann und das infektiöse „Sporenplasma" in neue Wirte injiziert (Abb 155, 156). Diesen sonderbaren Einzeller haben wir erst vor kurzem entdeckt, weshalb er noch keinen Namen hat.

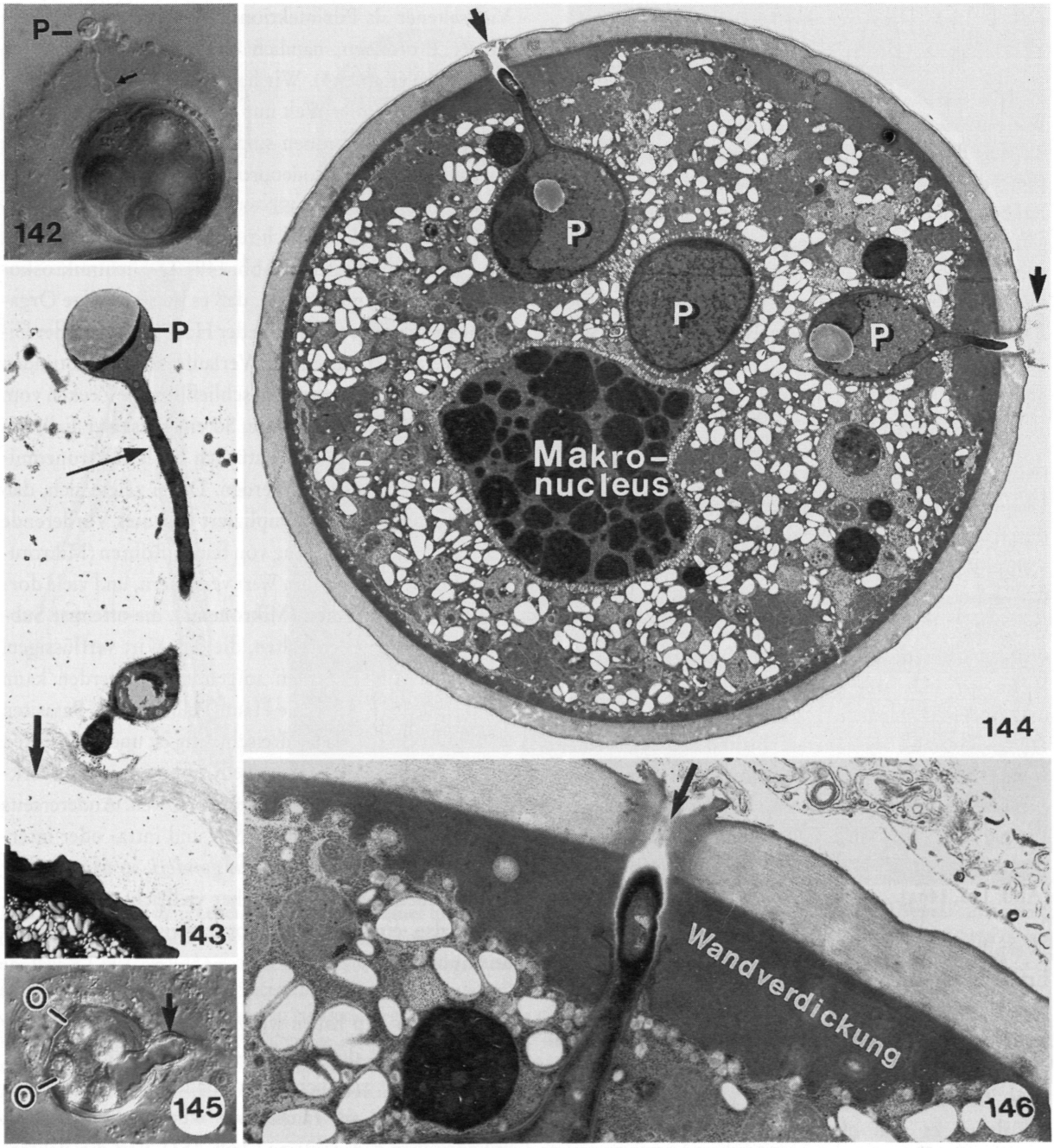


Abb. 142-146: Die Ruhezysten des hypotrichen Wimpertieres *Kahliella simplex* werden von dem Pilz *Ciliomyces spectabilis* parasitiert, den wir in einem Wiesenboden bei Salzburg entdeckten. 142, 143: Der winzige, im Lichtmikroskop (Abb. 142) kaum erkennbare enzystierte Parasit (P) treibt einen Keimschlauch (Pfeil) durch die Schleimhülle, die die Zyste des Ciliaten umgibt. Die Zystenwand des Ciliaten ist in der transmissionselektronenmikroskopischen Abbildung 143 durch einen dicken Pfeil markiert. **144, 146:** Im Transmissionselektronenmikroskop erkennt man bei starker Vergrößerung, daß der Keimschlauch (Pfeile) die Zystenwand des Ciliaten durchdringt und das Plasma des Parasiten (P) in den Wirt transportiert. Die Zyste versucht erfolglos, die Infektion durch eine lokale Verdickung der Wand abzuwehren. **145:** Nach der Freßphase vermehrt sich der Parasit geschlechtlich in der nun leeren Zyste des Ciliaten und bildet vegetative Hyphen (Fäden, Pfeil), die die Zyste verlassen, und Oosporen (O), aus denen begeißelte Infektionsstadien schlüpfen können (vgl. Abb. 146a).

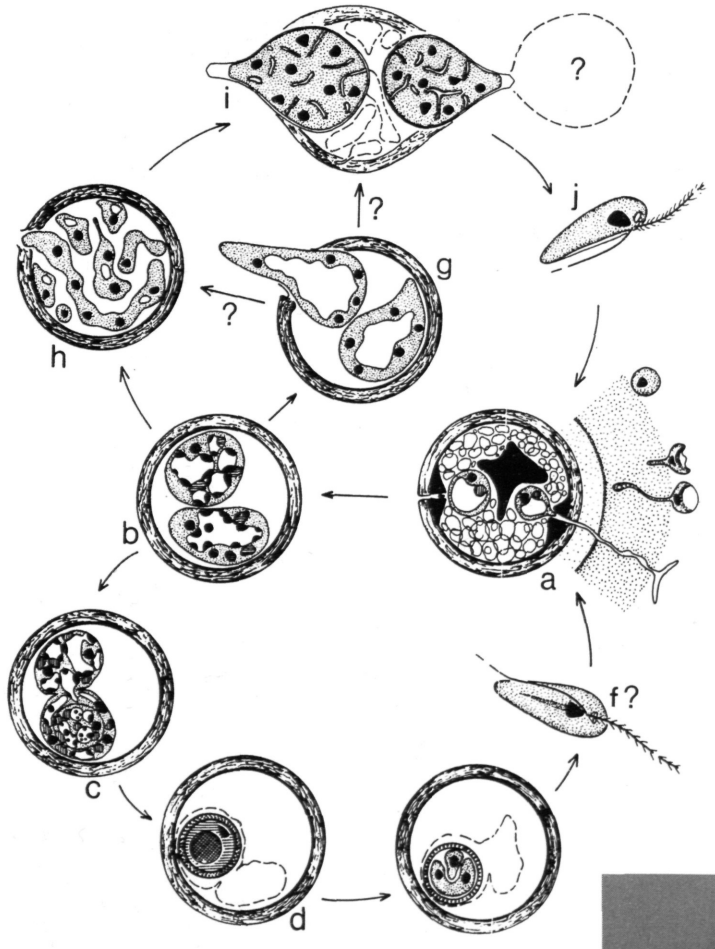
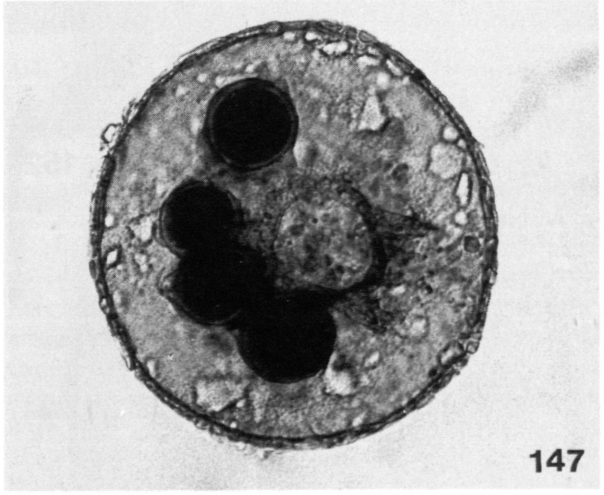


Abb. 146a: Lebenszyklus von *Ciliomyces spectabilis*, ein hoch spezialisierter Pilz, der nur die Ruhezysten des hypotrichen Wimpertieres *Kahliella simplex* parasitiert (vgl. Abb. 146). Die Fragezeichen zeigen bisher nicht eindeutig identifizierte Entwicklungswege. Die Zeichnung basiert vorwiegend auf transmissionselekronenmikroskopischen Untersuchungen. **a:** Infektion, **b:** vegetative Hyphen, **c–f:** sexuelle Vermehrung (Bildung von diploiden Oosporen), **g–j:** asexuelle Vermehrung.



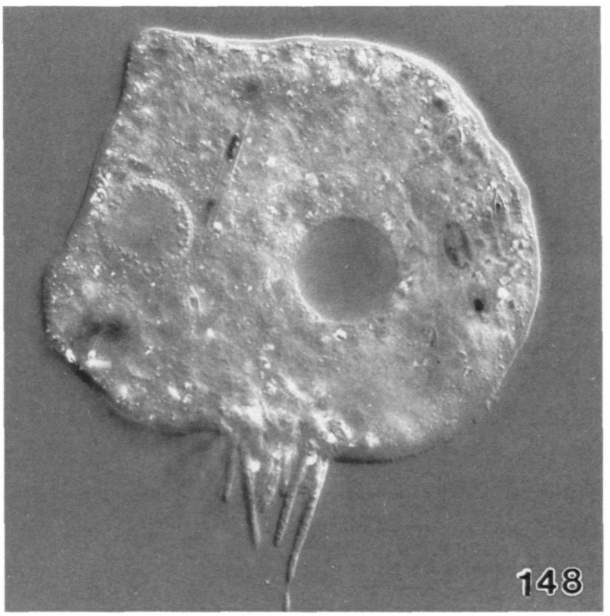
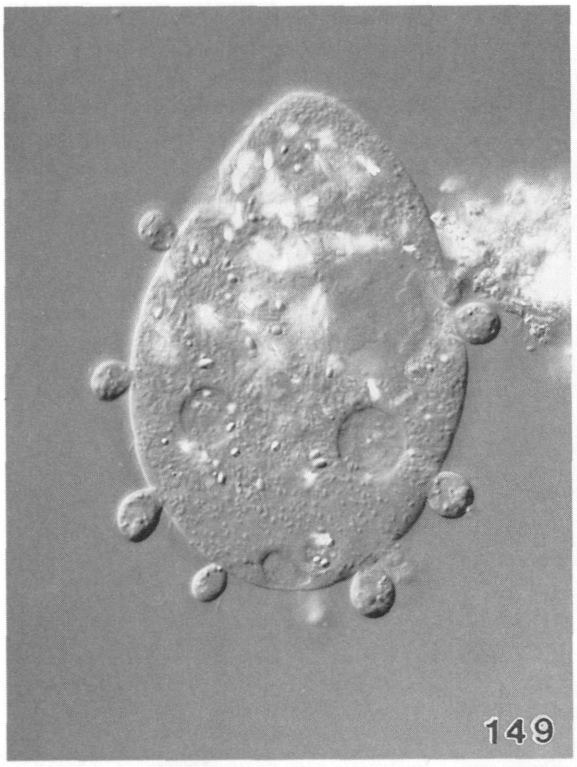
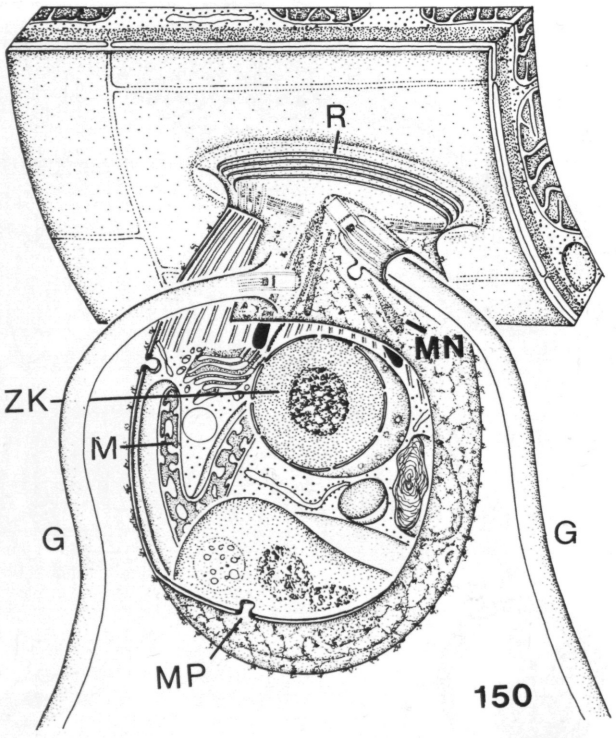
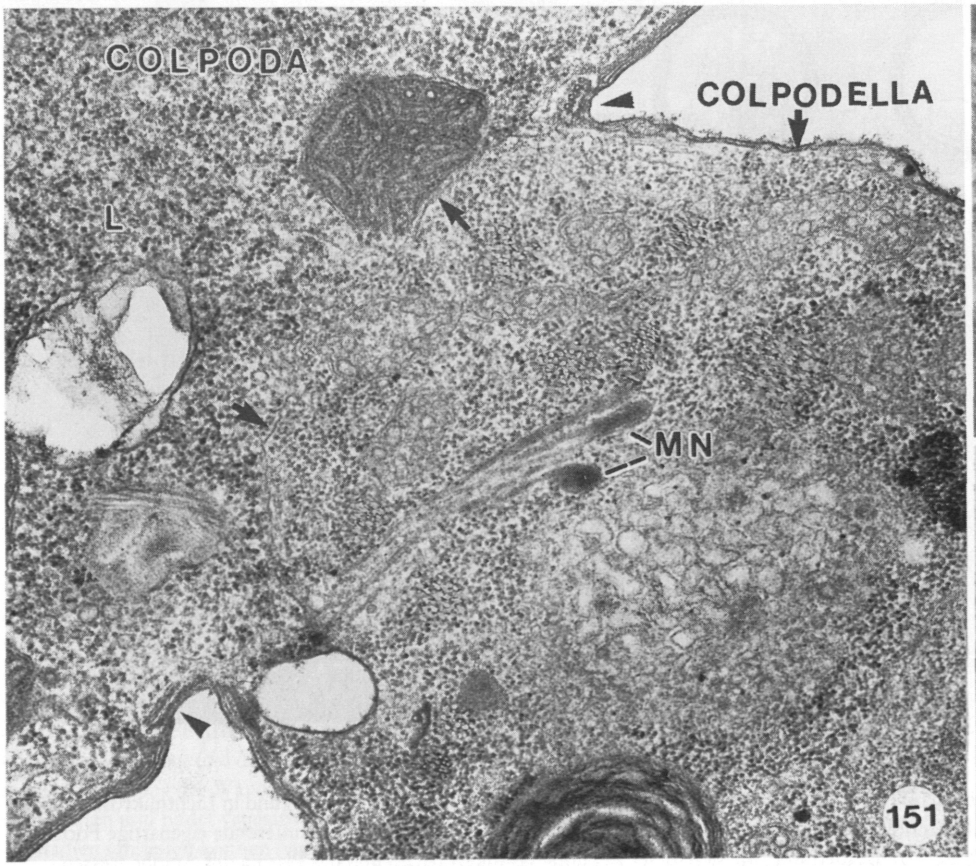
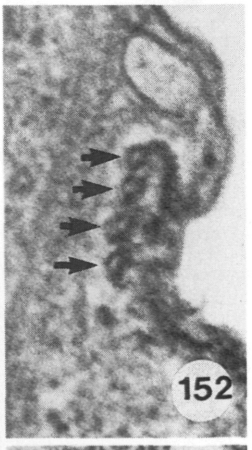


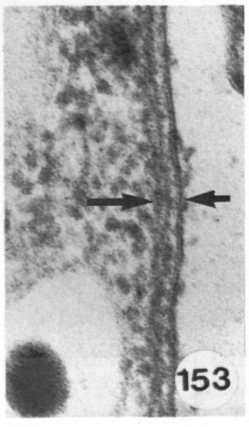
Abb. 147, 148: Pilzinfektionen. 147: Eine Schale von *Centropyxis plagiostoma,* die vier sehr kompakte (und in Lichtmikroskop daher dunkle) Oosporen eines unbekannten Pilzes enthält.**148:** Diese noch lebende Nacktamöbe hat am Hinterende eigenartige Fortsätze. Die genauere Analyse zeigt, daß es Pilzfäden sind, die sich in der Zellhülle verankert haben und das Plasma der Amöbe fressen.

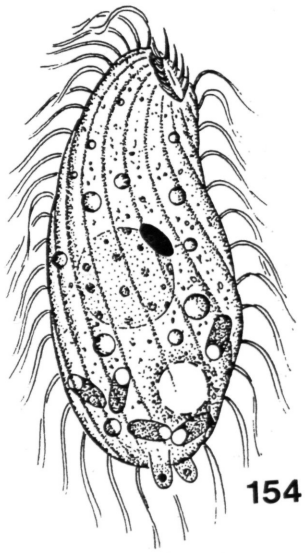

149

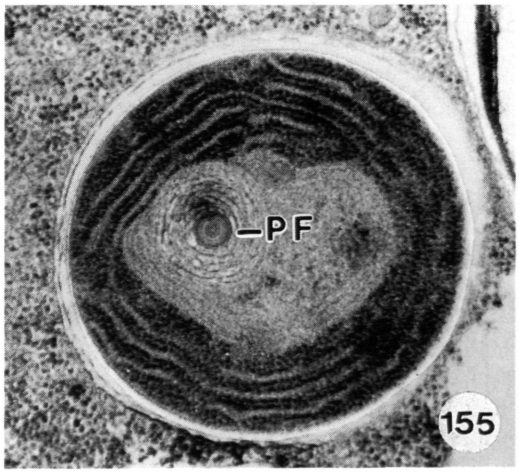

R
MN
ZK
M
G
G
MP
150


COLPODA
COLPODELLA
L
MN
151


152


153





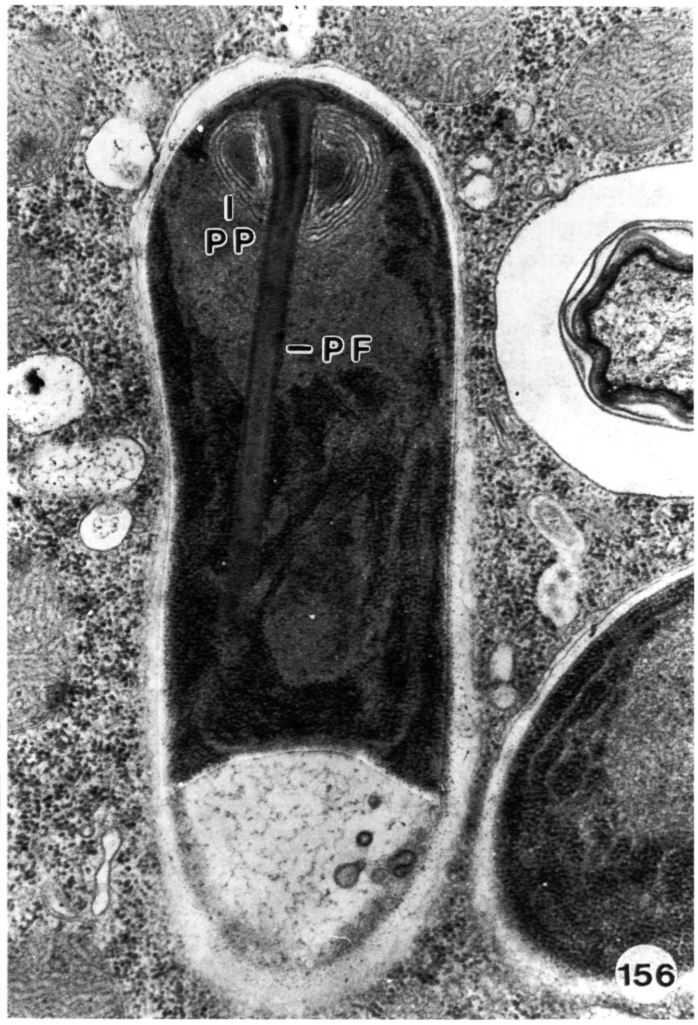


Abb. 154-156: Endoparasitische Sporentiere (Sporozoen, Microsporidien) im colpodiden Wimpertier *Cirrophrya terricola.* Diesen Parasiten, der noch keinen Namen hat und von dem hier nur die infektiösen Zysten (Sporen) im Querschnitt (Abb. 155) und im Längsschnitt (Abb. 156) abgebildet sind, entdeckten wir in Österreich und in den USA. **154:** Das Ciliat hat am Hinterende sonderbare Fortsätze („Füßchen"), die je eine zylindrische Struktur enthalten, welche aus einem dunklen und einem hellen Teil besteht (siehe auch Abb. 6). **155, 156:** Das Transmissionselektronenmikroskop zeigt Einzelheiten der recht komplizierten Organisation. Die auffallendendste Struktur ist der Polfaden (PF), der von dem konzentrisch geschichteten Polaroplast (PP) umgeben wird. Der Polfaden, auch Polarfilament genannt, kann ausgeschleudert werden und injiziert das infektiöse Sporenplasma in einen neuen Wirt.

Abb. 149-153: Ektoparasitische Sporentiere auf Wimpertieren im Lichtmikroskop (Abb. 149) und im Transmissionselektronenmikroskop (Abb. 150-153). 149: Die nur 5 µm große *Colpodella* (früher *Spiromonas*) *gonderi* parasitiert ausschließlich Ciliaten der Gattung *Colpoda*. Oft wird ein einziges Wimpertier von vielen Parasiten befallen, die dann wie Zecken an ihm haften. **150:** Dreidimensionale Darstellung der Organisation von *Colpodella gonderi,* festgeheftet auf der Pellicula des Ciliaten *Colpoda steinii*. Man erkennt die beiden Geißeln (G), das Mitochondrium (M), Mikroneme (MN), Mikroporen (MP), den Haftapparat aus einem Ring (R) feiner Röhren und den Zellkern (ZK). **151, 152:** Da *Colpodella gonderi* sehr klein ist, sind Details nur im Elektronenmikroskop erkennbar. Die Abbildungen zeigen Längsschnitte in der Übergangszone von Wirt (*Colpoda*) und Parasit (*Colpodella*). Der Parasit ist mit einem Ring feiner Röhren (Mikrotubuli) in der Haut (Cortex) des Wirtes verankert (Pfeilspitzen in Abb. 151 und Pfeile im sehr stark vergrößerten Detail Abb.152). Wirt und Parasit sind durch eine Elementarmembran getrennt (Pfeile). Am Vorderende des Parasiten befinden sich dornenförmige Strukturen (Mikroneme, MN), die vermutlich bei der Nahrungsaufbereitung eine wichtige Rolle spielen. **153:** *Colpodella* hat eine dreischichtige Zellhülle (Pfeile), was so wie die Mikroneme, die Mikroporen und der apikale Haftapparat (Abb. 150, 151) auf eine Verwandtschaft mit den Sporentieren hinweist, die im adulten Zustand allerdings nie Geißeln haben.

7 Von der Grundlagenforschung zur Praxis: Protozoen als Bioindikatoren

Die Menge und Artenvielfalt der Bodenprotozoen ändern sich in bestimmter Weise, wenn ihr Lebensraum durch natürliche oder menschliche Einflüsse verändert wird. Man kann sie daher als Bioindikatoren benutzen, wozu sie sich besonders gut eignen, weil sie eine kurze Generationszeit haben und daher schädliche Einflüsse rasch, gewissermaßen im Frühstadium anzeigen. Die folgenden Beispiele sind AESCHT & FOISSNER (1991) und FOISSNER (1987, 1994b) entnommen, wo auch die entsprechende Spezialliteratur zitiert ist.

7.1 Unkraut- und Insektenbekämpfungsmittel (Pestizide)

Viele Untersuchungen zeigen, daß mikroskopisch kleine Tiere auf Pestizide genauso empfindlich reagieren wie andere, häufiger benutzte Testorganismen, deren Verwendung aus der Sicht des Tierschutzes zunehmend problematisch wird. Insektizide sind für Bodentiere offenbar toxischer als Herbizide, die eine vergleichsweise geringe und zoologisch gesehen tolerierbare Beeinträchtigung der Bodenfauna bewirken. PIZL (1985) stellte allerdings fest, daß das Herbizid Zeazin 50 zu einem stark erhöhten Befall der Regenwürmer mit Gregarinen (= einzellige Sporentiere) führt.

PETZ & FOISSNER untersuchten 90 Tage lang die Wirkung des Fungizids Dithan (Wirkstoff Mancozeb) und des Stammschutzmittels Gamma (Insektizid; Wirkstoff Lindan) in normaler (praxisüblicher) und in 10facher Dosis auf die Mikrofauna der Fichtennadelstreu. Die Wimpertiere, Schalenamöben und Rädertiere wurden nach der Aufbringung von Lindan fast vernichtet (Abb. 157). Die Rädertiere erholten sich bis zum 65. Tag und die Schalenamöben bis zum 90. Tag soweit, daß bezüglich der Individuenzahl kein statistischer Unterschied zur Kontrolle bestand. Die Artenzahl und Gemeinschaftsstruktur der Wimpertiere war auch nach 90 Tagen noch deutlich verändert, was auf einen langdauernden, schädlichen Einfluß hinweist. Im Gegensatz zum Insektizid beeinträchtigte das Fungizid die Bodentiere nur wenig.

Die Fadenwürmer wurden durch die praxisübliche Insektizidgabe nur wenig beeinflußt (Abb. 157); bei der hohen Dosierung verringerte sich ihre Anzahl zwischen Tag 40 und 90 signifikant, möglicherweise infolge toxischer Metaboliten (Abbauprodukte) von Lindan.

7.2 Düngerwirkungen

Eine relativ große Anzahl von Untersuchungen zeigt übereinstimmend, daß Düngung und Kalkung zu einer Erhöhung der Populationsdichte der Bodentiere führt, obwohl bei einzelnen Tiergruppen auch ein Rückgang der Individuenzahl beobachtet worden ist.

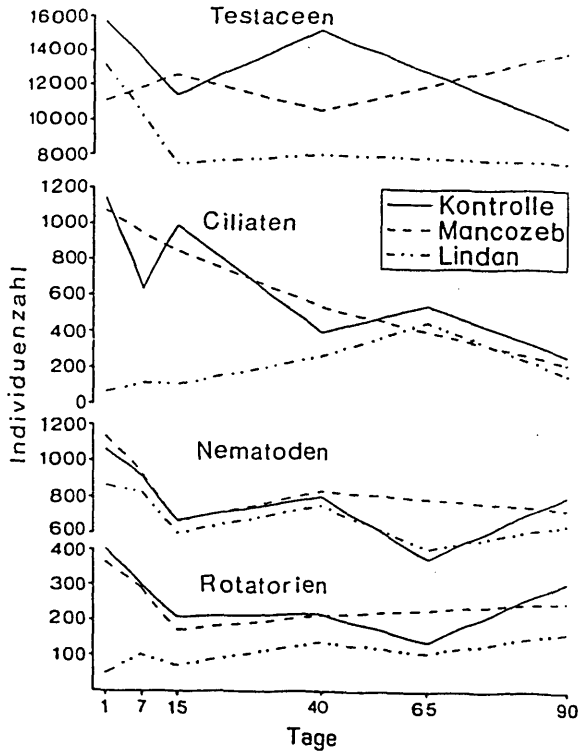


Abb. 157: Auswirkung praxisüblicher Aufwandmengen des Fungizids (Pilzvernichtungsmittel) „Mancozeb" und des Insektizids (Insektenvernichtungsmittel) „Lindan" auf die Anzahl (Indviduen/g Bodentrockenmasse) der Schalenamöben (Testaceen), Wimpertiere (Ciliaten), Fadenwürmer (Nematoden) und Rädertiere (Rotatoria) in der Streuschicht eines Fichtenwaldes im Mühlviertel. Das Fungizid beeinträchtigt die Bodenfauna nur geringfügig, während das Insektizid sie fast ganz zerstört. Erst nach drei Monaten ist eine deutliche Erholung feststellbar (aus PETZ et al. 1988).

Neuere Studien beschäftigen sich vor allem mit der Frage, welche Dünger (organische oder mineralische „Kunstdünger") das Bodenleben günstig beeinflussen.

In einem Hochlagenaufforstungsversuch zeigte sich, daß organische Dünger das Bodenleben stärker fördern als Düngerkombinationen mit hohem Anteil an rasch löslichen Nährstoffen (Magnesit bzw. NPK). Dieser Trend ist sowohl bei der Mikrofauna als auch bei den Bodenenzymen erkennbar (Abb. 158). Deutliche Veränderungen waren auch in der Gemeinschaftsstruktur zu beobachten. In den unbehandelten Flächen (pH etwa 3) dominierten säuretolerante Schalenamöben-Arten, deren Anteil sich in den gedüngten Standorten mit höheren pH-Werten signifikant verringerte (Abb. 159). Bei den Wimpertieren erhöhte sich der Anteil pilzfressender Arten in den behandelten Flächen signifikant, und zwar in den organisch gedüngten Standorten mehr als in den organo-mineralisch behandelten (Abb. 159). Dies indiziert ein verstärktes Pilzwachstum, d. h. eine Steigerung der biologischen Aktivität.

7.3 Bodenverdichtung

Die Bodenverdichtung durch schwere Landmaschinen und zu intensive Bodennutzung ist weltweit ein großes Problem. Freiland- und Laborexperimente zeigen übereinstimmend eine verdichtungsabhängige Abnahme der Individuen- und Artenzahl der Protozoen (Abb. 160). Erste Auswirkungen der Verdichtung sind bereits nach einer Woche erkennbar und schon eine geringe Bodenverdichtung (z. B. Erhöhung der Lagerungsdichte von 0,48 auf 0,51) beeinträchtigt die Bodentiere und wohl auch die Pflanzenwurzeln merklich. Bei den Schalenamöben werden große Arten stärker unterdrückt als kleine; seltenere sind nach starker Kompression (ab 30%) nicht mehr nachweisbar. Daher kommt es zu deutlichen Verschiebungen in der Gemeinschaftsstruktur.

7.4 Ökologischer und konventioneller Landbau

FOISSNER (1989) faßt die Ergebnisse der bisher dazu vorliegenden Untersuchungen wie folgt zusammen (Abb. 161):

* Viele der untersuchten bodenzoologischen Merkmale sind in den ökologisch und konventionell bewirtschafteten Äckern und Wiesen fast gleich.

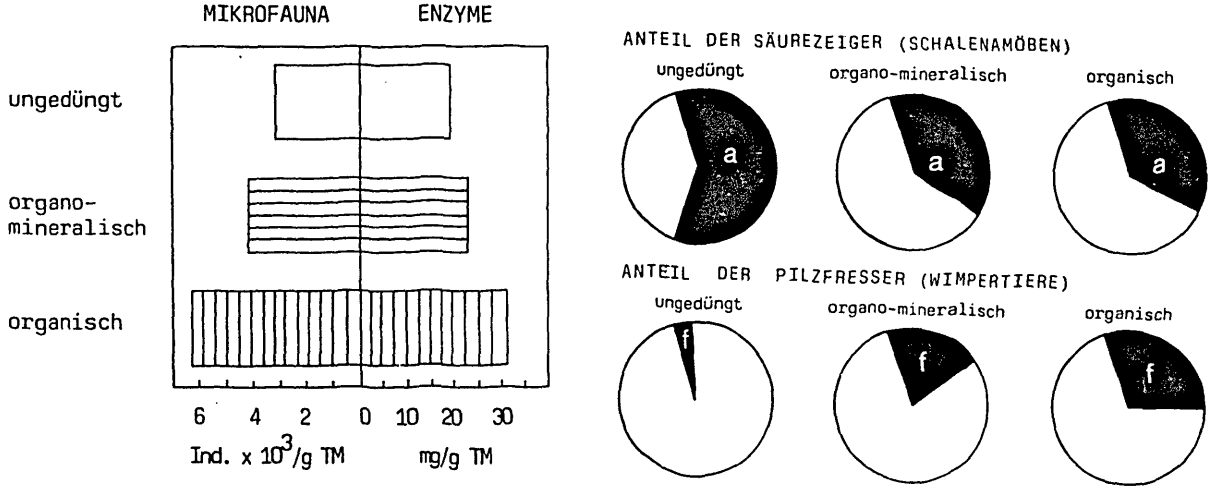


Abb. 158, 159: Wirkung organischer und organo-mineralischer Dünger auf die Bodenorganismen und die Bodenenzyme in einem Hochlagenaufforstungsversuch in Tirol. Die anschauliche Graphik zeigt sehr deutlich, daß organische Düngung (getrocknete bakterielle Biomasse, Klärschlamm) das Bodenleben stärker fördert als „Kunstdünger". Die rechte Graphik zeigt, daß beide Dünger zu einem Rückgang der acidophilen Schalenamöben (a) und zu einem Anstieg der pilzfressenden (fungivoren, f) Wimpertiere führen.

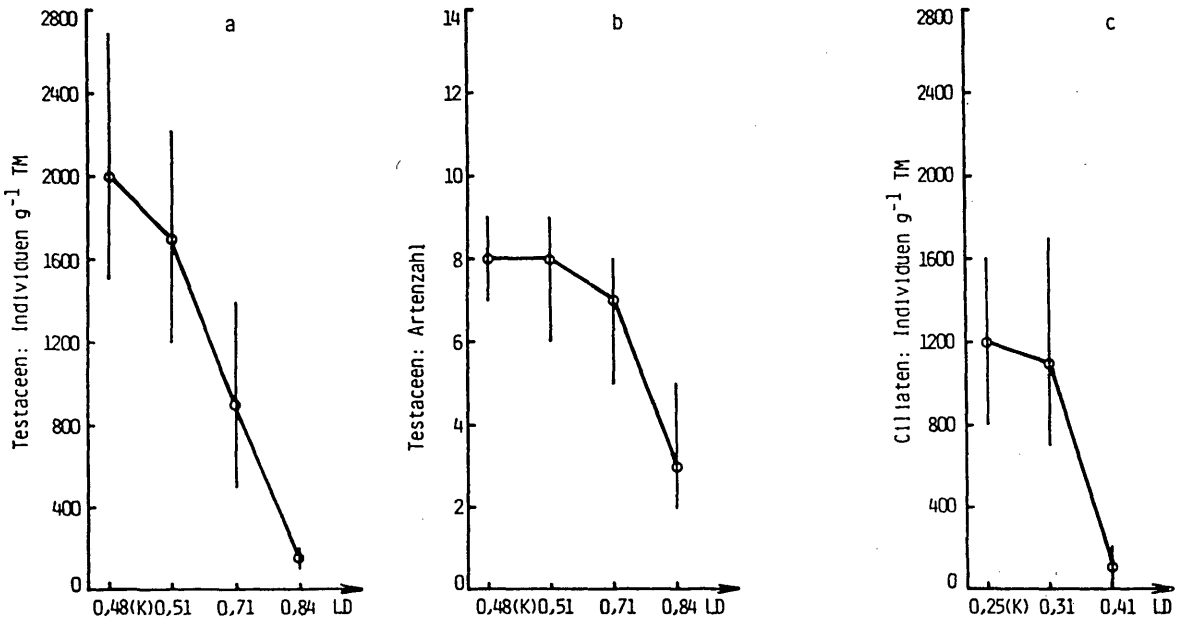


Abb. 160: Wirkung der Bodenverdichtung auf Schalenamöben (Testaceen) und Wimpertiere (Ciliaten). Schon eine geringfügige Erhöhung der Lagerungsdichte (LD) des Boden führt zu einer Verminderung der Individuenzahl (pro g Bodentrockenmasse) und der Artenzahl.

* Auffallende Unterschiede im Artenspektrum und in der Gemeinschaftsstruktur der Protozoen sind nicht nachweisbar.

* Alle statistisch absicherbaren Unterschiede weisen in Richtung einer höheren biologischen Aktivität der ökologisch bewirtschafteten Flächen. Die zum Teil parallel mitgeführten bodenkundlichen Untersuchungen deuten darauf hin, daß dafür der etwas höhere Humusgehalt und der etwas lockerere Boden verantwortlich sind.

* In Ackerflächen aus Trockengebieten ohne Viehwirtschaft (z. B. Marchfeld in Niederösterreich) beeinträchtigt die konventionelle Landwirtschaft die Bodentiere stärker als in der atlantischen Klimazone (z. B. Salzburg) mit gemischter Wirtschaft. Besonders in den extremen Gebieten, wo z. B. Wasser ein begrenzender Faktor ist, wird das Bodenleben durch die Intensivlandwirtschaft schwer gestört.

Diese Untersuchungen zeigen, daß eine differenzierte Betrachtungsweise nötig ist. Mit Schlagwörtern wie „die konventionelle Landwirtschaft zerstört das Bodenleben" oder „alles ist in Ordnung" ist niemandem geholfen. Die in Österreich und auch in Deutschland nachweisbaren Beeinträchtigungen der Böden durch zu intensive Nutzung sollten ernst genommen, aber nicht dramatisiert werden. Neue Wege in der Landwirtschaft müssen erprobt und von bodenbiologischer Forschung begleitet werden.

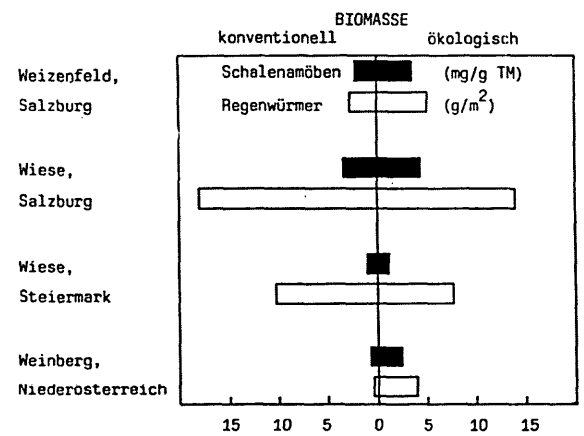


Abb. 161: Biomasse der Schalenamöben (Testaceen) und Regenwürmer in konventionell und ökologisch bewirtschafteten Flächen.

Tabelle 3: Infektionsrate (I) von kleinen Bodentieren (Borsten- und Regenwürmer, Milben, Springschwänze, Tausendfüßer) mit parasitischen Sporozoen in Tanzania (7 nicht verschmutzte Stellen), Thailand (9 leicht verschmutzte Stellen) und Deutschland (20 Stellen mit hoher SO_2-Deposition). N = Anzahl der untersuchten Individuen.

Bodentiere	Tanzania		Thailand		Deutschland	
(Evertebraten)	N	I (%)	N	I (%)	N	I (%)
Enchytraeidae	47	6	53	22	2600	70
Lumbricidae	72	7	66	12	1800	30
Oribatidae	981	10	318	20	5500	50
Andere Acarina	199	2	88	12	keine Daten	keine Daten
Collembola	597	0	440	20	4500	30
Andere Apterygota	193	0	89	17	keine Daten	keine Daten
Myriapoda	60	0	246	14	keine Daten	keine Daten
Andere Arthropoda	175	8	135	16	2000	20

7.5 Luftverschmutzung (saure Niederschläge)

Die meisten Luftschadstoffe gelangen letzten Endes in den Boden, wo sie ihre Schadwirkung fortsetzen. Diese Schäden sind oft diffizil und schwierig quantifizierbar. PURRINI (1983) konnte zeigen, daß viele Bodentiere mit zunehmender Verschmutzung der Luft durch Schwefeldioxid (SO_2) eine erhöhte Infektionsrate mit Sporentieren aufweisen (Tab. 3). Offensichtlich wird ihre Abwehrkraft gegen diese Parasiten geschwächt, ähnlich wie auch der Mensch anfälliger für Infektionskrankheiten wird, wenn er „schlechte" Luft atmet.

8 Ausblick

Die Wissenschaft von den Bodenprotozoen ist heute so weit fortgeschritten, daß sich eine praktische Verwertung ihrer Resultate abzeichnet. Dennoch sind die vorliegenden Kenntnisse nicht mehr als eine gute Grundlage, auf der weitergebaut werden muß. Sicher harren noch viele interessante ökologische Zusammenhänge und zahlreiche Arten der Entdeckung. Was mag in den noch gar nicht erforschten Böden der Regenwälder Asiens und Südamerikas leben?! Leider sind die Aussichten düster, daß wir es erfahren werden, bevor sie abgeholzt sind. Sicher produzieren manche Bodenprotozoen heilkräftige Substanzen. Dieses Potential ist bisher noch gar nicht erforscht. Aber nicht nur die heute von vielen Utilitaristen so überbetonten praktischen Aspekte dürfen zählen – die Wunder der Mikrowelt vermitteln uns ein tieferes Verständnis des Lebens und rechtfertigen ihre Erforschung von selbst.

9 Literatur

AESCHT E. & FOISSNER W. (1991) Bioindikation mit mikroskopisch kleinen Bodentieren. VDI Berichte **901**, 985-1002.

BECK L. (1989) Lebensraum Buchenwaldboden 1. Bodenfauna und Streuabbau – eine Übersicht. Verh. Ges. Ökol. **17**, 47-54.

DARWIN C. R. (1881) The formation of vegetable mould through the action of worms, with observations on their habits. Murray, London.

FOISSNER I. & FOISSNER W. (1986a) *Ciliomyces spectabilis*, nov. gen., nov. spec., a zoosporic fungus which parasitizes cysts of the ciliate *Kahliella simplex* I. Infection, vegetative growth and sexual reproduction. Z. *Parasitenk.* **72**: 29–41.

FOISSNER I. & FOISSNER W. (1986b) *Ciliomyces spectabilis*, nov. gen., nov. spec., a zoosporic fungus which parasitizes cysts of the ciliate *Kahliella simplex* II. Asexual reproduction, life cycle and systematic account. Z. *Parasitenk.* **72**: 43–55.

FOISSNER I. & FOISSNER W. (1993) Revision of the family Spironemidae DOFLEIN (Protista, Hemimastigophora), with description of two new species, *Spironema terricola* n. sp. and *Stereonema geiseri* n. g., n. sp. J. Euk. Microbiol. **40**, 422-438.

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. (1989) Bodenzoologische Untersuchungen an ökologisch und konventionell bewirtschafteten Acker- und Grünlandflächen. In ACADEMIA COSMOLOGICA NOVA (Hrsg.): Ökosysteme in der Wald- und Gebirgsregion. Mensch und Weltraum, München, pp. 166-176.

FOISSNER W. (1991a) Basic light and scanning electron microscopic methods for taxonomic studies of ciliated protozoa. Europ. J. Protistol. **27**, 313-330.

FOISSNER W. (1991b) Diversity and ecology of soil flagellates. In PATTERSON P. & LARSEN J. (Eds.): The biology of free-living heterotrophic flagellates. Clarendon Press, Oxford, pp. 93-112.

FOISSNER W. (1993a) Colpodea (Ciliophora). Fischer, Stuttgart, 798 pp.

FOISSNER W. (1993b) Die Ciliaten der astatischen Gewässer und des Bodens. In HAUSMANN K. & KREMER B. P. (Hrsg.): Extremophile Mikroorganismen in ausgefallenen Lebensräumen. VCH-Verlagsgesellschaft, Weinheim, pp. 195-208.

FOISSNER W. (1994a) Ciliaten des Bodens. In RÖTTGER R. (Hrsg.): Biologie der Protozoen. Ein Praktikum zur Vielfalt der Formen und Lebensräume der Einzeller. Fischer, Stuttgart, in Druck.

FOISSNER W. (1994b) Soil protozoa as bioindicators in ecosystems under human influence. In DARBYSHIRE J. F. (Ed.): Soil protozoa. CAB, Wallingford, in Druck.

FOISSNER W. & FOISSNER I. (1984) First record of an ectoparasitic flagellate on ciliates: an ultrastructural investigation of the morphology and the mode of attachment of *Spiromonas gonderi* nov. spec. (Zoomastigophora, Spiromonadidae) invading the pellicle of ciliates of the genus *Colpoda* (Ciliophora, Colpodidae). *Protistologica* **20**, 635–648.

FOISSNER W., BLATTERER H. & FOISSNER I. (1988) The Hemimastigophora (*Hemimastix amphikineta* nov. gen., nov. spec.), a new protistan phylum from Gondwanian soils. Europ. J. Protistol. **23**, 361-383.

FRANCE R. H. (1921) Das Edaphon. Untersuchungen zur Oekologie der bodenbewohnenden Mikroorganismen. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart, 99 pp.

FRANZ H. (1950) Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege. Mit besonderer Berücksichtigung der Bodenfauna in den Ostalpen und im Donaubecken. Akademie-Verlag, Berlin, 316 pp.

HEKMAN W. E., VAN DEN BOOGERT P. J. H. F. & ZWART K. B. (1992) The physiology and ecology of a novel, obligate mycophagous flagellate. FEMS Microbiol. Ecol. **86**, 255-265.

KÜHNELT W. (1950) Bodenbiologie mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt. Herold, Wien, 368 pp.

KUNTZE H., NIEMANN J., ROESCHMANN G. & SCHWERDTFEGER G. (1983) Bodenkunde. 3. Aufl. Ulmer, Stuttgart, 407 pp.

MEYER E., FOISSNER W. & AESCHT E. (1989) Vielfalt und Leistung der Tiere im Waldboden. Österr. Forstz. **3/1989**, 15–18.

MUELLER J. O. & MUELLER W. P. (1970) *Colpoda cucullus*: a terrestrial aquatic. Am. Midland Natur. **84**, 1-12.

HOOGENRAAD H. R. & DE GROOT A. A. (1979) Die geographische Verbreitung der Süsswasser-Rhizopoden. Hydrobiol. Bull. 13, 152–171.

OLD K. M. & CHAKRABORTY S. (1986) Mycophagous soil amoebae: their biology and significance in the ecology of soil-borne plant pathogens. Prog. Protistol. **1**, 163-194.

PETZ W., WIRNSBERGER E. & FOISSNER W. (1988) Die Kleintiere in den Fichtenwaldböden des Oberen Mühlviertels. Leicht zu übersehen aber sehr wichtig. In LAND OBERÖSTERREICH (Hrsg.): Das Mühlviertel. Natur, Kultur, Leben. Beiträge. Wimmer-Druck, Linz, pp. 77-88, Farbtafel 8.

PIZL V. (1985) The effect of the herbicide Zeazin 50 on the earthworm infection by monocystid gregarines. Pedobiologia **28**, 399-402.

PURRINI D. (1983) Studies on pathology and diseases of soil invertebrates of palm- and forest soils in Tanzania and Thailand. In LEBRUN P., ANDRE H. M., DE MEDTS A. & WAUTHY G (Eds.): New trends in soil biology (Proceedings of the 8th International Colloquium of Soil Zoology). Die-Brichart, Ottignies-Louvain-la-Neuve, pp. 82-87.

REMMERT H. (1992) Ökologie. Ein Lehrbuch. Springer, Berlin, 363 pp.

RUSSEL E. J. & HUTCHINSON H. B. (1909). The effect of partial sterilisation of soil on the production of plant food. J. agric. Sci., Camb. **3**, 111-144.

SCHÖNBORN W. (1966) Beschalte Amöben (Testacea). Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt, 112 pp.

SCHROEDER D. (1978) Bodenkunde in Stichworten. 3. Aufl. Hirt, Kiel, 154 pp.

TOPP W. (1981) Biologie der Bodenorganismen. Quelle & Meyer, Heidelberg, 224 pp.

Anschrift des Verfassers
Univ.-Prof. Dr. Wilhelm FOISSNER
Universität Salzburg
Institut für Zoologie
Hellbrunnerstrasse 34
A-5020 Salzburg, Austria.