Sonderdruck aus
BODENBIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN IN DEN HOHEN TAUERN
1974—1978
Veröffentlichungen des Österr. MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, Band 4
Universitätsverlag Wagner — Innsbruck 1981

Die Gemeinschaftsstruktur und Produktion der terricolen Testaceen (Protozoa, Rhizopoda) in einigen Böden der Österreichischen Zentralalpen (Hohe Tauern, Glocknergebiet)

Wilhelm FOISSNER und Hans ADAM

Summary and conclusions

The structure and production of the terricol testacean community (Protozoa, Rhizopoda) in some soils of austrian central Alps (Hohe Tauern, Glockner-region)

The structure and production of the testacean community were studied in various soils of the Austrian Central Alps (Hohe Tauern, Glockner area). The sampling sites (SO) are located 1900 to 2520 m above sea-level, on the average 2270 m. With exeption of site 6 the soils have a strong acid reaction. Short description of the sampling sites: SO 6: poorly developed rendsina from dolomite with cushion plants. SO 8, 16: alpine mat (Caricetum curvulae) on alpine pseudogley. SO 9: snow filled pit, alpine pseudogley. SO 10: snow filled pit, alpine pseudogley, heavily fertilized by waste water, situated only a few meters beside site 9! SO 13: alpine pasture on alpine brown earth in favourable climatic situation. These sites were analyzed 5 to 11 times during a vegetation period. Abundance and species number were estimated by direct microscopy of freshly collected water-suspended soil samples. The results of our studies concern the testacean community and are compared with the results of FOISSNER (1980) who studied the ciliate community at sites corresponding to those mentioned above.

Abundance, biomass, species number, and diversity of testacea and ciliates were very much higher in the upper soil layer (0—5 cm) than in the lower (5—10 cm). The abundance of testacea was highest in the 2—4 cm soil layer, whereas ciliates were most abundant in the 0—2 cm soil layer. The zonation of the testacean species was very similar to that known from forest soils. Abundance, biomass, and species number of testacea and ciliates were highest in the fertilized, respectively, heavily grazed sites 10 and 13, and lowest in the comparatively non fertile and climatically more extremely located sites 6 and 9. On the average, the abundance of ciliates was twice as high as of testacea. But biomass of testacea was three times higher than that of ciliates. Abundance and biomass showed very strong fluctuations during a vegetation period. The testacea usually showed two maxima: a very prominent one from the middle of August to the middle of September, and a less pronounced one in June. At these times, the ciliates often showed minimal development or a significant decrease of their abundance. Two hypotheses are proposed to explain this phenomenon. On the average, abundance and number of species of the two taxocenes were the higher the greater the water content of the soil. Similarly, the higher the abundance the higher the species number.

25 species of testacea were found. The absence or scarce occurrence of the genera *Bullinularia*, *Trigonopyxis*, *Difflugia*, and *Nebela* was noticeable. The following species and groups of species whose constancy and/or dominance were very high are characteristic for the investigated soils: *Phryganella acropodia*, *Centropyxis aerophila*-group, *Plagiopyxis*-group, *Euglypha laevis*, *Schoenbornia humicola*, *Trinema lineare*, *Trinema complanatum*, *Arcella arenaria var. compressa*, *Assulina muscorum*, and *Centropyxis elongata*. The closer the sites were each other and the more similar their nutrient situation the higher was the species identity. Site 6 showed a low species identity with the other sites. These observations coincide with those of the ciliates and they indicate that the local climate and nutrient situation (for comparison see SO 9 and 10!) are more important than large climatic influences on species number and species composition within an ecosystem. The average dominance identity of the testacean community was 60 %. This indicates a considerable homogeneity of the testacean community within the investigated area. The ciliate community was less homogeneous. Two testacean associations could be differentiated; one was characteristic for the acid, evolved soils of sites 8, 9, 10, 13 and 16, the other one for the calcareous rendsina of site 6. On the whole, our investigations confirm the classification of the testacean communities proposed by BONNET (1961, 1964) and his hypotheses that evolved grassland soils contain uniform testacean communities which are analogous to those of forest soils. Some evidences are shown which indicate that the testacea were much more successful colonizers of the soil than the ciliates.

Production was studied by the method of SCHÖNBORN (1975) at sites 6 and 16. The production was low at both sites. Relative productivity (production/standing crop) was estimated 0.7 : 1 at site 6 and 5 : 1 at site 16. *Centropyxis aerophila*, *Phryganella acropodia*, and *Plagiopyxis declivis* were the most essential producers. Their shortest interval between two divisions and the numbers of generations per month were estimated (Tab. 12). Our investigations indicate that testacea do not represent an important group in terms of energy turnover in alpine grassland soils. But among the protozoa they have the greatest significance because only very few active ciliates, flagellates, and naked amoebae occurred in freshly collected soil samples.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung
2. Abkürzungen
3. Material und Methoden
4. Ergebnisse und Diskussion
   4.1. Statik und Dynamik der Gemeinschaftsstruktur
      4.1.1. Artenbestand
      4.1.2. Artenzahl
      4.1.3. Vertikalverteilung
      4.1.4. Abundanz und Biomasse
      4.1.5. Charakterisierung der Testaceenzönose des Untersuchungsgebietes
   4.2. Produktionsbiologische Untersuchungen
   4.3. Vergleich mit der terrestrischen Ciliatenzönose
5. Zusammenfassung und Folgerungen

Dank

Literatur

1. Einleitung

Von den terricolen Protozoen sind die Testaceen die am besten bekannte Gruppe. Ihre Erforschung ist besonders in den letzten 20 Jahren stark intensiviert worden, da man erkannte, daß sie wichtige Indikatoren für allgemeine und spezielle Bodeneigenschaften sind (BONNET 1964, 1974a, SCHÖNBORN 1967, 1973, FOISSNER et al. 1980). Ihr Studium führte zu einem tieferen Verständnis allgemeiner ökologischer Probleme und der zoogeographischen Verbreitungsgeschichte der Protozoen (DECLOITRE 1953, OYE 1956, THOMAS 1960, BONNET 1964, 1975, CHARDEZ 1965, SCHÖNBORN 1964, 1966b, 1967, 1968b, FRANZ 1975b). Nur für die Testaceen ist seit längerem gesichert, daß es terribionte Arten gibt (THOMAS 1960, BONNET 1964, SCHÖNBORN 1964). Erst seit kurzem liegen Hinweise vor, daß auch autochthone Bodenciliaten existieren (FOISSNER 1980).

Die terrestrischen Testaceen sub- und hochalpiner Regionen wurden in der Schweiz von HEINIS (1920, 1937, 1959), in den Pyrenäen von BONNET (1961, 1964) und BONNET et al. (1960), in den Österreichischen Zentralalpen von LAMINGER (1970, 1971a, b, c, d, 1972a, b, 1973), in den Kanadischen Rocky Mountains von BONNET (1974b) und LOUSIER (1975, 1976) und auf Korsika von COÛTEAUX (1976a) bearbeitet. Weitere einschlägige Arbeiten, die vorwiegend faunistische Beiträge zur Kenntnis der Bodenprotozoen enthalten, sind in den Monographien von LAMINGER (1970), FRANZ (1975b) und FOISSNER (1980) angeführt.

Die oben zitierten Arbeiten von LAMINGER enthalten vorwiegend faunistische Beiträge zur sphagnicolen und bryocolen Testaceenfauna sowie jener von Sonderstandorten, so daß über die eigentlichen Bodentestaceen von Österreich bisher nur

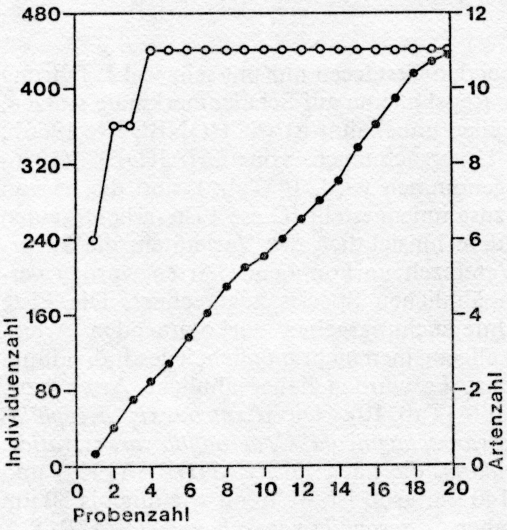
wenig bekannt war, insbesondere in quantitativer und produktionsbiologischer Hinsicht. Wir hatten im Rahmen des Österreichischen MaB-6-Programms (FRANZ 1975a) in den Jahren 1977 bis 1979 die Möglichkeit, Untersuchungen über die Ökologie und Systematik der terricolen Testaceen einiger Böden der Hohen Tauern durchzuführen. Ein vorläufiger Bericht über diese Studien wurde von FOISSNER (1979) publiziert. In dieser Arbeit erfolgt die ausführliche Darstellung der Untersuchungsergebnisse.

2. Abkürzungen

Folgende Abkürzungen werden im Text und in den Abbildungs- und Tabellenlegenden verwendet: AZ = Artenzahl, BT = Bodentiefe, BM = Biomasse, BW = Wassergehalt des Bodens in % des Trockengewichtes (Lufttrocknung!), I = Individuen, SO = Standort = Probenahmeort, TG = Trockengewicht des Bodens.

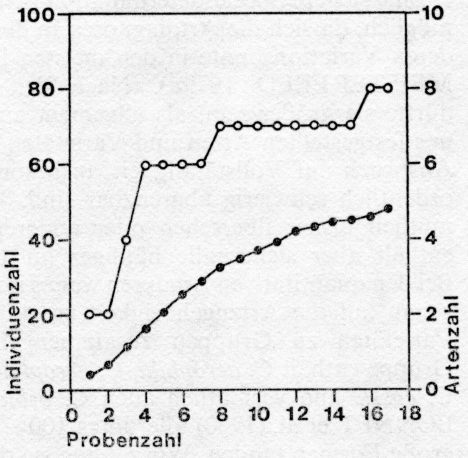
3. Material und Methoden

Die untersuchten SO 6, 8, 9, 10, 13 und 16 sind bei FOISSNER (1980) beschrieben (Kurzbeschreibung s. Zusammenfassung). Auch die Angaben zum Klima, zum Witterungsverlauf und zur Technik der Probenahme finden sich in dieser Arbeit. Die Ermittlung der Abundanz und der Artenzahl erfolgte so wie bei den Ciliaten in wäßrigen Bodensuspensionen von 0,1 bis 0,2 g frisch entnommener Erde. Die auf etwa 20 Objektträger aufgeteilte Suspension diente auch zur Bestimmung des Gruppen-Minimalareals (SCHÖNBORN 1968a). Die Abb. 1 und 2 zeigen, daß die gewählte Probenmenge einen repräsentativen Ausschnitt der Testaceenzönose enthält, da die Artenzahl bereits nach der Untersuchung von wenigen Objektträgern nicht oder nur mehr geringfügig ansteigt und die Zunahme der Individuenzahl annähernd linear erfolgt (vgl. aber Kap. 4.1.1.).



1

Abb. 1: Gruppen-Minimalareal und Individuendichte (volle Kreise) an SO 8 in 2—4 cm BT am 24. 5. 1979. Bei der Konstruktion der Kurven wurden belebte und leere Gehäuse berücksichtigt. Die Bestimmung erfolgte in 0,1 g gut durchmischtem Boden (Feuchtgewicht!), der mit 2 ml Wasser verdünnt und auf 20 Einzelproben aufgeteilt wurde.



2

Abb. 2: Gruppen-Minimalareal und Individuendichte (volle Kreise) an SO 10 in 5—10 cm BT am 5. 7. 1979. Bei der Konstruktion der Kurven wurden belebte und leere Gehäuse berücksichtigt. Die Bestimmung erfolgte in 0,1 g gut durchmischtem Boden (Feuchtgewicht!), der mit 2 ml Wasser verdünnt und auf 18 Einzelproben aufgeteilt wurde.

Die Ermittlung der Produktion und der Generationszeit der Testaceen erfolgte mit der Methode von SCHÖNBORN (1975). Statt der von ihm angegebenen 0,3 ml Boden verwendeten wir 0,2 g, die aus 10 Stichproben der Mischprobe entnommen wurden (s. FOISSNER 1980). Belebte und unbelebte Gehäuse konnten mit dieser Methode und wegen der gleichzeitig durchgeführten Bestimmung der Ciliatenabundanz (FOISSNER 1980) nicht durch Anfärben unterschieden werden. Das führte besonders bei den mit Xenosomen belegten Schalen zu Schwierigkeiten, obwohl nach einiger Erfahrung häufig eine verläßliche Entscheidung möglich war. Im Zweifelsfall wurde das Gehäuse als belebt eingestuft, da die Zählungen methodisch bedingt ohnehin Minimalwerte darstellen. Das Verhältnis lebender Tiere zu leeren Schalen lag etwa zwischen 1 :0,8 bis 1 :2,5, was annähernd den von VOLZ (1951) und SCHÖNBORN (1973) für Mull- und Moderböden angegebenen Werten entsprach (Tab. 2).

Die Berechnung der Biomasse erfolgte nach den Maßen der Gehäuse, die dazu einfachen geometrischen Körpern zugeordnet wurden. Das sich ergebende Volumen kann zahlenmäßig dem Gewicht gleichgesetzt werden, da die Dichte der Testaceen annähernd 1 beträgt.

Zur besseren Vergleichbarkeit wurden — wenn nicht anders angegeben — alle Werte auf g/TG oder 1000 g/TG bezogen. Die Umrechnung auf m^2 erfolgte auf der Basis der von FOISSNER (1980) bestimmten Bodengewichte/m^2. Die statistische Auswertung wurde mit den bei SCHWERDTFEGER (1975), MÜHLENBERG (1976) und FOISSNER (1980) angegebenen Methoden vorgenommen. Zur Determination der Arten standen neben vielen Einzelarbeiten alle älteren und neueren Monographien zur Verfügung (z. B. PENARD 1902, CASH et al. 1905—1921, DEFLANDRE 1928, 1929, 1936, HARNISCH 1958, THOMAS 1958, BONNET et al. 1960, DECLOITRE 1962, 1976a, b, 1977a, b, 1978, 1979, GROSPIETSCH 1965, SCHÖNBORN 1966b).

Die Terminologie richtet sich im wesentlichen nach SCHWERDTFEGER (1975), FRANZ (1975b) und SCHÖNBORN (1966b, 1967).

4. Ergebnisse und Diskussion

4.1. Statik und Dynamik der Gemeinschaftsstruktur

4.1.1. *Artenbestand*

Eine sichere Speciesdetermination ist bei den Testaceen nur mit sehr viel Erfahrung möglich, da sich die Artdiagnosen in der Regel alleine auf Schalenmerkmale stützen, deren Variationsbreite in den meisten Fällen unbekannt ist (SCHÖNBORN 1966b, MEISTERFELD 1979a). Nach den Untersuchungen von CHARDEZ (1956) dürfte sie größer sein, als allgemein angenommen wird. In Tab. 1 sind die 25 von uns festgestellten Arten und Varietäten zusammengestellt. Diese Liste erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit, insbesondere hinsichtlich der Varietäten, die außerordentlich schwierig abgrenzbar sind. Vereinzelt vorkommende Arten wurden vermutlich bisher übersehen oder anderen ähnlichen Species zugerechnet. Die Liste enthält aber sicher alle häufiger im Untersuchungsgebiet vorkommenden Arten. Bei den quantitativen Analysen war es im allgemeinen nicht möglich, jedes Individuum genau auf die Artzugehörigkeit zu prüfen. Es wurden daher ähnliche Arten bzw. Varietäten zu Gruppen zusammengefaßt (Tab. 10). Die *Centropyxis aerophila*-Gruppe enthält *C. aerophila*, *C. aerophila var. sphagnicola*, *C. aerophila var. sylvatica*, *C. cassis* und vermutlich auch *C. orbicularis*, die nach DEFLANDRE (1929) und BONNET et al. (1960) allerdings 100—140 µm groß ist, während wir nur bis 80 µm große Formen fanden. Wir zählten sie daher *C. aerophila var. sphagnicola* zu. ROSA (1958) und SCHÖNBORN (1966c) stellten allerdings nur etwa 80 µm große Formen zu *C. orbicularis*. Auf die Schwierigkeiten bei der Abgrenzung dieser Arten wies bereits HEAL (1961) hin. Mit VOLZ (1929) und BARTOŠ (1940) stimmen wir darin überein, daß *Trinema lineare* und *T. enchelys* bzw. *Assulina muscorum* und *A. seminulum* kaum zu trennen sind. Zwischen diesen „Arten" fanden wir alle nur möglichen Übergänge. Die *Plagiopyxis*-Gruppe enthält *P. declivis*, *P. callida*, *P. minuta* und vielleicht auch *P. penardi*.

Die Artenliste erscheint im Vergleich zu manchen anderen (z. B. HEINIS 1959, BONNET et al. 1960, SCHÖNBORN 1973, BONNET 1974b) wenig umfangreich, auch wenn man annimmt, daß einige Species übersehen wurden. Dies ist vermutlich darauf zurückzuführen, daß die sechs SO ziemlich nahe nebeneinander liegen und mit Ausnahme von SO 6 eine vergleichsweise einheitliche Bodenbeschaffenheit aufweisen. Daß sie weitgehend vollständig ist, glauben wir daraus entnehmen zu können, daß die Gesamtartenzahl jedes SO (Tab. 1) ungefähr gleich hoch ist wie jene, die andere Autoren an einzelnen SO feststellten (z. B. HEINIS 1920, 1937, 1959, SCHÖNBORN 1966a, c, 1973, LAMINGER 1972a, LOUSIER 1976, BONNET 1974b). Die bei den quantitativen Analysen in 0—5, 5—10 bzw. 0—10 cm BT festgestellten Artenzahlen waren dagegen ziemlich niedrig (Tab. 3—8), was wir darauf zurückführen, daß ein Teil der akzidentiellen Arten hier wegen der nach unten rasch abnehmenden Individuen- und Artenzahl nicht erfaßt wurde. Bei feinerer Abstufung der Probennahme fanden sich in den oberen Bodenschichten beträchtlich mehr Arten (Tab. 3b, 4b) und das Minimalareal war bedeutend kleiner (vgl. Abb. 1 mit Abb. 2).

Im Artenspektrum fällt auf, daß die leicht erkennbaren und daher sicher nicht übersehenen oder falsch identifizierten Gattungen *Bullinularia*, *Trigonopyxis*, *Difflugia* und *Nebela* fehlen oder nur sehr selten vorkommen. Ein Zurücktreten hochspezialisierter Centropyxiden stellten auch DIXON (1939) in Böden von Ostgrönland und SCHÖNBORN (1966a) in Spitzbergen fest. In einigen von HEAL (1965) unter-

Tab. 1: Artenliste der Testaceen mit Angabe der Fundorte. + = nachgewiesen, − = nicht nachgewiesen

Species	Standorte 6	8	9	10	13	16
Arcella arenaria var. compressa CHARDEZ	+	+	−	+	+	+
Arcella gibbosa PENARD	−	−	−	−	+	−
Assulina muscorum GREEFF	−	+	+	+	+	+
Assulina seminulum (EHRENBERG)	−	+	+	+	+	+
Centropyxis aerophila DEFLANDRE	+	+	+	+	+	+
Centropyxis aerophila var. sphagnicola DEFLANDRE	+	+	+	+	+	+
Centropyxis aerophila var. sylvatica DEFLANDRE	+	+	+	+	+	+
Centropyxis cassis (WALLICH)	+	+	+	+	−	+
Centropyxis elongata (PENARD)	+	+	−	+	+	+
Corythion dubium TARANEK	−	+	−	+	−	−
Corythion pulchellum PENARD	−	−	−	−	−	+
Cyclopyxis ambigua BONNET et THOMAS	−	−	−	+	−	−
Cyclopyxis kahli DEFLANDRE	+	−	−	−	+	−
Euglypha ciliata (EHRENBERG)	−	+	−	−	+	+
Euglypha laevis (EHRENBERG)	+	+	+	+	+	+
Euglypha rotunda WAILES et PENARD	−	+	−	+	+	−
Nebela sp.	−	−	−	+	−	−
Phryganella acropodia (HERTWIG et LESSER)	+	+	+	+	+	+
Plagiopyxis callida PENARD	−	+	+	+	+	+
Plagiopyxis declivis THOMAS	−	+	+	+	+	+
Plagiopyxis minuta BONNET	−	−	−	−	+	−
Schoenbornia humicola (SCHÖNBORN)	+	+	+	+	+	+
Tracheleuglypha dentata (VEJDOVSKY)	−	+	−	+	+	+
Trinema complanatum PENARD	−	+	+	+	+	+
Trinema lineare PENARD	+	+	+	+	+	+
Gesamtartenzahl	11	19	13	20	20	18

suchten Böden der Süd-Orkney Inseln fehlte neben den hochspezialisierten Centropyxiden auch die *Nebela-Heleopera-Hyalosphenia*-Gruppe. Wir fanden vereinzelt eine *Nebela* sp. nur an dem durch Abwässer beeinflußten SO 10. *Trigonopyxis* wurde auch von HEINIS (1920, 1937), LAMINGER (1971d, 1972a) und LOUSIER (1976) nicht festgestellt. HEINIS (1959) meldete sie allerdings später von verschiedenen terrestrischen Biotopen der hochalpinen Stufe. Da die speziellen Lebensansprüche dieser Gattungen bzw. Arten noch nicht genügend bekannt sind, kann derzeit keine Begründung für ihr seltenes Vorkommen in diesen Böden gegeben werden. BAMFORTH (1971) fand *Nebela* in Böden wärmerer Klimate seltener. Dieses nur mit Kulturmethoden gewonnene Resultat deckt sich mit den Freilandbeobachtungen von LAMINGER (1972a), nicht aber mit unseren und den oben zitierten Befunden.

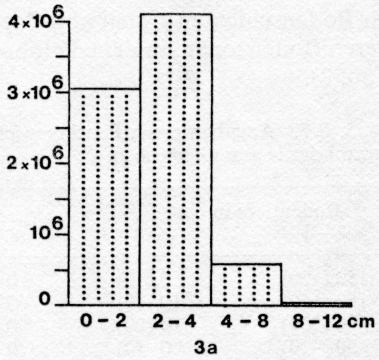
4.1.2. *Artenzahl*

Die Artenzahlen der sechs SO unterschieden sich mit dem x^2-Text nicht signifikant voneinander (Tab. 1). Dennoch war die Tendenz offensichtlich, daß an den pedologisch und klimatologisch extremeren und vergleichsweise nährstoffarmen SO 6 und 9 weniger Arten auftraten als an den SO 8, 10, 13 und 16. Die höchsten Artenzahlen wiesen der durch Abwässer eutrophierte SO 10 und die klimatisch begünstigte Almweide im Guttal auf. SO 10 liegt nur wenige Meter neben SO 9 und apert etwa zur selben Zeit aus! Es ist daher offensichtlich, daß innerhalb eines Ökosystems klimatische Faktoren auf die Zusammensetzung der Testaceenzönose weniger Einfluß nehmen als pedologische (vgl. FOISSNER 1980). In diesem Fall dürfte das durch die Düngung deutlich gesteigerte Pflanzenwachstum, das zur Ausbildung eines bis 10 cm dicken, mit wenig bis gut zersetzten Streuresten durchsetzten Wurzelfilzes führte, die reiche Entwicklung der Testaceen begünstigt haben (vgl. Kap. 4.1.4.). Da im Durchschnitt aber auch eine positive Korrelation zwischen BW und AZ festgestellt wurde (Tab. 9), war eine Entscheidung, ob der hohe BW oder das reichlichere Nahrungsangebot im dicken Wurzelfilz ihre Entwicklung begünstigte, nicht möglich.

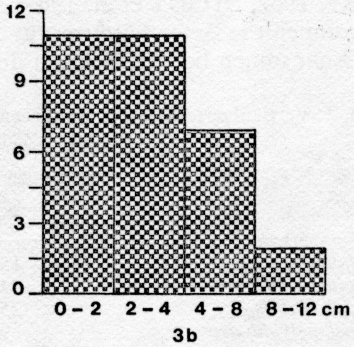
4.1.3. *Vertikalverteilung*

Die Siedlungsdichte und die Artenzahl waren an allen SO in 0—5 cm BT höher bis sehr viel höher als in 5—10 cm BT (Abb. 3a, b, 4a, b, Tab. 2, 4, 6, 7). Es ist also hauptsächlich die stark durchwurzelte, mit noch wenig mineralisiertem Material angereicherte Bodenzone besiedelt, was sich mit den Befunden von STOUT (1958) und BAMFORTH (1971) deckt. Auch in Waldböden nimmt die Individuen- und Artenzahl mit zunehmender Mineralisierung des Bodens sehr rasch stark ab (VOLZ 1951, ROSA 1957, SCHÖNBORN 1962, STOUT 1963). Die dicht besiedelte Zone ist in Waldböden allerdings meist etwa doppelt so hoch wie in den Graslandböden des Glocknergebietes (vgl. SCHÖNBORN 1962, COÛTEAUX 1972).

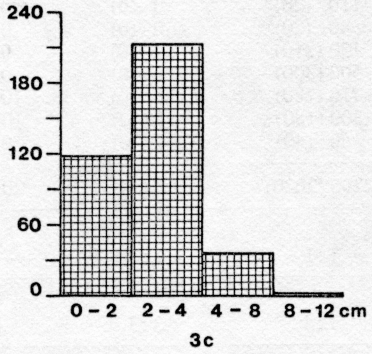
Eine etwas feinere Abstufung der Probenahme zeigte weitere Einzelheiten (Abb. 3a—d, 4a—c und Abb. 1b in FOISSNER 1979). Die größte Individuenzahl trat in 2—4 cm BT auf. Die Bodenschicht von 0—2 cm war etwas geringer besiedelt. Dafür dürften das mangelnde Nahrungsangebot wegen der noch wenig zersetzten Streu und eine erhöhte Mortalität in Folge der sich oft sehr rasch stark verschlechternden Wetterverhältnisse verantwortlich gewesen sein. Auf die zweite Möglichkeit wies die Beobachtung hin, daß der Anteil unbelebter Schalen in 0—2 cm BT am größten war (Tab. 2), was in Waldböden nicht der Fall ist (VOLZ 1951). Die Stratigrafie der Arten war sehr ähnlich wie die von Waldböden bekannte (VOLZ 1951, SCHÖN-



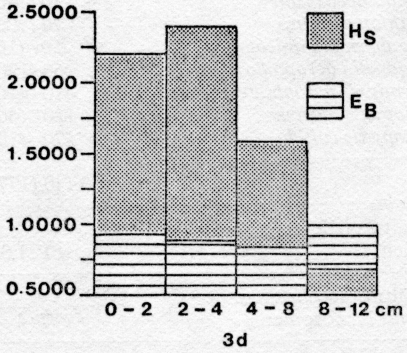
3a



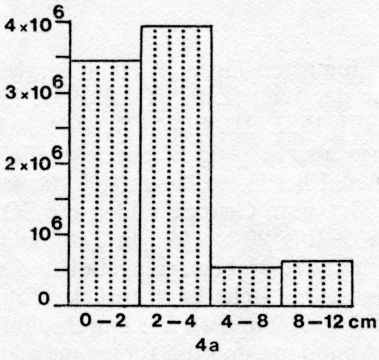
3b



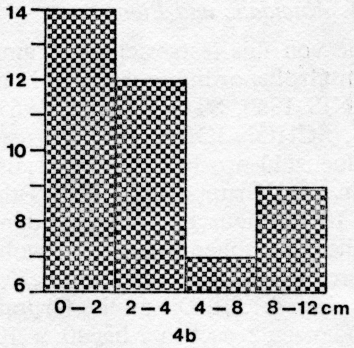
3c



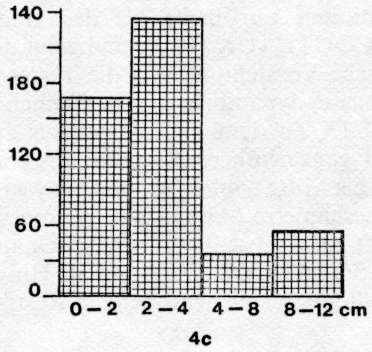
3d



4a



4b



4c

Abb. 3 a—d, 4 a—c: Vertikalverteilung der Testaceen an den SO 8 und 10 am 24. 5. 1979 bzw. am 13. 6. 1979. Nur belebte Schalen berücksichtigt. Die Abszisse gibt bei allen Diagrammen die BT in cm an. 3 a, 4 a: I/1000 g TG. 3 b, 4 b: ungefähre Artenzahl. 3 c, 4 c: BM in mg/1000 g TG. 3 d: Diversität (H_S) und Evenness (E_B), berechnet nach MÜHLENBERG (1976). Der BW ist in den Abb. 3 c, 4 c von FOISSNER (1980) dargestellt.

BORN 1962, STOUT et al. 1967). In den oberen Bodenschichten traten abgeflachte, xenosomenlose Arten häufiger auf als in den unteren Bodenzonen, in denen globoide, mit Xenosomen behaftete Arten dominierten (Tab. 2).

Tab. 2: Vertikalverteilung der Testaceen an SO 8 am 24. 5. 1979 Angaben pro g Feuchtgewicht. Die eingeklammerten Werte geben die Anzahl der leeren Gehäuse an

	Bodentiefe in cm			
	0–2	2–4	4–8	8–12
Trinema lineare	150 (50)	150 (120)	0 (0)	0 (0)
Trinema complanatum	140 (100)	160 (150)	10 (0)	0 (0)
Euglypha laevis	250 (220)	80 (200)	10 (20)	0 (0)
Tracheleuglypha dentata	90 (120)	50 (0)	0 (0)	0 (0)
Assulina muscorum	30 (190)	110 (20)	0 (0)	0 (0)
Corythion dubium	70 (100)	40 (20)	0 (0)	0 (0)
Schoenbornia humicola	50 (10)	130 (210)	20 (0)	0 (0)
Phryganella acropodia	60 (120)	500 (300)	110 (10)	0 (0)
Centropyxis aerophila-Gruppe	410 (810)	710 (780)	120 (40)	10 (10)
Plagiopyxis declivis	120 (40)	300 (180)	90 (10)	10 (10)
Plagiopyxis callida	70 (10)	60 (40)	0 (0)	0 (0)
Σ	1440 (1770)	2290 (2020)	360 (80)	20 (20)
Verhältnis belebter : leerer Schalen	~ 1 : 1,3	~ 1 : 1	~ 1 : 0,2	~ 1 : 1
Verhältnis der Arten ohne und mit Xenosomen	7 : 4	7 : 4	3 : 3	0 : 2

4.1.4. *Abundanz und Biomasse*

Die von uns festgestellten Abundanzen und Biomassen lagen in einer vergleichbaren Größenordnung wie jene in anderen Böden der Welt (z. B. VOLZ 1951, 1967, HEINIS 1959, STOUT et al. 1967, BAMFORTH 1971, HEAL 1971, PUSSARD 1971, SCHÖNBORN 1973). Insgesamt waren sie eher niedrig. Zieht man die Individuenzahl pro Flächeneinheit als Klassenmerkmal heran, so lassen sich die sechs SO in zwei Gruppen einteilen (Tab. 9, Abb. 5). Die erste Gruppe bilden die SO 13 und 10 mit Durchschnittsabundanzen zwischen 50 bis 90 $\times$ 10^6 I/m^2. Diese vergleichsweise hohen Werte sind wohl auf das reichlichere Nahrungsangebot und den höheren BW sowie an SO 13 auch auf die günstige klimatische Lage zurückzuführen (vgl. Kap. 4.1.2.). Die zweite Gruppe bilden die SO 6, 8, 9 und 16 mit Durchschnittsabundanzen zwischen 7 bis 40 $\times$ 10^6 I/m^2. Die Abundanz und die Biomasse zeigten im Verlaufe einer Vegetationsperiode Fluktuationen um mehr als das 10fache (Abb. 5). Das deckt sich mit den Befunden von COUTEAUX (1969) und zeigt deutlich, daß man durch Einzelproben eine ganz falsche Vorstellung über die Testaceenbesiedlung eines SO bekommen kann. Die Biomassendynamik war sehr ähnlich der Abundanzdynamik, die mit Ausnahme von SO 13, an dem nur ein starkes Juni-Maximum auftrat, an allen SO im großen und ganzen übereinstimmte. Es traten zwei Maxima auf: ein größeres von Mitte August bis Mitte September und ein weniger stark ausgeprägtes im Juni, kurz nach der Schneeschmelze (Abb. 5). Bemerkenswert war der gut übereinstimmende Abundanzverlauf an den sehr nahe nebeneinander liegenden, im Jahre 1977 bzw. 1978 untersuchten SO 16 bzw. 8. Das kann als Hinweis dafür gewertet werden, daß die angewandte Methode ausreichend genaue Resultate

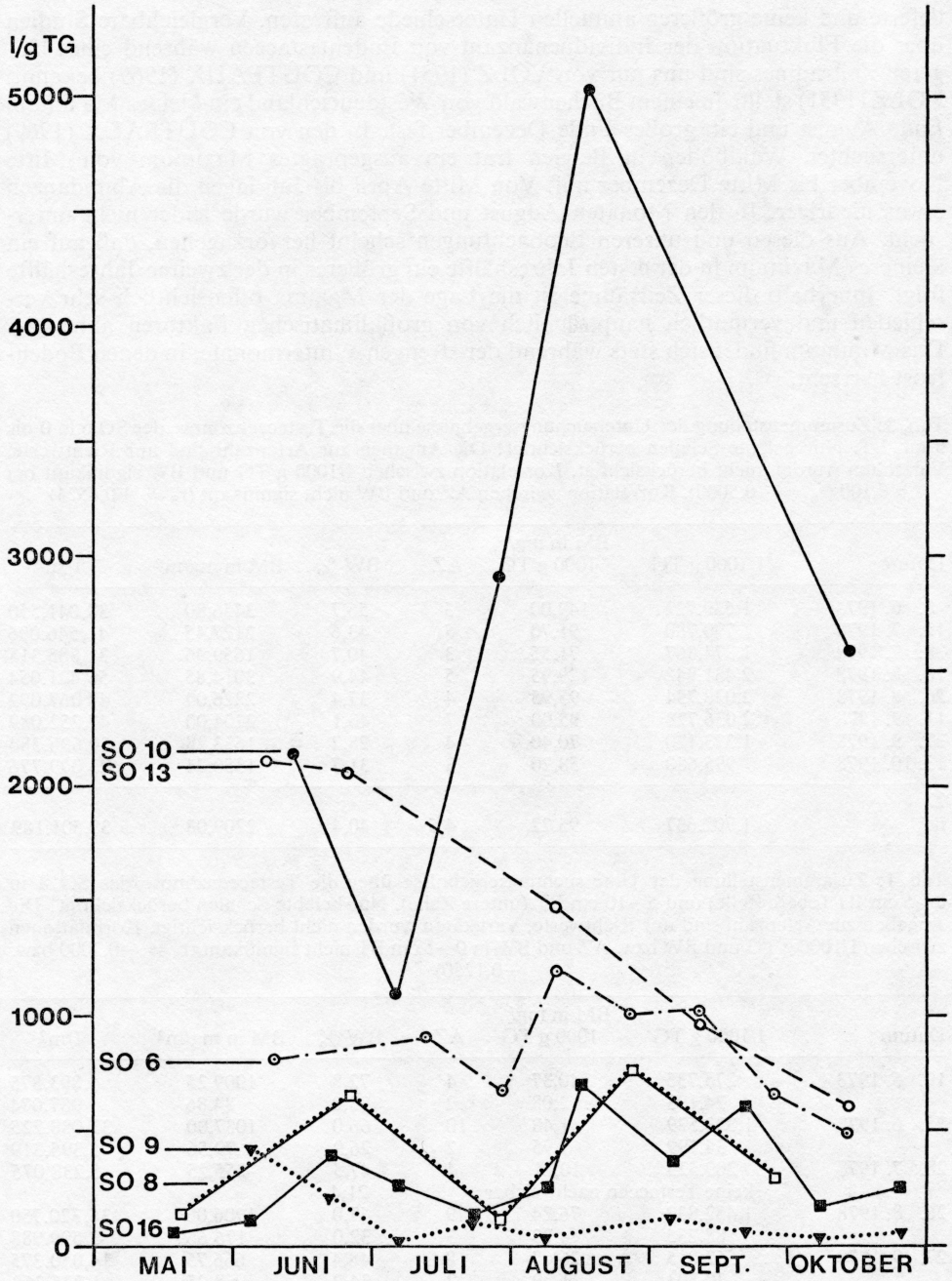


Abb. 5: Abundanzdynamik der Testaceen an den untersuchten SO. Zur besseren Vergleichbarkeit sind so wie in Tab. 9 alle Werte auf eine BT von 0—10 cm bezogen.

lieferte und keine größeren annuellen Unterschiede auftraten. Vergleichbare Studien über die Fluktuation der Individuenanzahl von Bodentestaceen während eines längeren Zeitraumes sind uns nur von VOLZ (1951) und COÛTEAUX (1969) bekannt. VOLZ (1951) stellte in einem Buchenwald von Westdeutschland ein kleines Maximum Ende August und ein großes Ende Dezember fest. In den von COÛTEAUX (1969) untersuchten Waldböden in Belgien trat ein ausgeprägtes Maximum von Mitte November bis Mitte Dezember auf. Von Mitte April bis Juli lagen die Abundanzen etwas niedriger. In den Monaten August und September wurde leider nicht untersucht. Aus diesen und unseren Beobachtungen scheint hervorzugehen, daß auf ein kleineres Maximum in der ersten Jahreshälfte ein größeres in der zweiten Jahreshälfte folgt. Innerhalb dieser Zeiträume ist die Lage der Maxima offensichtlich sehr verschieden und vermutlich hauptsächlich von großklimatischen Faktoren abhängig. Das Minimum findet sich stets während der strengen Wintermonate, in denen Bodenfrost herrscht.

Tab. 3: Zusammenstellung der Untersuchungsergebnisse über die Testaceenzönose des SO 6 in 0 bis 5 cm BT. Nur belebte Schalen berücksichtigt! Die Angaben zur Artenzahl sind nur Richtwerte, Varietäten wurden nicht berücksichtigt. Korrelation zwischen I/1000 g TG und BW signifikant bei α 0,100 (r_S = +0,5000). Korrelation zwischen AZ und BW nicht signifikant (r_S = +0,4524)

Datum	I/1000 g TG	BM in mg/ 1000 g TG	AZ	BW %	BM in mg/m²	I/m²
8. 6. 1978	1,639.722	149,00	5	56,7	3456,80	38,041.550
12. 7. 1978	1,790.780	91,70	5	43,6	2127,45	41,546.096
28. 7. 1978	1,374.367	71,55	3	40,7	1659,96	31,885.314
10. 8. 1978	2,431.942	129,95	5	44,9	3014,85	56,421.054
26. 8. 1978	2,028.754	95,95	4	37,4	2226,04	47,067.092
11. 9. 1978	2,036.728	95,00	7	40,1	2204,00	47,252.089
27. 9. 1978	1,323.120	70,40	4	28,2	1633,28	30,696.384
13. 10. 1978	995.680	58,20	3	31,7	1350,24	23,099.776
Σ						
$\bar{n}$	1,702.637	95,22	4,5	40,4	2209,08	39,501.189

Tab. 4: Zusammenstellung der Untersuchungsergebnisse über die Testaceenzönose des SO 8 in 0—5 cm BT (obere Zeile) und 5—10 cm BT (untere Zeile). Nur belebte Schalen berücksichtigt! Die Angaben zur Artenzahl sind nur Richtwerte, Varietäten wurden nicht berücksichtigt. Korrelationen zwischen I/1000 g TG und BW bzw. AZ und BW in 0—5 cm BT nicht signifikant (r_S = −0,3000 bzw. −0,1250)

Datum	I/1000 g TG	BM in mg/ 1000 g TG	AZ	BW %	BM in mg/m²	I/m²
19. 5. 1978	275.735	40,37	4	72,8	1009,25	6,893.375
	24.193	2,08	2	38,0	84,86	987.074
25. 6. 1978	1,323.529	41,48	10	66,0	1037,00	33,088.225
	34.199	1,95	2	26,9	79,56	1,395.319
28. 7. 1978	209.523	10,21	4	47,5	255,25	5,238.075
	keine Testaceen nachweisbar			21,4		
26. 8. 1978	1,452.830	76,24	9	47,0	1906,00	36,320.750
	88.235	4,33	3	32,0	176,66	3,599.988
27. 9. 1978	562.015	26,67	8	48,4	666,75	14,050.375
	30.303	1,69	2	34,0	68,95	1,236.362
Σ	764.726	38,99	7,0	56,3	974,85	19,118.160
$\bar{n}$	35.386	2,01	1,8	30,5	82,01	1,443.749

Tab. 5: Zusammenstellung der Untersuchungsergebnisse über die Testaceenzönose des SO 9 in 0—10 cm BT. Nur belebte Schalen berücksichtigt! Die Angaben zur Artenzahl sind nur Richtwerte, Varietäten wurden nicht berücksichtigt. Korrelationen zwischen I/1000 g TG und BW bzw. AZ und BW nicht signifikant (r_s = +0,4152 bzw. +0,0909)

Datum	I/1000 g TG	BM in mg/ 1000 g TG	AZ	BW %	BM in mg/m²	I/m²
4. 6. 1977	428.570	27,35	3	44,0	1706,64	26,742.768
21. 6. 1977	230.200	13,05	4	45,7	814,32	14,364.480
6. 7. 1977	25.000	1,60	2	31,8	99,84	1,560.000
22. 7. 1977	90.090	4,10	2	33,1	255,84	5,621.616
8. 8. 1977	33.510	1,95	3	25,4	121,68	2,091.024
15. 8. 1977	55.560	3,65	6	28,0	227,76	3,466.944
5. 9. 1977	104.480	3,75	3	33,0	234,00	6,519.552
21. 9. 1977	62.500	2,35	2	28,0	146,64	3,900.000
7. 10. 1977	35.410	1,45	2	29,4	90,48	2,209.584
25. 10. 1977	65.960	3,73	3	24,2	232,75	4,115.904
Σ						
n̄	113.128	6,30	3,0	32,3	393,00	7,059.187

Tab. 6: Zusammenstellung der Untersuchungsergebnisse über die Testaceenzönose des SO 10 in 0—5 cm BT (obere Zeile) und 5—10 cm BT (untere Zeile). Nur belebte Schalen berücksichtigt! Die Angaben zur Artenzahl sind nur Richtwerte, Varietäten wurden nicht berücksichtigt. Korrelationen zwischen I/1000 g TG und BW bzw. AZ und BW in 0—5 cm BT nicht signifikant (r_s = +0,2000 bzw. +0,5250)

Datum	I/1000 g TG	BM in mg/ 1000 g TG	AZ	BW %	BM in mg/m²	I/m²
13. 6. 1979	3,693.680	201,98	15	68,0	2585,34	47,279.104
	592.578	48,78	3	48,0	1639,01	19,910.620
5. 7. 1979	1,823.529	141,22	10	49,0	1807,62	23,343.171
	397.058	31,04	2	32,0	1042,94	13,341.148
28. 7. 1979	4,622.222	237,66	16	55,0	3042,05	59,164.442
	1,245.901	64,58	4	39,0	2169,89	41,862.273
17. 8. 1979	8,972.222	641,10	14	64,0	8206,08	114,843.441
	1,362.318	61,17	3	31,0	2055,31	45,773,884
13. 10. 1979	4,086.206	179,58	14	42,0	2298,62	52,303.437
	1,142.857	57,61	4	38,0	1935,73	38,399.995
Σ	4,639.572	280,31	13,8	55,6	3587,94	59,386.719
n̄	948.142	52,64	3,2	37,6	1768,58	31,857.584

Die Korrelationen zwischen aktueller Bodenfeuchtigkeit und Abundanz bzw. Artenzahl waren nur an SO 6 signifikant (Tab. 3). Sinnvolle Beziehungen zwischen diesen Parametern waren auch nicht zu erwarten, da wegen der sich im Glocknergebiet oft sehr rasch ändernden Wetterverhältnisse aus Einzelproben keine repräsentativen Werte für den BW gewonnen werden können (vgl. FOISSNER 1980). Diese Ansicht wurde dadurch erhärtet, daß sich bei den einheitlich auf 10 cm BT umgerechneten Durchschnittswerten signifikante Korrelationen zwischen diesen Parametern ergaben (Tab. 9). Die Zunahme der Individuen- und Artenzahl mit steigendem durchschnittlichen Wassergehalt des Bodens deckt sich mit den experimentellen Freilanduntersuchungen von LOUSIER (1974a, b). Die von SANDON (1927) ausgesprochene Vermutung, daß die Artenzahl ein grober Indikator für die Abundanz ist, erscheint durch die vorliegenden Untersuchungen bestätigt (Tab. 9).

Tab. 7: Zusammenstellung der Untersuchungsergebnisse über die Testaceenzönose des SO 13 in 0—2 cm BT (obere Zeile) und 2—10 cm BT (untere Zeile). Nur belebte Schalen berücksichtigt! Die Angaben zur Artenzahl sind nur Richtwerte, Varietäten wurden nicht berücksichtigt. Korrelationen zwischen I/1000 g TG und BW bzw. AZ und BW in 0—2 cm BT nicht signifikant (r_S = +0,3000 bzw. 0,0000)

Datum	I/1000 g TG	BM in mg/ 1000 g TG	AZ	BW %	BM in mg/m²	I/m²
8. 6. 1978	3,460.000	215,49	8	50,0	1723,92	27,680.000
	802.000	51,20	9	30,0	3604,48	56,460.800
25. 6. 1978	3,412.000	226,21	10	55,8	1809,68	27,296.000
	728.155	48,00	9	38,2	3379,20	51,262.112
10. 8. 1978	2,647.059	204,92	9	66,0	1639.36	21,176.472
	289.855	26,10	4	37,9	1837,44	20,405.792
11. 9. 1978	1,666.666	102,11	9	50,8	816,88	13,333.328
	274.567	14,44	5	30,8	1016,58	19,329.516
13. 10. 1978	1,098.696	57,04	10	46,3	456,32	8,789.568
	82.759	4,55	5	27,5	320,32	5,826.233
Σ	2,456.884	161,15	9,2	53,8	1289,23	19,655.073
n̄	435.467	28,86	6,4	32,9	2031,60	30,656.891

Tab. 8: Zusammenstellung der Untersuchungsergebnisse über die Testaceenzönose des SO 16 in 0—10 cm BT. Nur belebte Schalen berücksichtigt! Die Angaben zur Artenzahl sind nur Richtwerte, Varietäten wurden nicht berücksichtigt. Korrelationen zwischen I/1000 g TG und BW bzw. AZ und BW nicht signifikant (r_S = −0,1000 bzw. +0,0796)

Datum	I/1000 g TG	BM in mg/ 1000 g TG	AZ	BW %	BM in mg/m²	I/m²
17. 5. 1977	65.000	3,22	4	60,3	211,88	4,277.000
4. 6. 1977	117.180	5,90	5	35,2	388,22	7,710.444
21. 6. 1977	402.250	27,34	4	31,4	1798,97	26,468.050
6. 7. 1977	262.350	12,95	5	37,2	852,11	17,262.630
22. 7. 1977	147.600	7,05	4	39,0	463,89	9,712.080
8. 8. 1977	231.280	13,86	7	37,4	900,14	15,218.224
15. 8. 1977	717.200	41,47	6	38,6	2728,73	47,191.760
5. 9. 1977	387.400	24,64	7	33,0	1621,30	25,490.920
21. 9. 1977	614.400	33,94	7	48,0	2233,25	40,427.520
7. 10. 1977	182.000	10,69	5	29,0	703,40	11,975.600
25. 10. 1977	240.900	13,89	5	31,6	913,96	15,851.220
Σ						
n̄	306.142	17,72	5,4	38,2	1165,08	20,144.132

Tab. 9: Einheitlich auf eine BT von 0—10 cm transformierte Werte der Durchschnittswerte der SO 6, 8, 9, 10, 13, 16 (vgl. Tab. 3—8). SO 6 ist in 5—10 cm BT nur mehr sehr gering besiedelt, weshalb nur die Werte von 0—5 cm BT berücksichtigt wurden. Korrelationen zwischen I/1000 g TG und BW bzw. AZ und BW signifikant bei α 0,025 bzw. bei α 0,010 (r_S = +0,8286 bzw. +0,8857). Korrelation zwischen I/1000 g TG und AZ signifikant bei α 0,025 (r_S = +0,8286)

SO	Proben- zahl	I/1000 g TG	BM in mg/ 1000 g TG	AZ	BW %	BM in mg/m²	I/m²
6	8	851.318	47,61	4,5	40,4	2209,08	39,501.189
8	5	400.056	20,50	7,0	43,4	1056,86	20,561.909
9	10	113.128	6,30	3,0	32,3	393,00	7,059.187
10	5	2,793.857	166,48	13,8	46,6	5356,52	91,244.303
13	5	1,446.175	95,00	9,2	43,3	3320,83	50,311.964
16	11	306.142	17,72	5,4	38,2	1165,08	20,144.132
Σ							
n̄		985.113	58,93	7,1	40,7	2250,23	38,137.114

4.1.5. *Charakterisierung der Testaceenzönose des Untersuchungsgebietes*

Zur Abgrenzung und Charakterisierung von Zönosen existiert weder bei der Makrofauna (BALOGH 1958, SCHWERDTFEGER 1975, FRANZ 1975b) noch bei der Mikrofauna (HARNISCH 1925, JUNG 1942, BONNET 1964, SCHÖNBORN 1973, LOUSIER 1975, MEISTERFELD 1979b) ein allgemein anerkanntes Verfahren. Häufig benützt werden die zönologischen Parameter Konstanz, Individuendominanz, Artenidentität, Dominantenidentität und Koordination.

Der durchschnittliche Aufbau der Testaceenzönose ist aus Tab. 10 ersichtlich. Danach können die mit einer überdurchschnittlich hohen Konstanz und/oder Individuendominanz vorkommenden Arten bzw. Artengruppen *Phryganella acropodia*, *Centropyxis aerophila*-Gruppe, *Plagiopyxis*-Gruppe, *Euglypha laevis*, *Schoenbornia humicola*, *Trinema lineare*, *Trinema complanatum*, *Arcella arenaria*, *Assulina muscorum* und *Centropyxis elongata* als charakteristisch für die untersuchten Böden eingestuft werden. Es sind zum Großteil Arten bzw. Artengruppen, die auch in vielen anderen mitteleuropäischen Böden mittlerer bis starker Azidität häufig auftreten (BONNET 1964). Nach der hohen Konstanz und Dominanz der *Centropyxis aerophila*-Gruppe und der Plagiopyxidae tritt zumindest im Bereich des Wurzelfilzes als Humusform vorwiegend Moder bis Rohhumus auf (BONNET 1961, 1964, SCHÖNBORN 1973).

LAMINGER (1972a) stellte in verschiedenen terrestrischen Biotopen in der Umgebung von Obergurgl einen ganz anderen Aufbau der Testaceenzönose fest. Nach ihren Befunden besitzt *Trinema lineare* die höchste Konstanz und Individuendominanz. *Phryganella acropodia*, *Arcella arenaria* und *Plagiopyxis* stellte sie überhaupt nicht fest! Selbst wenn man berücksichtigt, daß ihre Proben wohl hauptsächlich der Streuschicht entstammen, sind diese vorerst nicht erklärbaren Unterschiede deshalb bemerkenswert, weil sie viele *Nebela*-Arten fand, die wir nicht fest-

Tab. 10: Konstanz und Individuendominanz. Es wurden nur belebte Schalen berücksichtigt, und zwar aus allen untersuchten Schichten (0—2 cm, 0—5 cm, 5—10 cm, 0—10 cm BT). K = Konstanz, ID = Individuendominanz

Species	Standorte 6		8		9		10		13		16	
	K	ID	K	ID	K	ID	K	ID	K	ID	K	ID
Phryganella acropodia	100	30,0	100	28,0	100	49,0	100	30,8	100	17,4	100	60,4
Centropyxis aerophila-Gruppe	100	62,4	100	30,4	54,5	12,7	100	29,3	100	30,5	100	18,1
Plagiopyxis declivis, *P. callida*, *P. minuta*			80,0	6,6	63,6	28,2	100	4,4	100	9,3	90,9	11,5
Euglypha laevis, *E. ciliata*	12,5	0,1	80,0	9,4	18,2	4,0	60,0	1,5	100	12,7	81,8	5,0
Schoenbornia humicola	62,5	0,6	80,0	3,3	18,2	2,0	100	8,1	20,0	0,5	45,4	1,7
Cyclopyxis kahli	100	5,5					100	3,0	100	7,8		
Trinema lineare	12,5	0,1	40,0	1,9	9,1	0,7	100	5,4	100	0,6	18,2	0,5
Trinema complanatum			40,0	2,2	9,1	0,7	100	6,4	80,0	8,8	45,4	1,7
Arcella arenaria var. compressa	50,0	0,7	40,0	1,1			40,0	0,4	60,0	1,5	9,1	0,2
Assulina muscorum, *A. seminulum*			80,0	5,8	18,2	2,7	80,0	0,6			18,2	0,5
Centropyxis elongata	12,5	0,6	20,0	10,2			100	4,1	20,0	0,2	9,1	0,2
Euglypha rotunda			40,0	1,1			80,0	2,3	20,0	0,6		
Tracheleuglypha dentata							20,0	0,3	100	9,8		
Cyclopyxis ambigua							100	2,2				
Corythion dubium							80,0	0,9				
Nebela sp.							40,0	0,2				
Arcella gibbosa									20,0	0,3		
Corythion pulchellum											9,1	0,2

stellten. Dagegen ähnelt die Testaceenfauna der von HEINIS (1920, 1937, 1959) untersuchten terrestrischen Biotope in hochalpinen Regionen der Schweiz offensichtlich sehr der des Glocknergebietes. Beim Vergleich der Artenlisten ist zu beachten, daß früher die dornenlosen *Centropyxis*-Arten noch unter *Difflugia constricta* zusammengefaßt wurden.

Die Abgrenzung von Assoziationen kann mit der Dominanten- und der Artenidentität durchgeführt werden. Setzt man so wie MEISTERFELD (1979b) als Grenze etwa 50 % Dominantenidentität, dann ergeben sich zwei Gruppen: SO 6 und SO 8, 9, 10, 13 und 16 (Abb. 6). Noch klarer kommt dies bei der Artenidentität zum Ausdruck. Hier weist SO 6 zu allen anderen SO die geringste Ähnlichkeit auf (Abb. 7). Im Artenspektrum dieses SO ist besonders das Fehlen der Plagiopyxidae und die hohe Individuendominanz der Centropyxidae auffällig (Tab. 10). Somit können im Untersuchungsgebiet zumindest zwei Assoziationen abgegrenzt werden, von denen die eine (*Phryganella acropodia*, *Centropyxis aerophila*-Gruppe, *Plagiopyxis*-Gruppe, *Euglypha laevis*, *Trinema complanatum*) für die sauren, entwickelten Böden der SO 8, 9, 10, 13 und 16, die andere (*Phryganella acropodia*, *Centropyxis aerophila*-Gruppe) für die wenig entwickelte, leicht alkalische Rendsina des SO 6 charakteristisch ist. Die ziemlich hohe durchschnittliche Dominantenidentität von 60 % (Abb. 6) weist auf eine hohe Homogenität der Testaceenzönose im Untersuchungsgebiet hin. Dieses Ergebnis deckt sich mit den Beobachtungen von BONNET (1964), daß reife Böden mit geschlossener Vegetationsdecke auf weite Strecken eine uniforme Testaceengemeinschaft aufweisen (vgl. Kap. 4.1.1.).

BONNET (1961, 1964) stellte auf Grund umfangreicher Untersuchungen von Böden in sub- bis hochalpinen Lagen der Pyrenäen ein hierarchisches System der Testaceengemeinschaften auf. Die Klasse Phryganelletea charakterisiert die edaphische Testaceengemeinschaft. Dies stimmt gut mit unseren und anderen Untersuchungen überein (z. B. SCHÖNBORN 1973). *Phryganella acropodia* war in unserem Untersuchungsgebiet die häufigste und am regelmäßigsten vorkommende

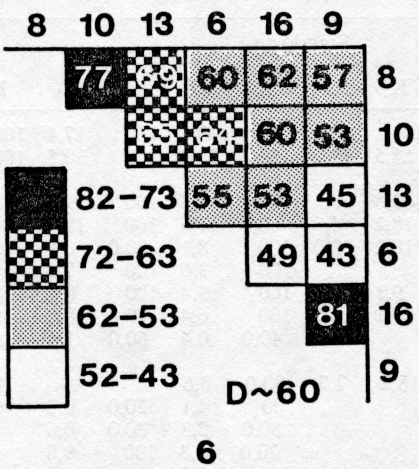


Abb. 6: Dominantenidentität. Es wurden nur belebte Schalen berücksichtigt, und zwar aus allen untersuchten Schichten (0—2 cm, 0—5 cm, 5 bis 10 cm, 0—10 cm BT).

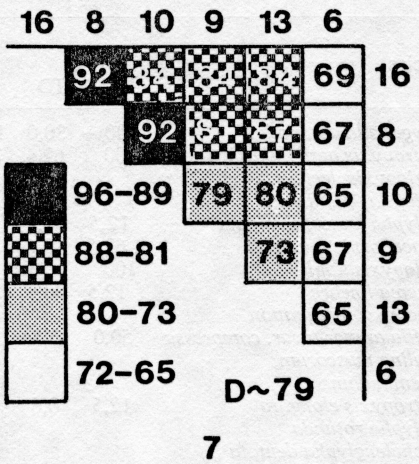


Abb. 7: Artenidentität. Die Berechnung erfolgte nach Tab. 1.

Species. Wenig entwickelte Böden sind durch die Ordnung Centropyxidetalia, entwickelte, humusreiche Böden durch die Ordnung Plagiopyxidetalia charakterisiert. Auch das stimmt mit den vorliegenden Untersuchungen weitgehend überein. In der Rendsina des SO 6 dominierten die Centropyxidae, in den weiter entwickelten Böden der SO 8, 9, 10, 13 und 16 erreichten auch die Plagiopyxidae hohe Konstanz und Individuendominanz. Als nächste, den vorhergehenden Gruppen untergeordnete Kategorien, nennt BONNET (1964) die Allianz und die Assoziation. Auch hier stimmen unsere Beobachtungen im wesentlichen mit denen von BONNET (1961, 1964) überein und scheinen so wie die Untersuchungen von SCHÖNBORN (1966c) seine Ansicht zu bestätigen, daß reife Böden unter Rasen eine sehr ähnliche Testaceengemeinschaft enthalten wie analoge Waldböden (vgl. aber FRANZ 1975b). Entwickelte Braunerdeböden unter Wald sind durch die Allianz Plagiopyxidion callidae, Graslandböden mit A(B)C-Profil durch das Tracheleuglyphion acollae gekennzeichnet, die unter anderen die Assoziation Centropyxidetum aerophilae sphagnicolae enthält. Diese Varietät war in unseren Böden die häufigste *Centropyxis*-Art.

Tab. 11: Produktion der Testaceen an SO 6 in 0—5 cm BT

Datum	Produktion I/1000 g TG	Produktion BM in mg/1000 g TG	Produktion I/m²	Produktion BM in mg/m²
8. 6. 1978—12. 7. 1978	keine Produktion festgestellt			
12. 7. 1978—28. 7. 1978	88.652	4,30	2,056.726	100,00
28. 7. 1978—10. 8. 1978	keine Produktion festgestellt			
10. 8. 1978—26. 8. 1978	444.646	18,72	10,315.787	434,30
26. 8. 1978—11. 9. 1978	519.169	25,55	12,044.720	585,80
11. 9. 1978—27. 9. 1978	183.639	13,94	4,260.425	323,41
27. 9. 1978—13. 10. 1978	keine Produktion festgestellt			
Σ (126 Tage)	1,236.106	62,51	28,677.658	1443,51
Monatsmittel	294.311	14,88	6,828.014	343,69
Tagesmittel	9.810	0,50	227.600	11,46

Tab. 12: Produktion der Testaceen an SO 16 in 0—10 cm BT

Datum	Produktion I/1000 g TG	Produktion BM in mg/1000 g TG	Produktion I/m²	Produktion BM in mg/m²
17. 5. 1977— 4. 6. 1977	237.467	12,69	15,625.328	835,00
4. 6. 1977—21. 6. 1977	154.292	8,73	10,152.413	574,43
21. 6. 1977— 6. 7. 1977	14.578	0,19	959.232	12,50
6. 7. 1977—22. 7. 1977	167.191	4,76	11,001.167	313,21
22. 7. 1977— 8. 8. 1977	65.574	3,65	4,314.769	240,17
8. 8. 1977—15. 8. 1977	255.589	12,28	16,817.756	808,02
15. 8. 1977— 5. 9. 1977	236.157	10,11	15,539.130	665,24
5. 9. 1977—21. 9. 1977	201.492	8,95	13,258.173	588,90
21. 9. 1977— 7. 10. 1977	423.077	17,62	27,838.466	1159,40
7. 10. 1977—25. 10. 1977	42.253	3,01	2,780.247	198,06
Σ (161 Tage)	1,797.670	81,99	118,286.671	5394,93
Monatsmittel	334.970	15,28	22,022.361	1005,27
Tagesmittel	11.166	0,51	734.079	33,5

Tab. 13: Generationsfolge und kürzester Teilungsintervall einiger Testaceen-Arten des SO 16

Species	Zahl der Generationsfolgen in 161 Tagen	Zahl der Generationsfolgen/ Monat	Kürzester Teilungsintervall (Tage)
Phryganella acropodia	4,3	0,8	17
Centropyxis aerophila-Gruppe	11,7	2,2	3,6
Plagiopyxis declivis und *P. callida*	4,5	0,8	4,4

Tracheleuglypha acolla war allerdings durch die gewöhnliche *T. dentata* ersetzt, deren schuppenfreier Kragen häufig nur sehr undeutlich ausgebildet war. Die für kalkreiche Rohböden nach BONNET (1961) charakteristische Allianz Bullinularion gracilis stellten wir an SO 6 nicht fest. Da nur ein einziger derartiger SO untersucht wurde und in jungen, unreifen Böden häufig schon an nahe benachbarten SO beträchtliche Unterschiede im Artenbesatz auftreten (VARGA 1960, BONNET 1964), kann dies nicht als Hinweis gegen eine eventuelle Allgemeingültigkeit der Befunde von BONNET (1964) interpretiert werden. Die Studien von SCHÖNBORN (1966c), BONNET (1974b) und COÛTEAUX (1976a) bestätigen ebenfalls im wesentlichen die von BONNET (1964) vorgenommene Ordnung der edaphischen Testaceengemeinschaften.

4.2. Produktionsbiologische Untersuchungen

Produktionsbiologische Untersuchungen an Bodenprotozoen bieten viele, erst teilweise überwundene Schwierigkeiten, die bei HEAL (1971) und SCHÖNBORN (1975) ausführlich diskutiert werden. Nur für Testaceen existiert eine brauchbare, von SCHÖNBORN (1975) entwickelte Methode. Die damit an den SO 6 und 16 erzielten Resultate sind in den Tab. 11, 12 und 13 zusammengestellt. Einen Vergleich mit bisher bekannten Daten, die zum Teil mit anderen Methoden erhoben wurden, die den von SCHÖNBORN (1975) und uns verwendeten vielleicht nicht unmittelbar vergleichbar sind, bringt Tab. 14. Dennoch ist daraus ersichtlich, daß die zwei SO des Glocknergebietes als gering produktiv einzustufen sind. Darauf wies schon die verhältnismäßig niedrige Durchschnittsabundanz hin (Tab. 9). Die insbesondere im Vergleich zu den Werten von SCHÖNBORN (1975) sehr niedrigen Quotienten aus Produktion und „standing crop" zeigen eine verhältnismäßig niedrige Intensität des Umsatzes an Biomasse an. Mit 0,7 :1 bzw. 5 :1 liegen sie in der gleichen Größenordnung wie die der Makro- und Megafauna (HEAL 1971).

Die niedrige Produktivität und die geringe Zahl der Generationsfolgen dürften wohl auf die allgemein ungünstigen Lebensbedingungen im Hochgebirge, insbesondere auf die niedrige Durchschnittstemperatur und die häufigen Wetterwechsel, zurückzuführen sein. Der kürzeste Teilungsintervall einiger Arten bzw. Artengruppen (Tab. 13) weicht mit Ausnahme von *Phryganella acropodia*, bei der er mit 17 Tagen sehr lange ist, jedoch nicht wesentlich von anderen Freilanduntersuchungen (LOUSIER 1974a, SCHÖNBORN 1975) und experimentellen Studien ab (HEAL 1964).

Die Hauptproduktionsträger waren an SO 6 die *Centropyxis aerophila*-Gruppe und *Phryganella acropodia*, an SO 16 die *C. aerophila*-Gruppe, *P. acropodia* und *Plagiopyxis declivis*. Der Produktionsverlauf war an beiden SO sehr diskontinuierlich, was sich mit den Befunden von SCHÖNBORN (1975) deckt (Tab. 11, 12). Zumindest

Tab. 14: Zusammenstellung einiger Parameter der Testaceenproduktion in verschiedenen Böden

Biotop	Autor	Kürzester Teilungs-intervall (Tage)	Generations-folgen/ Jahr	Produktion BM in mg/ m^2/Tag	Quotient aus Produktion u. Biomasse	Anmerkungen
Espenwald (Kanada, Rocky Mountains); Moder auf Kalkboden	LOUSIER (1974a)	?	~10 bis 12	~36 bis 151	~14:1 bis 25:1	Angaben zum Teil von künstlich beregneten Probenflächen. Generationsfolgen nur auf die frostfreie Zeit bezogen. Biomasse auf TG des Bodens und den Durchschnittswert von VOLZ (1951) bezogen
Buchenwald (Deutschland, Jena); mullartiger Moder auf Kalkboden	SCHÖNBORN (1975)	~2,6	~43	~107	~110:1	Nur die Euglyphiden berücksichtigt. Biomasse nach den Maßen des Plasmakörpers berechnet und auf TG des Bodens bezogen
Fichten-Kiefern-Mischwald (Deutschland, Jena); mull-artiger Moder auf stark tonhaltigem Kalkboden	SCHÖNBORN (1975)	~2,9	~18	~ 16	~102:1	wie oben!
Buchenwald (Deutschland, Jena); mullartiger Moder auf Kalkboden	SCHÖNBORN (1978)	?	?	~219	?	Biomasse nach den Maßen des Plasmakörpers berechnet und auf TG des Bodens bezogen
Hyparrhenia-Savanne (Elfenbeinküste, Lamto); eisenhaltiger, tropischer Sandboden	COÛTEAUX (1976b)	?	?	3	~0,2:1	Bestimmung nur auf Grund der Abundanz in einer Einzelprobe! Biomasse nach den Maßen des Plasmakörpers berechnet und auf Feuchtgewicht des Bodens bezogen. Quotient aus Produktion und Biomasse von uns nach den Angaben des Autors berechnet
Loudetia-Savanne (Elfenbeinküste, Lamto); eisenhaltiger, tropischer Sandboden	COÛTEAUX (1978)	?	?	8	~0,2:1	
Curvuletum-Rasen (Österreich, Glocknergebiet); alpiner Pseudogley auf Glimmerschiefer	FOISSNER	~8	~8	~34	~5:1	Biomasse nach den Maßen des Gehäuses berechnet und auf TG des Bodens bezogen. Generationsfolgen nur auf die frostfreie Zeit (~ 6 Monate) bezogen. Tiefe der besiedelten Bodenschicht im *Curvuletum* mit 10 cm, in der Polsterpflanzenstufe mit 5 cm angenommen!
Humus unter Polsterpflanzen (Österreich, Glocknergebiet); Rendsina aus Dolomit	FOISSNER	?	?	~11	~0,7:1	

an SO 6 dürften dafür auch methodische Mängel verantwortlich gewesen sein. In jenen Zeiträumen, in denen keine Produktion festgestellt wurde, waren am Ende der Expositionszeit insgesamt weniger Testaceen in der Produktionskammer als zu Beginn der Exposition. Das kann nur durch eine hohe Mortalität und einen schnellen Abbau der leeren Gehäuse erklärt werden. Die Intervalle zwischen zwei Untersuchungen müßten bei Testaceenzönosen, in denen Arten mit Xenosomen dominieren, vermutlich kürzer (etwa 10 Tage) gewählt werden.

Über die Bedeutung dieser Werte für den Stoffhaushalt des Bodens läßt sich vorerst nichts Genaueres aussagen. Man wird allerdings kaum fehl gehen, wenn man die Bedeutung der Testaceen im Energiehaushalt der Böden des Untersuchungsgebietes eher als gering einstuft.

4.3. Vergleich mit der terrestrischen Ciliatenzönose

An den sechs SO wurde von FOISSNER (1980) eine sorgfältige Analyse der Ciliatenzönose durchgeführt. Ein Vergleich der Statik und Dynamik der Gemeinschaftsstruktur dieser Taxozönosen führte zu interessanten Ergebnissen, von denen die wichtigsten im folgenden kurz diskutiert werden. Dabei ist zu beachten, daß sich die Befunde über die Ciliatenzönose ausschließlich auf Kulturmethoden stützen, da aktive Ciliaten nur in sehr geringer Anzahl in den frischen Bodenproben nachgewiesen werden konnten. Das gilt auch für Flagellaten und Nacktamöben. Es ist daher offensichtlich, daß von den Protozoen die Testaceen die größte Bedeutung im Energiehaushalt der untersuchten Böden besitzen. Dies steht im Gegensatz zu der weit verbreiteten Meinung, daß Flagellaten, Nacktamöben und Ciliaten die wichtigsten Vertreter der edaphischen Protozoenfauna sind (CUTLER et al. 1922, SINGH 1961, REINHARD et al. 1967, STOUT et al. 1967, PUSSARD 1971, STOUT 1973). Diese Auffassung stützt sich aber ausschließlich auf die mit Kulturmethoden festgestellten hohen Abundanzen dieser Gruppen, welche in den meisten Böden vermutlich nicht der Realität entsprechen (FOISSNER 1980). Mit Kulturmethoden kann lediglich ein grobes Bild der Gemeinschaftsstruktur erhalten werden.

An den sechs SO wurden 63 Ciliaten- und 25 Testaceenspecies nachgewiesen. Selbst wenn man berücksichtigt, daß die Ciliaten genauer bearbeitet wurden, ist es doch offensichtlich, daß in diesen Böden mehr Ciliaten- als Testaceenspecies vorkommen. Es ist bemerkenswert, daß dieses Verhältnis von 2,5 : 1 nicht den bis jetzt bekannten Artenzahlen dieser Taxozönosen entspricht. Grob geschätzt sind bis jetzt etwa 5000 freilebende Ciliaten- und nur 1000 Testaceenspecies bekannt. Vergleiche mit anderen Untersuchungen sind schwierig, da von den meisten Forschern jeweils nur eine der beiden Taxozönosen studiert und/oder die taxonomische Bearbeitung nicht ausreichend genau durchgeführt wurde oder nur mit Kulturmethoden gearbeitet worden ist. Aus den Angaben von STOUT (1961, 1963) berechneten wir für die von ihm untersuchten Böden ein Ciliaten : Testaceen Verhältnis von 1,7 : 1 bzw. 3,2 : 1. Das entspricht etwa unseren Werten. ROSA (1957, 1962) fand dagegen ein Verhältnis von 0,6 : 1 bzw. 0,8 : 1. STOUT et al. (1967) leiteten aus diesen Verhältnissen eine scharfe ökologische Trennung der Testaceen und Ciliaten ab. Das erscheint uns aber nicht gerechtfertigt, da es weit mehr Ciliaten- als Testaceenspecies gibt und man daher in einem Biotop mehr Ciliaten- als Testaceenspecies erwarten kann. Unsere Ergebnisse weisen darauf hin, daß die Testaceen bei der Besiedlung des Bodens wesentlich erfolgreicher waren als die Ciliaten. Nach dem oben angeführten Verhältnis Ciliaten: Testaceen von 5 : 1 müßten an den sechs SO bei einer Artenzahl von 25 Testaceen 125 Ciliatenspecies zu finden sein. Dieser Folgerung

entsprechen die Beobachtungen über die niedrige Abundanz aktiver Ciliaten in frischen Böden (s. oben) und die ausgeprägteren morphologischen Adaptationen der Testaceen an den Lebensraum „Boden" (FOISSNER, Manuskript in Vorbereitung).

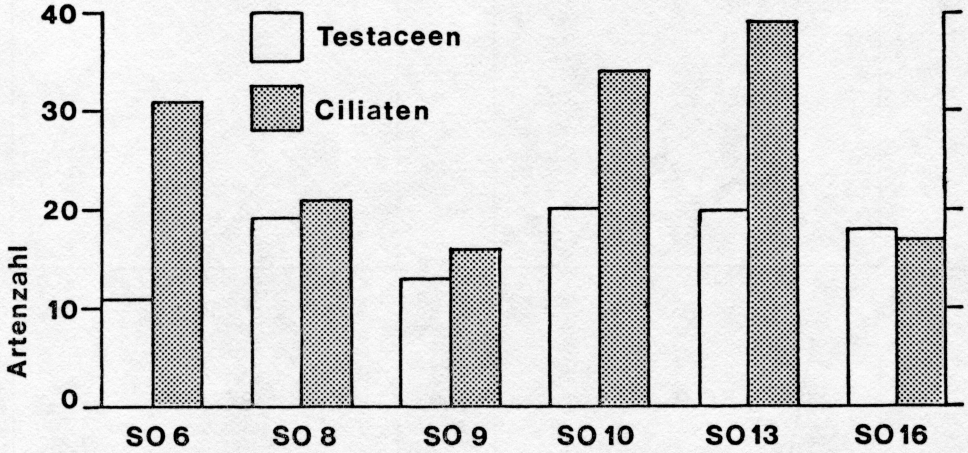
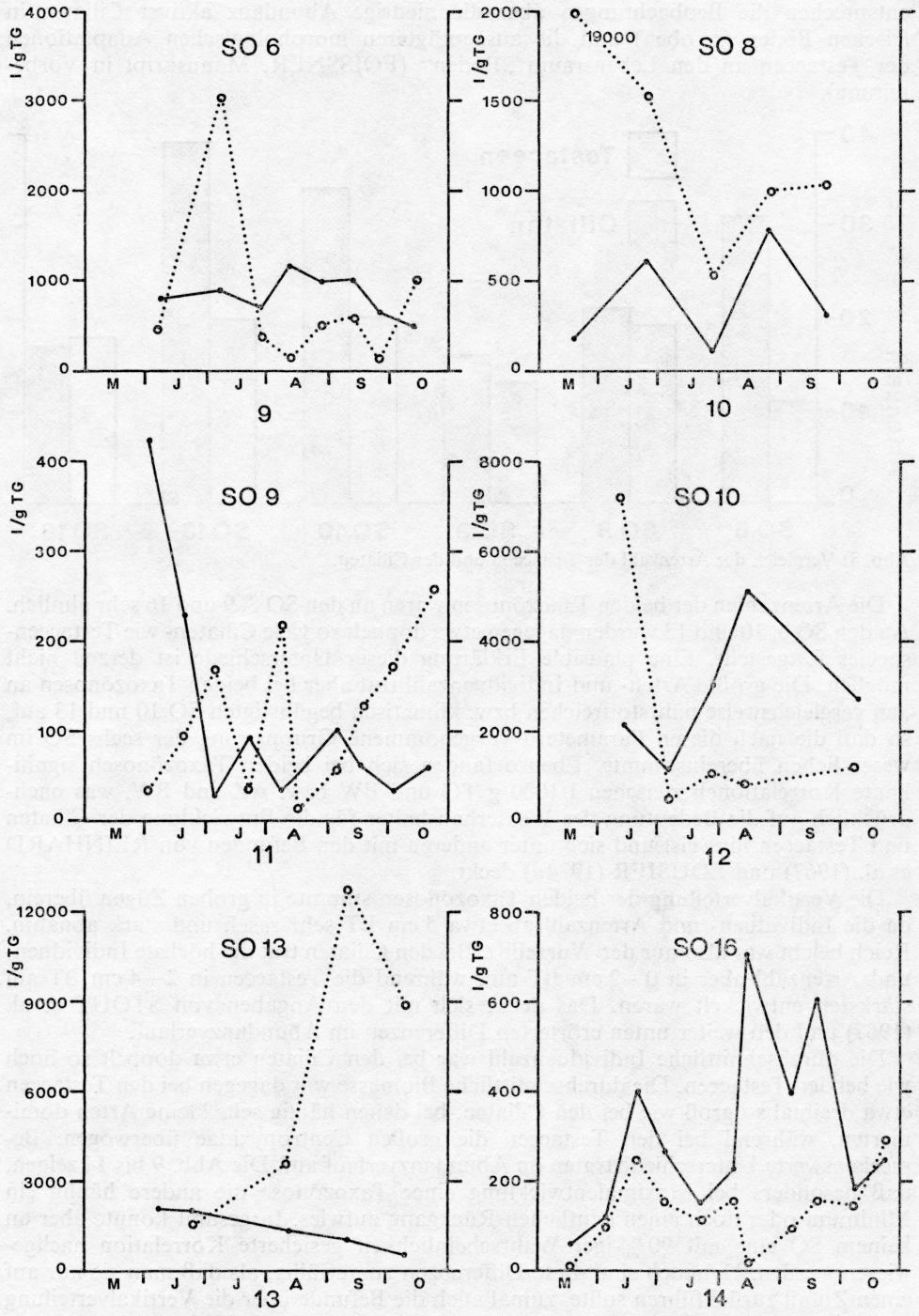


Abb. 8: Vergleich der Artenzahl der Testaceen und der Ciliaten.

Die Artenzahlen der beiden Taxozönosen waren an den SO 8, 9 und 16 sehr ähnlich. An den SO 6, 10 und 13 wurden dagegen etwa doppelt so viele Ciliaten- wie Testaceenspecies festgestellt. Eine plausible Erklärung dieser Unterschiede ist derzeit nicht möglich. Die größte Arten- und Individuenzahl trat aber bei beiden Taxozönosen an den vergleichsweise nährstoffreichen bzw. klimatisch begünstigten SO 10 und 13 auf, so daß die nach diesen Parametern vorgenommene Gruppierung der sechs SO im wesentlichen übereinstimmte. Ebenso fanden sich bei beiden Taxozönosen signifikante Korrelationen zwischen I/1000 g TG und BW bzw. AZ und BW, was nachdrücklich auf die Bedeutung des Wasserhaushaltes für die Entwicklung der Ciliaten und Testaceen hinweist und sich unter anderen mit den Befunden von REINHARD et al. (1967) und LOUSIER (1974a) deckt.

Die Vertikalverteilung der beiden Taxozönosen stimmte in groben Zügen überein, da die Individuen- und Artenzahl ab etwa 5 cm BT sehr rasch und stark abnahm. Reich belebt war also nur der Wurzelfilz. Bei den Ciliaten trat die höchste Individuen- und Artenzahl aber in 0—2 cm BT auf, während die Testaceen in 2—4 cm BT am stärksten entwickelt waren. Das deckt sich mit den Angaben von STOUT et al. (1967) und den weiter unten erörterten Differenzen im Abundanzverlauf.

Die durchschnittliche Individuenzahl war bei den Ciliaten etwa doppelt so hoch wie bei den Testaceen. Die durchschnittliche Biomasse war dagegen bei den Testaceen etwa dreimal so groß wie bei den Ciliaten, bei denen häufig sehr kleine Arten dominierten, während bei den Testaceen die großen Centropyxidae überwogen. Bemerkenswerte Unterschiede traten im Abundanzverlauf auf. Die Abb. 9 bis 14 zeigen, daß besonders bei Maximalentwicklung einer Taxozönose die andere häufig ein Minimum oder doch einen deutlichen Rückgang aufwies. Insgesamt konnte aber an keinem SO eine mit 90 %-iger Wahrscheinlichkeit gesicherte Korrelation nachgewiesen werden. Dennoch sind diese Differenzen zu auffällig, als daß man sie nur auf einen Zufall zurückführen sollte, zumal auch die Befunde über die Vertikalverteilung


SO 6
I/gTG
4000
3000
2000
1000
0
M J J A S O
9
SO 8
I/gTG
19000
2000
1500
1000
500
0
M J J A S O
10
SO 9
I/gTG
400
300
200
100
0
M J J A S O
11
SO 10
I/gTG
8000
6000
4000
2000
0
M J J A S O
12
SO 13
I/gTG
12000
9000
6000
3000
0
M J J A S O
13
SO 16
I/gTG
800
600
400
200
0
M J J A S O
14

ein vergleichbares Resultat ergaben (s. oben). Zur Erklärung dieses Phänomens werden folgende Arbeitshypothesen vorgeschlagen: Für Testaceen kann als gesichert gelten, daß sie mehr oder weniger stark humifizierten Bestandesabfall als Nahrungsquelle ausnützen (SCHÖNBORN 1965). Die Menge der jährlich aufgenommenen Detrituspartikel beträgt mindestens 7 bis 8 ml/m² (SCHÖNBORN 1978). Von den Testaceen ausgeschiedene Stoffe und/oder die durch sie bewirkte Zerkleinerung des Bestandesabfalles ermöglichen vielleicht ein verstärktes Wachstum der Bakterien (vgl. NIKOLJUK 1969), von dem dann die sich vorwiegend von Bakterien ernährenden Ciliaten (FOISSNER 1980) profitieren könnten. Damit ließe sich — zumindest unter den verwendeten Kulturbedingungen — ihr Anstieg nach dem Zusammenbruch der Testaceenpopulation, der als Folge des Fehlens von zur Ernährung geeigneten Bestandesabfalles zu interpretieren wäre, erklären. Die Befunde über die Vertikalverteilung und die Beobachtung von BICZÓK (1952), daß sich die Testaceen in Wurzelkulturen erst dann stark vermehrten, als ein wesentlicher Rückgang der Flagellaten- und Ciliatenzahl eingesetzt hatte, legen aber auch die Interpretation einer wechselseitigen Inhibition nahe.

Es ist seit langem bekannt, daß Böden, die reich an Testaceen sind, häufig eine verhältnismäßig geringe Besiedlung mit anderen Protozoen aufweisen (SANDON 1927, SCHÖNBORN 1966b, BAMFORTH 1971). Das erklärten STOUT et al. (1967) mit morphologischen und physiologischen Unterschieden zwischen diesen Taxozönosen, während SCHÖNBORN (1967, 1973) und REINHARD et al. (1967) mehr die durch das abiotische Faktorengefüge bewirkte Auslese betonten. Diese Interpretationen stützen sich fast nur auf Einzelproben, von denen nach den vorliegenden Untersuchungen aber derartige Aussagen problematisch sind, da gerade bei Maximalen'wicklung einer Taxozönose die andere meist Minimalentwicklung zeigte. Nach unseren Befunden ist dieses gegensätzliche Verhältnis eher auf ernährungsökologische, pedologische oder inhibitorische Phänomene zurückzuführen.

Die Artenidentität wurde bei beiden Taxozönosen umso größer, je näher die SO nebeneinander lagen und je ähnlicher ihre Nährstoffsituation war. Der von den sechs untersuchten SO klimatologisch und pedologisch am stärksten abweichende SO 6 wies sowohl hinsichtlich der Testaceen als auch der Ciliaten zu den anderen SO die niedrigste Artenidentität auf, was seine Sonderstellung klar zeigt. Einer durchschnittlichen Artenidentität von 79 % bei den Testaceen steht eine solche von etwa 55 % bei den Ciliaten gegenüber. Das deutet darauf hin, daß die Ciliatenbesiedlung weniger homogen ist, was sich auch darin ausdrückt, daß die Konstanz der Testaceen im Durchschnitt bedeutend höher ist als die der Ciliaten. Derartige Vergleiche sind nicht unproblematisch, da sich die Befunde über die Ciliatenzönose nur auf Kulturmethoden stützen und die Testaceen taxonomisch weniger genau bearbeitet wurden. STOUT et al. (1967) fanden in verschiedenen Böden von Neuseeland, daß die Frequenz der Ciliaten im Durchschnitt höher war als die der Testaceen. Ihre Abbildungen belegen dies aber nicht überzeugend, und die Feststellung stützt sich nur auf Befunde, die mit Kulturmethoden erhalten wurden, die für die Zucht von Testaceen wenig geeignet sind. Außerdem zeigen ihre Abbildungen eher, daß im Schnitt beide Taxozönosen etwa gleich viele Arten mit einer Frequenz von über 50 % besaßen. Die absoluten Zahlen waren natürlich bei den Ciliaten größer, da sie mit bedeutend mehr Arten vertreten waren als die Testaceen.

◄

Abb. 9—14: Abundanzdynamik der Testaceen (———) und der Ciliaten (.....). Zur besseren Vergleichbarkeit sind so wie in Tab. 9 alle Werte auf eine BT von 0—10 cm bezogen.

5. Zusammenfassung und Folgerungen

Es wurden die Gemeinschaftsstruktur und die Produktion der Testaceenzönose in einigen Böden der Österreichischen Zentralalpen (Hohe Tauern, Glocknergebiet) untersucht. Die Probenahmestellen (SO) liegen in einer Meereshöhe von 1900—2520 m, im Durchschnitt bei 2270 m. Mit Ausnahme von SO 6 sind alle Böden stark sauer. Kurzbeschreibung der Probenahmestellen: SO 6: wenig entwickelte Rendsina aus Dolomit mit Polsterpflanzenvegetation. SO 8, 16: Grasheide (Caricetum curvulae) auf alpinem Pseudogley. SO 9: Schneetälchen, alpiner Pseudogley. SO 10: Schneetälchen, alpiner Pseudogley, durch Abwässer stark gedüngt, liegt nur wenige Meter neben SO 9! SO 13: Almweide auf alpiner Braunerde in günstiger klimatischer Lage. Diese SO, an denen FOISSNER (1980) die Ciliaten studierte, wurden im Verlaufe einer Vegetationsperiode fünf- bis elfmal analysiert. Die Abundanz und die Artenzahl wurden durch direkte Untersuchung frischer, wäßriger Bodensuspensionen bestimmt. Im folgenden werden die Studien über die Testaceenzönose zusammengefaßt und mit jenen der Ciliatenzönose verglichen.

Die Abundanz, die Biomasse, die Artenzahl und die Diversität waren so wie bei den Ciliaten in der Bodentiefe 0—5 cm stets höher als in 5—10 cm. Die größte Individuendichte trat bei den Testaceen in 2—4 cm BT, bei den Ciliaten dagegen in 0—2 cm BT auf. Die Stratigraphie der Testaceenspecies war der in Waldböden sehr ähnlich. Die Abundanz, die Biomasse und die Artenzahl waren so wie bei den Ciliaten an den gedüngten bzw. stark beweideten SO 10 und 13 am höchsten und an den vergleichsweise nährstoffarmen und klimatisch extremeren SO 6 und 9 am niedrigsten. Die durchschnittliche Individuenzahl war bei den Ciliaten etwa doppelt so hoch wie bei den Testaceen. Die durchschnittliche Biomasse war dagegen bei den Testaceen etwa dreimal so groß wie bei den Ciliaten. Die Abundanz und die Biomasse wiesen im Verlaufe einer Vegetationsperiode sehr starke Fluktuationen auf. Bei den Testaceen waren meist zwei Maxima erkennbar: ein größeres von Mitte August bis Mitte September und ein weniger stark ausgeprägtes im Juni. Die Ciliaten zeigten zu diesen Zeiten dagegen meist Minimalentwicklung oder einen deutlichen Rückgang der Abundanz. Zur Erklärung dieses Phänomens werden zwei Arbeitshypothesen vorgeschlagen. Die Abundanz und die Artenzahl waren bei beiden Taxozönosen im Durchschnitt umso höher, je größer der durchschnittliche Gehalt an Bodenwasser war. Die Artenzahl war im Durchschnitt umso höher, je größer die Abundanz war.

Es wurden 25 Testaceenspecies festgestellt. Bemerkenswert war das Fehlen oder sehr seltene Vorkommen der Gattungen *Bullinularia*, *Trigonopyxis*, *Difflugia* und *Nebela*. Die folgenden Arten und Artengruppen, deren Konstanz und/oder Dominanz überdurchschnittlich hoch war, wurden als charakteristisch für die untersuchten Böden eingestuft: *Phryganella acropodia*, *Centropyxis aerophila*-Gruppe, *Plagiopyxis*-Gruppe, *Euglypha laevis*, *Schoenbornia humicola*, *Trinema lineare*, *Trinema complanatum*, *Arcella arenaria var. compressa*, *Assulina muscorum* und *Centropyxis elongata*. Die Artenidentität wurde umso größer, je näher die SO nebeneinander lagen und je ähnlicher ihre Nährstoffsituation war. Der SO 6 wies zu den anderen SO eine vergleichsweise geringe Artenidentität auf. Diese Befunde decken sich mit jenen an der Ciliatenzönose und deuten darauf hin, daß das lokale Klima und die Nährstoffsituation (vgl. SO 9 und 10!) für die Artenzahl und das Artenspektrum innerhalb eines Ökosystems von größerer Bedeutung sind als großklimatische Einflüsse. Die durchschnittliche Dominantenidentität der Testaceenzönose betrug 60 %, was auf eine ziemlich hohe Homogenität derselben im Untersuchungsgebiet hinweist. Die Ciliatenzönose war weniger homogen. Es konnten zwei Testaceenassoziationen abgegrenzt werden, von denen die eine für die sauren, entwickelten Böden der SO 8, 9, 10, 13 und 16 und die andere für die leicht alkalische Rendsina des SO 6 charakteristisch war. Unsere Untersuchungen bestätigen im wesentlichen die von BONNET (1961, 1964) vorgeschlagene Klassifikation der Testaceengemeinschaften und seine Hypothese, daß reife Graslandböden uniforme, den Waldböden analoge Testaceengemeinschaften enthalten. Es werden Hinweise angeführt, daß die Testaceen bei der Besiedlung des Bodens wesentlich erfolgreicher waren als die Ciliaten.

Die produktionsbiologischen Untersuchungen wurden mit der Methode von SCHÖNBORN (1975) an den SO 6 und 16 ausgeführt. Die Produktion war an beiden SO gering. Die relative Produktivität (Quotient aus Produktion und „standing crop") betrug an SO 6 0,7 : 1 und an SO 16 5 : 1. Die Hauptproduktionsträger waren *Centropyxis aerophila*, *Phryganella acropodia* und *Plagiopyxis declivis*. Für sie wurden der kürzeste Teilungsintervall und die Anzahl der Generationsfolgen pro Monat bestimmt (Tab. 12). Aus diesen Untersuchungen wird gefolgert, daß die Testaceen im Energiehaushalt alpiner Graslandböden eine eher geringe Rolle spielen. Innerhalb der Protozoen haben sie aber die größte Bedeutung, da aktive Ciliaten, Flagellaten und Nacktamöben in frischen Bodenproben stets nur mit sehr geringer Abundanz auftraten.

Dank

Mit dankenswerter finanzieller Unterstützung des MaB-6-Projektes der Österreichischen Akademie der Wissenschaften. Für die vielfältige Hilfe und stete Anteilnahme an dieser Arbeit danken wir ganz besonders Herrn Univ.-Prof. Dipl.-Ing. Drr. H. FRANZ, Herrn Univ.-Prof. Dr. J. FINK und Herrn Dr. W. SCHÖNBORN. Für ihre selbstlose Hilfe bei den Literaturarbeiten danken wir Herrn Fritz SEYRL von der Bundesstaatlichen Studienbibliothek Linz und Frau Dr. Ilse FOISSNER.

Literatur

BALOGH, J. (1958): Lebensgemeinschaften der Landtiere. Ihre Erforschung unter besonderer Berücksichtigung der zoozönologischen Arbeitsmethoden. Akademie-Verlag, Berlin und Budapest: 560 pp.

BAMFORTH, S. S. (1971): The numbers and proportions of testacea and ciliates in litters and soils. J. Protozool., 18, 24–28.

BARTOŠ, E. (1940): Studien über die moosbewohnenden Rhizopoden der Karpaten. Arch. Protistenk., 94, 93–160.

BICZÓK, F. (1952): Testazeen in der Rhizosphäre. Ann. biol. Univ. Hungariae, 2, 385–394.

BONNET, L. (1961): Les thécamoebiens, indicateurs pédologiques, et la notion de climax. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 96, 80–86.

– (1964): Le peuplement thécamoebien des sols. Rev. Ecol. Biol. sol., 1, 123–408.

– (1974a): Quelques aspects du peuplement thécamoebien des sols de truffières. Protistologica, 10, 281–291.

– (1974b): Quelques aspects du peuplement thécamoebien des sols de la province de Québec (Canada). Can. J. Zool., 52, 29–41.

– (1975): Types morphologiques, écologie et évolution de la thèque chez les thécamoebiens. Protistologica, 11, 363–378.

BONNET, L. und THOMAS, R. (1960): Thécamoebiens du sol. Vie et Milieu (Suppl.), 11, 1–103.

CASH, J., WAILES, G. H. und HOPKINSON, G. (1905–1921): The British freshwater rhizopoda and heliozoa. Bd. I (1905): X + 148 pp., Tafeln I–XVI; Bd. II (1909): XVIII + 166 pp., Tafeln XVII–XXXII; Bd. III (1915): XXIV + 156 pp., Tafeln XXXIII–LVII; Bd. IV (1919): XII + 130 pp., Tafeln LVIII–LXIII; Bd. V (1921): XI + 72 pp. Tafeln LXIV–LXXIV. Ray Society, London.

CHARDEZ, D. (1956): Variations morphologiques et teratologie chez quelques rhizopodes testaces. Biol. Jaarb. Dodonaea, 23, 265–276.

– (1965): Écologie générale des thécamoebiens (Rhizopoda testacea). Bull. Inst. Agr. Gembloux, 33, 307–341.

COÛTEAUX, M.-M. (1969): Étude de la communauté de thécamoebiens d'une chênaie à luzule (Moyenne-Belgique). C. R. Acad. Sci. Paris, 269, 335–338.

– (1972): Distribution des thécamoebiens de la litière et de l'humus de deux sols forestier d'humus brut. Pedobiologia, 12, 237–243.

– (1976a): Le peuplement thécamoebien du sol et la nature de l'eau disponible. Bull. Ecol., 7, 197–206.

– (1976b): Étude quantitative des thécamoebiens d'une savane à *Hyparrhenia* à Lamto (Côte-d'Ivoire). Protistologica, 12, 563–570.

– (1978): Étude quantitative des thécamoebiens édaphiques dans une savane à *Loudetia* à Lamto (Côte-d'Ivoire). Rev. Écol. Biol. Sol., 15, 401–412.

CUTLER, D. W., CRUMP, L. M. und SANDON, H. (1922): A quantitative investigation of the bacterial and protozoan population of the soil, with an account of the protozoan fauna. Phil. Trans. Roy. Soc., 211, 317–350.

DECLOITRE, L. (1953): Recherches sur les rhizopodes thécamoebiens de l'A. O. F. Thèses Fac. Sci. Marseille, Coueslant édit, Cahors: 248 pp.

– (1962): Le genre *Euglypha* Dujardin. Arch. Protistenk., 106, 51–100.

– (1976a): Le genre *Euglypha*. Compléments à jour au 31. décembre 1974 de la monographie du genre parue en 1962. Arch. Protistenk., 118, 18–33.

– (1976b): Le genre *Arcella* Ehrenberg. Compléments à jour au 31. décembre 1974 de la monographie du genre parue en 1928. Arch. Protistenk., 118, 291–309.

– (1977a): Le genre *Nebela*. Compléments à jour au 31. décembre 1974 de la monographie du genre parue en 1936. Arch. Protistenk., 119, 325–352.

– (1977b): Le genre *Cyclopyxis*. Compléments à jour au 31. décembre 1974 de la monographie du genre parue en 1929. Arch. Protistenk., 119, 31–53.

— (1978): Le genre *Centropyxis* I. Compléments à jour au 31. décembre 1974 de la monographie du genre en 1929. Arch. Protistenk., 120, 63—85.
— (1979): Le genre *Centropyxis* II. Compléments à jour au 31. décembre 1974 de la monographie du genre parue en 1929. Arch. Protistenk., 121, 162—192.
DEFLANDRE, G. (1928): Le genre *Arcella* Ehrenberg. Morphologie — Biologie. Essai phylogénétique et systématique. Arch. Protistenk., 64, 152—287.
— (1929): Le genre *Centropyxis* Stein. Arch. Protistenk., 67, 322—375.
— (1936): Etude monographique sur le genre *Nebela* Leidy (Rhizopoda — Testacea). Ann. Protistol., 5, 201—286.
DIXON, A. (1939): The protozoa of some east Greenland soils. J. Anim. Ecol., 8, 162—167.
FOISSNER, W. (1979): Ökologie und Systematik der edaphischen Protozoen in den Hohen Tauern (Österreich). MaB-Mitt. Deutschen Nationalkomitees, Bonn, 4, 40—65.
— (1980): Die Gemeinschaftsstruktur der Ciliatenzönose in alpinen Böden (Hohe Tauern, Österreich) und Grundlagen für eine Synökologie der terricolen Ciliaten (Protozoa, Ciliophora). In diesem Band.
FOISSNER, W. und ADAM, H. (1980): Abundanz, Vertikalverteilung und Artenzahl der terrestrischen Ciliaten und Testaceen einer Almweide und einer Schipiste auf der Schloßalm bei Bad Hofgastein (Österreich). Zool. Anz., 205, 181—187.
FRANZ, H. (1975a): Das österreichische MaB-Hochgebirgsprogramm — Arbeitsgebiet Hohe Tauern. Bericht über Entstehung und organisatorischer Aufbau. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., 184, 97—101.
— (1975b): Die Bodenfauna der Erde in biozönotischer Betrachtung. Teil 1: Textband, Teil 2: Tabellenband. F. Steiner, Wiesbaden: 796 und 485 pp.
GROSPIETSCH, T. (1965): Wechseltierchen (Rhizopoden). 2. Aufl. Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co., Stuttgart: 87 pp.
GRUBER, F. (1976): Physikalische Eigenschaften und Wasserhaushalt hochalpiner Böden im Glocknergebiet. Diss. Univ. Bodenkult., Wien: 146 pp.
HARNISCH, O. (1925): Studien zur Ökologie und Tiergeographie der Moore. Zool. Jb. Syst., 51, 1—166.
— (1958): Rhizopoda. In: Die Tierwelt Mitteleuropas. Bd. 1, Lief. 1 b. Quelle und Meyer, Leipzig: 75 pp. und 26 Tafeln.
HEAL, O. W. (1961): The distribution of testate amoebae (Rhizopoda: Testacea) in some fens and bogs in northern England. J. Linn. Soc. Zool., 44, 369—382.
— (1964): The use of cultures for studying testacea (Protozoa : Rhizopoda) in soil. Pedobiologia, 4, 1—7.
— (1965): Observations on testate amoebae (Protozoa : Rhizopoda) from Signy island, south Orkney islands. Brit. Antarctic Surv. Bull., 6, 43—47.
— (1971): Protozoa. In J. PHILLIPSON (ed.): Methods of study in quantitative soil ecology: population, production and energy flow. IBP Handbook Nr. 18. Blackwell Scientific Publications, Oxford und Edinburgh, pp. 51—70.
HEINIS, F. (1920): Über die Mikrofauna alpiner Polster- und Rosettenpflanzen. Festschrift f. Zschokke, 6, 1—30.
— (1937): Beiträge zur Mikrobiocoenose in alpinen Pflanzenpolstern. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel, Zürich 1936, pp. 61—76.
— (1959): Beitrag zur Mikrobiocoenose der Schneetälchen auf Macun (Unterengadin) Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel, Zürich 1958, pp. 110—123.
JUNG, W. (1942): Südchilenische Thekamöben. Arch. Protistenk., 95, 253—356.
LAMINGER, H. (1970): Die beschalten Amöben (Protozoa, Rhizopoda Testacea) in den zentralen Ostalpen. Ein Beitrag zur Systematik und Ökologie der Thekamöben im österreichischen Hochgebirge. Diss. Univ. Salzburg: 151 pp.
— (1971a): Ein Beitrag zur Kenntnis der Thekamöbenfauna Österreichs (Protozoa, Rhizopoda testacea). Zool. Anz., 187, 372—382.
— (1971b): Über das Vorkommen von Schalenamöben (Rhizopoda testacea) in alpinen Flechten. Zool. Anz., 186, 335—337.
— (1971c): Über das Vorkommen von Schalenamöben (Rhizopoda testacea) im Hochgebirgsschnee. Zool. Anz., 186, 328—329.
— (1971d): Über das Vorkommen von Schalenamöben (Rhizopoda testacea) in alpinen Polster- und Rosettenpflanzen. Zool. Anz., 186, 332—335.
— (1972a): Terrestrische Testaceen (Protozoa, Rhizopoda) in der Umgebung von Obergurgl (Österreich, Tirol). Pedobiologia, 12, 16—22.

— (1972b): Ein Beitrag zur Kenntnis der Hochgebirgs-Testaceen Österreichs. Arch. Protistenk., 144, 101—151.
— (1973): Die Testaceenfauna (Protozoa, Rhizopoda) in der Umgebung von Obertauern (Salzburg). Arch. Protistenk., 115, 253—270.
LOUSIER, J. D. (1974a): Effects of experimental soil moisture fluctuations on turnover rates of testacea. Soil. Biol. Biochem., 6, 19—26.
— (1974b): Response of soil testacea to soil moisture fluctuations. Soil Biol. Biochem., 6, 235—239.
— (1975): Relationships between distribution of testacea (Protozoa, Rhizopoda) and the soil habitat. Naturaliste can., 102, 57—72.
— (1976): Testate amoebae (Rhizopoda, Testacea) in some Canadian Rocky Mountain soils. Arch. Protistenk., 118, 191—201.
MEISTERFELD, R. (1979a): Zur Systematik der Testaceen (Rhizopoda, Testacea) in *Sphagnum*. Eine REM-Untersuchung. Arch. Protistenk., 121, 246—269.
— (1979b): Clusteranalytische Differenzierung der Testaceenzönosen (Rhizopoda, Testacea) in *Sphagnum*. Arch. Protistenk., 121, 270—307.
MÜHLENBERG, M. (1976): Freilandökologie. Quelle & Meyer, Heidelberg: 214 pp.
NIKOLJUK, V. F. (1969): Some aspects of the study of soil protozoa. Acta Protozool., 7, 99—109.
OYE, P. van (1956): La distribution géographique des rhizopodes: Nouvelles conceptions de la biogéographie. Bull. Soc. Bot. du Nord de la France, 9, 53—62.
PENARD, E. (1902): Faune rhizopodique du bassin du Léman. H. Kündig, Genève: 714 pp.
PUSSARD, M. (1971): Les protozoaires du sol. In P. PESSON (ed.): La vie dans les sols. Aspects nouveaux études expérimentales. Gauthier-Villars, Paris, pp. 149—185.
REINHARD, L. V., ZABUD'KO-REINHARD, T. N. und TRAVLEEV, A. P. (1967): Über die Gesetzmäßigkeiten der Verteilung von Protozoen in der Streu künstlicher Waldbiogeozönosen in den ukrainischen Steppen. Pedobiologia, 7, 266—270.
ROSA, K. (1957): Bodenmikroflora und -mikrofauna im Fichtenbestande am Pradĕd (Altvater). Přirod. sbornik Ostr. kraje, 18, 17—75 (in tschechisch mit deutscher Zusammenfassung).
— (1958): Die Wurzelfüßer im Boden des Kubani-Urwaldes. Ochrana přir., 13, 185—187 (in tschechisch).
— (1962): Mikroedafon im degradierten Kieferbestand und in Töpfen auf tertiärem Sand in Nová Ves bei České Budejovice. Acta Univ. Carol. Biol. Suppl. 1962, pp. 7—30.
SANDON, H. (1927): The composition and distribution of the protozoan fauna of the soil. Oliver und Boyd, Edinburgh und London: 224 pp.
SCHÖNBORN, W. (1962): Zur Ökologie der sphagnikolen, bryokolen und terrikolen Testaceen. Limnologica (Berlin), 1, 231—254.
— (1964): Bodenbewohnende Testaceen aus Deutschland. I. Untersuchungen im Naturschutzgebiet Serrahn (Mecklenburg). Limnologica (Berlin), 2, 105—122.
— (1965): Untersuchungen über die Ernährung bodenbewohnender Testaceen. Pedobiologia, 5, 205—210.
— (1966a): Beitrag zur Ökologie und Systematik der Testaceen Spitzbergens. Limnologica (Berlin), 4, 463—470.
— (1966b): Beschalte Amöben (Testacea). A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt: 112 pp.
— (1966c): Untersuchungen über die Testaceen Schwedisch-Lapplands. Ein Beitrag zur Systematik und Ökologie der beschalten Rhizopoden. Limnologica (Berlin), 4, 517—559.
— (1967): Taxozönotik der beschalten Süßwasser-Rhizopoden. Eine raumstrukturanalytische Untersuchung über Lebensraumerweiterung und Evolution bei der Mikrofauna. Limnologica (Berlin), 5, 159—207.
— (1968a): Vergleich der zönotischen Größen, der Verteilungsmuster und der Anpassungsstandards der Testaceen-Taxozönosen in der Biotopreihe vom Aufwuchs bis zum Erdboden. Limnologica (Berlin), 6, 1—22.
— (1968b): Taxonomisch-faunistische Probleme bei der Besiedlung des Bodens an Hand der beschalten Amöben (Testacea). Pedobiologia, 8, 23—29.
— (1973): Humusform und Testaceen-Besatz. Pedobiologia, 13, 353—360.
— (1975): Ermittlung der Jahresproduktion von Boden-Protozoen I. Euglyphidae (Rhizopoda, Testacea). Pedobiologia, 15, 415—424.
— (1978): Untersuchungen zur Produktion der Boden-Testaceen. Pedobiologia, 18, 373—377.
SCHWERDTFEGER, F. (1975): Synökologie. P. Parey, Hamburg und Berlin: 451 pp.
SINGH, B. N. (1961): Recent advances in soil protozoology. In: Recent advances in zoology in India; Proceedings of summer school held in Simla 1961, Government of India press, Faridabad 1963, pp. 79—103.

STOUT, J. D. (1958): Biological studies of some Tussock-grassland soils. VII. Protozoa. N. Z. J. agric. Res., 1, 974–984.
– (1961): Biological and chemical changes following scrub burning on a New Zealand hill soil. 4. Microbiological changes. N. Z. J. Sci., 4, 740–752.
– (1963): Some observations on the protozoa of some beechwood soils on the Chiltern Hills. J. Anim. Ecol., 32, 281–287.
– (1973): The relationship between protozoan populations and biological activity in soils. Amer. Zool., 13, 193–201.
STOUT, J. D. und HEAL, O. W. (1967): Protozoa. In A. BURGES und F. RAW (ed.): Soil biology. Academic Press, New York, pp. 149–195.
THOMAS, R. (1958): Le genre *Plagiopyxis* Penard. Hydrobiologia, 10, 198–214.
– (1960): Essai pour un catalogue des rhizopodes testaces des biotopes terricoles. Bull. Soc. Pharm. Bordeaux, 99, 13–22.
VARGA, L. (1960): Über die Mikrofauna der Waldstreu einiger auf Szikböden angelegter Waldtypen. Acta zool. Acad. Sci. hung., 6, 211–225.
VOLZ, P. (1929): Studien zur Biologie der bodenbewohnenden Thekamöben. Arch. Protistenk., 68, 349–408.
– (1951): Untersuchungen über die Mikrofauna des Waldbodens. Zool. Jb. Syst., 79, 514–566.
– (1967): Vorarbeiten für ein System der tierischen Boden-Lebensgemeinschaften. In O. GRAFF und J. E. SATCHELL (ed.): Progress in soil biology. Braunschweig-Amsterdam, pp. 575–584.

Anschrift der Verfasser: Dr. Wilhelm Foissner und Univ.-Prof. Dr. Hans Adam
Zoologisches Institut der Universität Salzburg
Akademiestraße 26, A-5020 Salzburg, Austria