

ABHANDLUNGEN UND BERICHTE DES NATURKUNDEMUSEUMS GÖRLITZ

Band 60, Nummer 1

Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz 60, 1: 19-28 (1987)

ISSN 0373-7568

Manuskriptannahme: 23. 4. 1986

Erschienen am 12. 2. 1987

Vortrag zum Symposium „Vegetation und Tierwelt in der Oberlausitz in ihrer Wechselbeziehung mit den Böden“
– 8. Symposium über die naturwissenschaftliche Forschung in der Oberlausitz – am 12. und 13. April 1986 in Görlitz

Untersuchungen zu Struktur und Funktion der Bodenfauna eines Buchenwaldes

Von LUDWIG BECK

Mit 6 Abbildungen und 1 Tabelle

Mitteleuropäische Laubwälder stellen in unserer vom Menschen geprägten Kulturlandschaft weitgehend naturnahe, nur wenig direkt beeinflusste Ökosysteme dar. Düngung, Herbizid- oder sonstiger Pestizideinsatz spielen keine oder nur eine untergeordnete Rolle, und trotz jahrhundertelanger forstwirtschaftlicher Nutzung entspricht die artenmäßige Zusammensetzung des Baumbestandes vielfach den naturräumlichen Gegebenheiten.

Dies gilt insbesondere für den Sauerhumus- oder Moder-Buchenwald (Luzulo-Fagetum), der auf nährstoff- und basenarmen Böden weiter Teile der deutschen Mittelgebirge eine artenarme Klimaxgesellschaft bildet. Ein solcher Moder-Buchenwald auf Buntsandstein im nördlichen Schwarzwaldvorland bei Ettlingen, 15 km südlich Karlsruhe, ist Gegenstand unserer Untersuchungen. Die klimatischen Bedingungen in 310 bis 340 m über NN sind gekennzeichnet durch ein Jahresmittel der Lufttemperatur von 8,3 °C und eine mittlere jährliche Niederschlagsmenge von 1040 mm in den Jahren 1977 bis 1984. Weitere Angaben zu Klima, Streuproduktion und Bodenstreu finden sich bei BECK und MITTMANN (1982).

Die Nährstoffversorgung eines solchen Waldes beruht ganz überwiegend auf dem internen Kreislauf zwischen Primärproduktion pflanzlicher Biomasse durch Photosynthese, dem Absterben eines Teils dieser Biomasse, der sich als Bestandesabfall am Boden sammelt und der durch Abbau bis zur Remineralisierung wieder der Primärproduktion zur Verfügung gestellt wird. Der Abbau der Bodenstreu stellt das zentrale Bindeglied im Stoffhaushalt eines solchen Buchenwaldes dar. Dieser Abbau ist das Ergebnis einer Vielzahl miteinander vernetzter bodenbiologischer Prozesse, an denen 3 große Gruppen von Organismen beteiligt sind: Bakterien und Pilze, zusammengefaßt als Mikroflora, und die Bodentiere.

Anhand weniger Beispiele soll hier versucht werden, ein Bild von der Struktur und Funktion der Bodenfauna im untersuchten Buchenwald zu entwerfen.

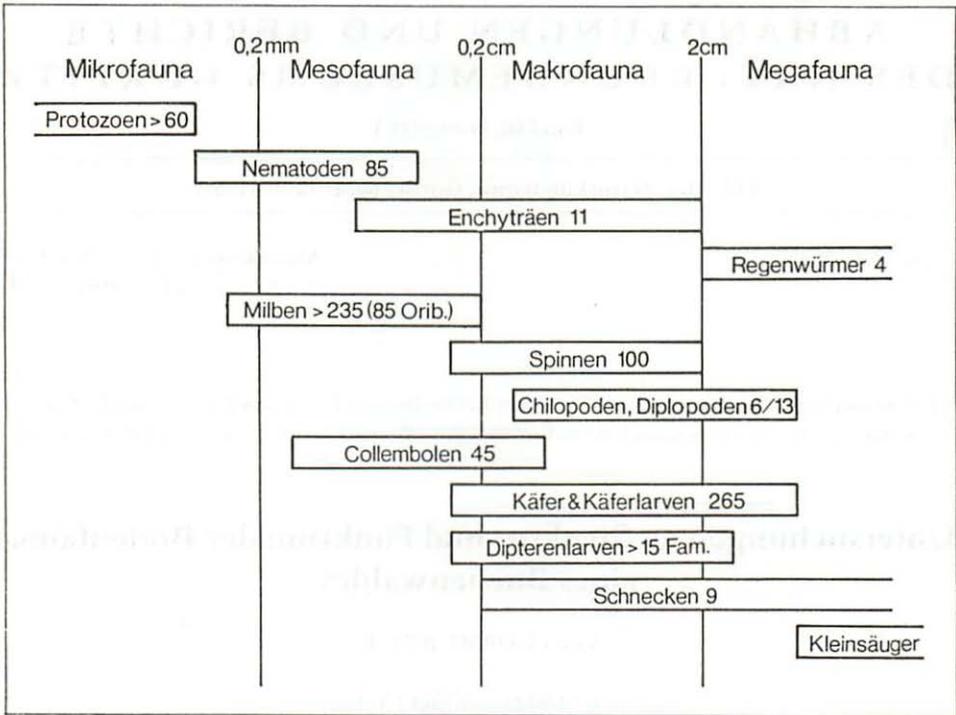


Abb. 1 Größenklassen der wichtigsten Bodentiergruppen im Moder-Buchenwald bei Ettlingen mit der Zahl der dort gefundenen Arten.

Die Bodenfauna setzt sich aus einer Vielzahl von Arten zusammen, die nach Körpergröße, Körperbau und Lebensweise ein weites Spektrum umfassen, das von den Protozoen bis zu den Säugtieren reicht (Abb. 1). Entsprechend vielfältig und differenziert müssen die Methoden sein, will man die Bodenfauna qualitativ und quantitativ erfassen. Grundsätzlich gilt jedoch, daß jede Methode – selbst die für eine Tiergruppe bestangepaßte – ihr spezifisches Spektrum an Arten mit einer methodentypischen Effektivität erbringt. Im Wissen um diese grundsätzliche Unvollkommenheit aller Methoden ist es berechtigt, für ökologische Fragestellungen Methoden auszuwählen, die mit vertretbarem Aufwand möglichst viele Arten erfassen. Voraussetzung ist allerdings eine Prüfung der Effektivität und Repräsentanz, um abschätzen zu können, wie vollständig einzelne Gruppen und Arten erfaßt werden und wie weit die Stichproben repräsentativ für die untersuchte Fläche sind. Für die Makrofauna ist eine der einfachsten und ergiebigsten Methoden eine Handauslese der Bodenstreu definierter Flächen, die man mittels eines Stechrahmens abgrenzt und die von uns deshalb Quadratproben genannt werden. Die Prüfung dieser Methode ergab im untersuchten Buchenwaldboden eine gute Effektivität und Repräsentanz (FRANKE, FRIEBE und BECK, in Vorb.). Die Quadratproben liefern auch das Ausgangsmaterial für weitere Auslesemethoden, wie eine modifizierte Berlese-Methode zur Erfassung der Meso-Arthropodenfauna und eine Aufschlammungsmethode für die Enchyträen und vor allem für die zur Mikrofauna überleitenden Nematoden.

Die Quadratproben werden zunächst nach leicht unterscheidbaren Tiergruppen ausgelesen und ausgezählt. Auf diesem groben Niveau der Tierunterscheidung erhält man bereits einige Aufschlüsse über die Struktur der Bodenfauna und deren Änderung in der Zeit. Dies sei am Beispiel der Abundanzentwicklung der Dipterenlarven und der großen Enchyträen, die man bei der Handauslese findet, erläutert (Abb. 2):

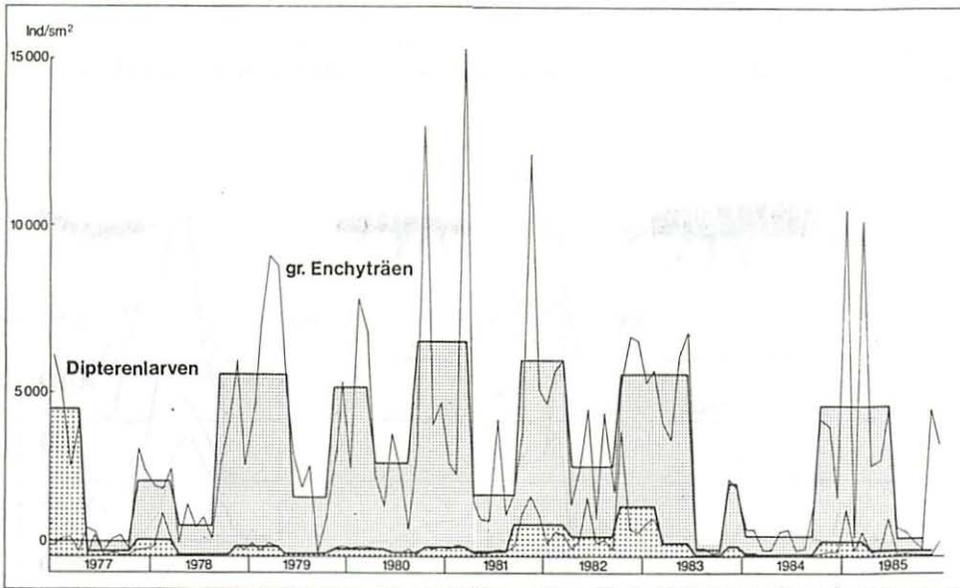


Abb. 2 Abundanzentwicklung der Dipterenlarven- und Enchyträenpopulationen in der Bodenstreu des Moder-Buchenwaldes bei Etlingen. Methode: Handauslese aus Quadratproben von $\frac{1}{3} \text{ m}^2$; Werte korrigiert mit dem gruppenspezifischen Effektivitätswert nach FRANKE, FRIEBE und BECK (in Vorb.). Angegeben sind die Einzelwerte der monatlichen Proben und Mittelwerte für Sommer- und Winterhalbjahre; die Mittelwerte wurden nicht nach Kalendermonaten, sondern nach dem Prinzip größtmöglicher Differenz zwischen aufeinanderfolgenden Mittelwerten gebildet (in Anlehnung an BECK 1983).

Zu Beginn unserer Untersuchungen im Winter 1976/77 ergaben die Quadratproben außerordentlich hohe Abundanzzahlen für Dipterenlarven und nur wenige große Enchyträen. In den darauffolgenden Jahren entwickelten sich die Abundanzzahlen gegenläufig, und erst ab Winter 1981/82 schien sich wieder eine größere Diptereengesellschaft aufzubauen. Das naßkalte Frühjahr 1983, verbunden mit dem trocken-heißen Sommer 1983, brachte einen totalen Zusammenbruch sowohl der Dipteren als auch der Enchyträen, von dem sich beide erst im Winter 1984/85 zu erholen begannen.

Die Tatsache, daß beide Gruppen zur gleichen Jahreszeit, nämlich im Winter, an gleicher Stelle im Bodenprofil, nämlich in der unteren L- und oberen F-Schicht, auftreten und außerdem noch ähnliche saprophage Ernährungsweise haben, legt den Verdacht nahe, daß es sich bei der gegenläufigen Populationsentwicklung um einen Fall direkter Konkurrenz handelt.

Wir vermuten, daß die langjährige Dynamik, deren Periodendauer – falls überhaupt eine regelmäßige Periodik zugrunde liegt – unbekannt ist, durch die beweglicheren Dipteren ausgelöst wird. Danach müßten bei weiterer Zunahme der Dipterenlarven die Enchyträenzahlen zurückgehen. Bislang paßt die gleichzeitige Zunahme beider Gruppen durchaus in dieses Bild, denn gerade bei direkter Konkurrenz müssen die Enchyträen mit einer gewissen Verzögerung reagieren. Das Jahr 1983 hat nun offensichtlich die Populationsentwicklung beider Gruppen unterbrochen, so daß wir auf eine bessere Untermauerung unserer Hypothese weiter warten müssen.

Genauere Informationen über die Struktur der Bodenfauna erhält man jedoch nur, wenn man über das Niveau der Tiergruppen hinaus möglichst bis zur Art vordringt. Auch das eben gezeigte Beispiel ist nur deshalb gut interpretierbar, weil es sich in Wirklichkeit fast um ein 2-Arten-System handelt: Immer dann, wenn deutliche (Winter-) Maxima zu erkennen sind, dominieren bei den Dipterenlarven 1 bis 2 Sciariden-Arten und bei den Enchyträen der große *Mesenchytraeus glandulosus* zu jeweils über 80 %.

Am Beispiel der Collembolen läßt sich verdeutlichen, daß dem Auf und Ab der Abundanzentwicklung sehr unterschiedliche Entwicklungsmuster der einzelnen Arten zugrunde liegen, die die Schwingungen der Abundanzkurve der gesamten Zönose sowohl verstärken als auch dämpfen können (Abb. 3):

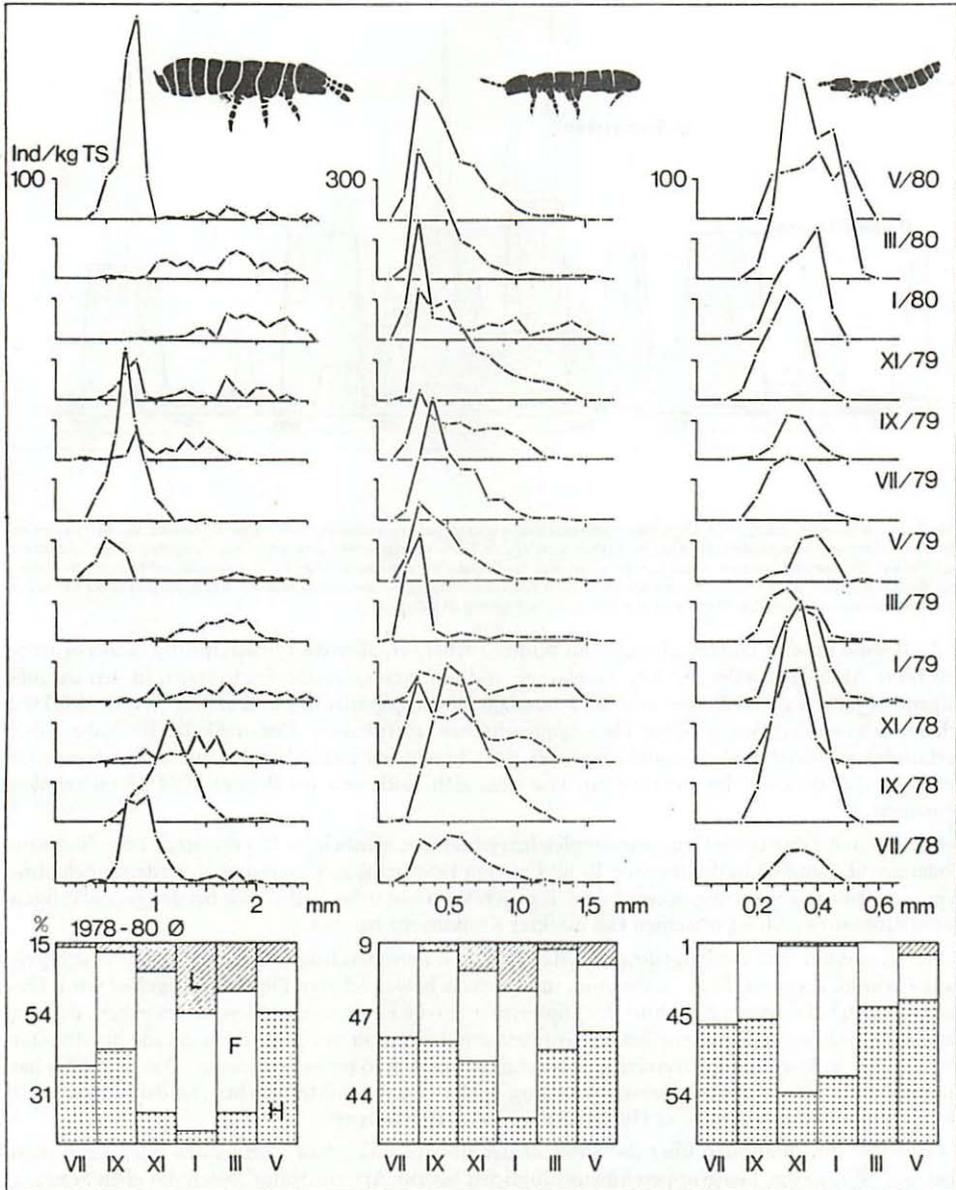


Abb. 3 Populationsentwicklung und Vertikalverteilung der Collembolen-Arten *Onychiurus quadriocellatus* (links), *Folsomia quadrioculata* (Mitte) und *Mesaphorura macrochaeta* (rechts). Oben ist für jede Population und Probe die Anzahl der Individuen pro kg Trockensubstrat dargestellt, bezogen auf die Größenklassen in 0,1- bzw. 0,05-mm-Schritten Körperlänge; unten ist die prozentuale Verteilung auf L-, F- und H-Schicht der Bodenstreu dargestellt (nach KOGLIN und BECK 1983, aus BECK 1983).

Aus der Größenverteilung der Individuen dreier Collembolen-Arten in den Populationen aufeinanderfolgender Proben läßt sich leicht ablesen, daß *Onychiurus quadricellatus* einen klar erkennbaren univoltinen Entwicklungszyklus hat. Die Populationen der absolut dominierenden, kleineren *Folsomia quadriculata* und die der noch kleineren *Mesaphorura macrochaeta* zeigen dagegen zu jeder Jahreszeit die gleiche Größenverteilung und lassen damit auf eine unsynchronisierte Aufeinanderfolge von mehreren, wahrscheinlich mindestens zwei Generationen pro Jahr bei diesen Arten schließen.

Sicher nicht zufällig ist dabei die Korrelation mit der Vertikalverteilung dieser 3 Arten: Abgesehen von der generellen Tendenz, im Winter im Streuprofil nach oben zu wandern, ist *Onychiurus quadricellatus* diejenige der 3 Arten, die am weitesten oben in der Bodenstreu lebt, während *Mesaphorura macrochaeta* die H-Schicht am stärksten besiedelt.

Will man über die Analyse der Struktur der Bodenfauna hinaus zu deren Funktion und Leistung vordringen, muß man weitere Parameter in die Untersuchungen mit einbeziehen. Die Leistung der Bodentiere läßt sich grundsätzlich messen als respiratorischer O_2 -Umsatz; da die Leistung der Bodentiere zumindest beim Abbau ganz überwiegend auf ihrer Fraßaktivität beruht, können außerdem Futterwahl- und -verwertungsversuche Aufschluß geben. Der Zugang zu den Leistungsparametern führt nur über die systematische Ebene der Art, da – in diametralem Gegensatz zu den üblichen Meßverfahren für die Mikroflora – summarische Messungen wegen der extremen Unterschiede der Bodentier-Arten in Größe, Bau und Lebensweise nicht möglich sind. Die Ausagemöglichkeiten von Futterwahl- und -verwertungsversuchen seien am Beispiel der Oribatiden, der dominanten Milbengruppe im Buchenwald, dargestellt (Abb. 4).

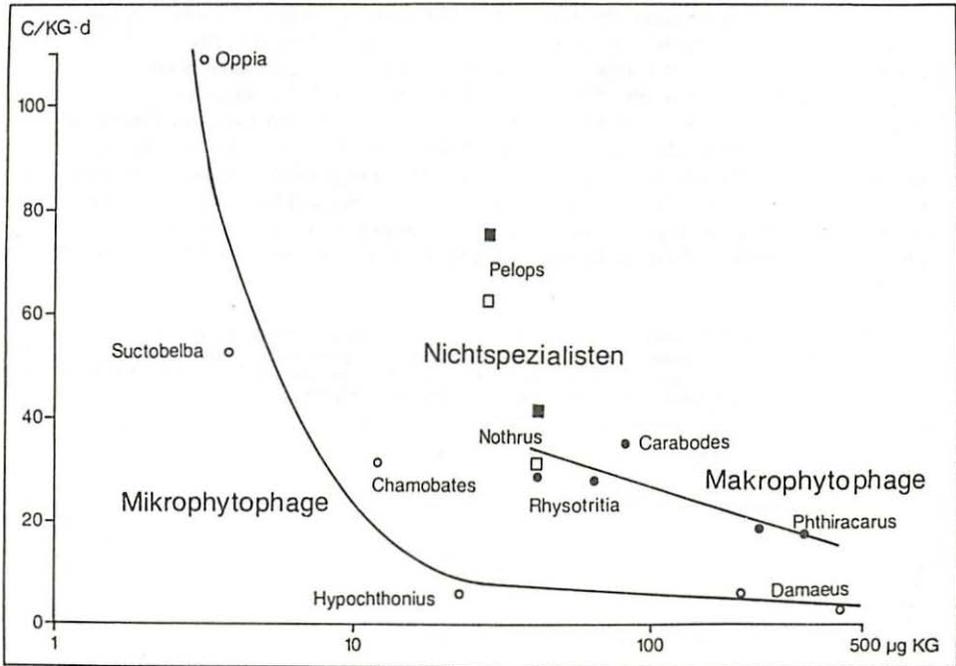


Abb. 4 Gewichtsspezifische Fraßleistung (Konsumtion/Körpergewicht) einiger Oribatiden in Abhängigkeit vom Körpergewicht (Lebendgewicht). Offene Kreise: Mikrophytophage, offene Quadrate: Nichtspezialisten, beide bei Fütterung mit Pilzhyphen; schwarze Kreise: Makrophytophage, schwarze Quadrate: Nichtspezialisten, beide bei Fütterung mit 1jährigem Buchenlaub (nach MITTMANN 1980, 1983).

Die Oribatiden unseres Buchenwaldes lassen sich überwiegend zwei hauptsächlichen Ernährungstypen zuordnen: den Makrophytophagen, die zellulose- und ligninreiche, energiearme Nahrung zu sich nehmen, und den Mikrophytophagen, die eiweiß- und energiereichere Nahrung in Form von Pilzhyphen, wahrscheinlich auch Aas, fressen und außerdem im Verdacht stehen, wahlweise als echte Zoophage aufzutreten.

Setzt man die tägliche Konsumtion der untersuchten Oribatiden-Arten in Beziehung zum Körpergewicht, dann wird offenbar, (1) daß Makrophytophage erheblich mehr an Nahrung zu sich nehmen müssen als Mikrophytophage, um ihren Energiebedarf zu decken, (2) daß der Energiebedarf mit abnehmender Körpergröße exponentiell ansteigt und (3) daß dies wahrscheinlich der Grund dafür ist, daß unterhalb einer Körpergröße von etwa 30 μm die meisten Oribatiden mikrophytophag sind, ja, daß die Erschließung der mengenmäßig reichlich vorhandenen Nahrungsquelle „wenig zersetztes Laub und Holz“ aus energetischen Gründen erst ab einer gewissen Körpergröße möglich ist, was sich wiederum mit der Tatsache deckt, daß die Jungtiere der Phytacariden, die als Adulte ausgesprochene Holzfresser sein können, energiereichere Pilznahrung bevorzugen.

Die Glieder der Ernährungs- und Energiebilanz

$$K = A + F$$

(K = Konsumtion, A = Assimilation und F = Exkretion als Faeces) sind für jeweils einen großen und kleinen Vertreter der beiden Haupternährungstypen und einen Nichtspezialisten oder Panphytophagen in Tab. 1 zusammengestellt. Daraus läßt sich erkennen, welche unterschiedlichen Funktionen nahverwandten Bodentieren, hier den Oribatiden-Arten im besonderen, beim Streuabbau zukommen:

Makrophytophage haben eine niedrige Assimilationsrate, nutzen also die aufgenommene Nahrung nur zu einem geringen Prozentsatz aus im Gegensatz zu den Mikrophytophagen, deren Assimilationsrate fast doppelt so hoch ist. Makrophytophage stellen in Form ihrer relativ großen Faecismengen mechanisch gut aufbereitete und bei der Darmpassage wahrscheinlich auch mikrobiologisch entsprechend beimpfte Nahrung für koprophage Folgezersetzer zur Verfügung. Der Mineralgehalt der Nahrung oder der Gehalt an einzelnen Elementen kann ein Überschuß- oder Mangelangebot darstellen; die Wirkung des Tierfraßes kann dies zumindest vorübergehend noch potenzieren, da die Tiere die Ausscheidung einzelner Minerale je nach Angebot zu steuern vermögen, wie am Asche- und besonders am Calciumgehalt von Futter und Faeces deutlich wird. Dadurch können gerade Mikrophytophage für Elementumlagerungen in der Bodenstreu sorgen, ganz abgesehen von ihrer Bedeutung für die Optimierung des Pilzwachstums durch Beweidung der Pilzhyphen.

Tab. 1 Mittlere Konsumtion, Assimilation und Egestion einiger Oribatiden-Arten des Moder-Buchenwaldes bei Fütterung mit 1jährigem Rotbuchenlaub oder nichtdeterminierten Pilzhyphen, angegeben in μg bzw. mcal pro Individuum und Tag bei 10 °C. Außerdem ist der Gehalt der Nahrung und der Faeces an Asche (= Mineralgehalt) und Calcium in % aufgeführt. Alle Werte, auch das Körpergewicht der Tiere, beziehen sich auf Trockensubstanz (nach MITTMANN 1980, 1983).

Tier	C μg	C	A mcal	A/C %	F mcal	Asche %	Ca	
Futter: Rotbuchenlaub						6,4	0,4	
Makrophytophage								
<i>Phytacarus piger</i>	136	56	250	72	29	178	7,7	0,2
<i>Rhyssotritia duplicata</i>	13	12	55	17	31	38	6,8	0,2
Nichtspezialist								
<i>Nothrus silvestris</i>	28	17	76	17	23	59	6,3	0,2
Futter: Pilzhyphen						15,4	8,2	
Mikrophytophage								
<i>Damacus spec.</i>	271	16	75	36	48	39	27,0	13,8
<i>Oppiella spec.</i>	1,6	3,5	17	10	57	7	25,6	17,5
Nichtspezialist								
<i>Nothrus silvestris</i>	28	13	65	30	46	35	22,6	11,5

Der entscheidende Schritt zur Beurteilung von Funktion und Leistung der Bodenbiozönose insgesamt besteht darin, die zahlreichen Informationen auf dem Artniveau anhand systematischer und/oder ökologischer Gruppen zusammenzufassen. Dies sei am Beispiel der Nematoden verdeutlicht (Abb. 5).

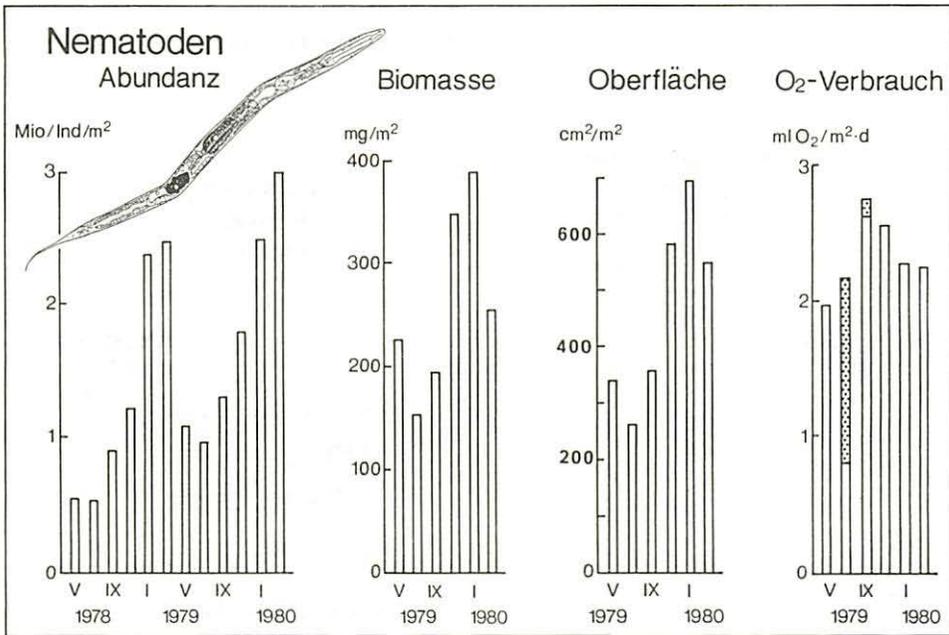


Abb. 5 Abundanzentwicklung der Nematodenzönose des Moder-Buchenwaldes bei Ettligen von Mai 1978 bis März 1980 sowie Biomasse, Oberfläche und O₂-Verbrauch für das Jahr 1979/80. Die Werte der Biomasse und Oberfläche beruhen auf der Vermessung jedes einzelnen Individuums der Zönose, die des O₂-Verbrauches auf Umrechnungen von Literaturdaten nach Körperoberfläche und mittlerer Monatstemperatur; die in ihrer Aktivität schwer einzuschätzenden Anhydrobiose-Stadien sind punktiert angegeben (nach ZELL 1985).

Die Nematoden mit insgesamt 85 Arten zeigen eine ausgesprochene jahreszeitliche Abundanzdynamik mit einem Maximum im Winter von Januar bis März. Berechnet man über die Messung von Länge und Breite jedes einzelnen Individuums jeder Art die Biomasse der Nematodenzönose – aus arbeitszeitlichen Gründen konnte dies nur für das Jahr 1979/80 durchgeführt werden –, dann verschiebt sich das absolute Maximum vom März auf den Januar; hierin wird der große Anteil an Jungtieren in der Märzprobe deutlich.

Berechnet man weiterhin über die Körperoberfläche – näherungsweise wird ein Zylinder mit zwei Kegeln an den Enden zugrunde gelegt – und mittels experimenteller Daten aus der Literatur schließlich den O₂-Umsatz, dann ergibt sich die verblüffende Feststellung, daß aus den beträchtlichen Abundanzschwankungen ein nahezu gleichmäßiger Energieumsatz der Nematodenzönose im Jahresablauf resultiert, wenn man die Unsicherheit in der Beurteilung der Aktivität der Anhydrobiosestadien einmal beiseite läßt. Die niedrige Individuenzahl im Sommer wird durch den höheren Umsatz infolge der höheren Umgebungstemperatur kompensiert oder, umgekehrt betrachtet: Im Winter sind zur Aufrechterhaltung eines optimalen Abbauniveaus wesentlich mehr Tiere notwendig als im Sommer, und diese vielen konkurrieren nicht stärker um die Nahrung als die wenigen im Sommer.

Ein solcher jahreszeitlicher Ausgleich auf der quantitativen Seite des Energieumsatzes wird auf qualitativer Seite ergänzt durch eine vielfache, aber immer nur partielle Überlagerung der ökologischen Nischen der Arten, die sich allein schon aus der Zahl von über 1000 Bodentier-Arten unseres

Buchenwaldes ableiten läßt. Diese „ökologische Redundanz“ gewährleistet die Regulationsfähigkeit und damit die Stabilität der bodenbiologischen Prozesse, deren Ergebnis eine standortabhängige Optimierung des Abbaus und damit der Nährstoffversorgung des Buchenwaldes ist.

Der Abbau läßt sich grob-schematisch folgendermaßen zusammenfassen (Abb. 6):

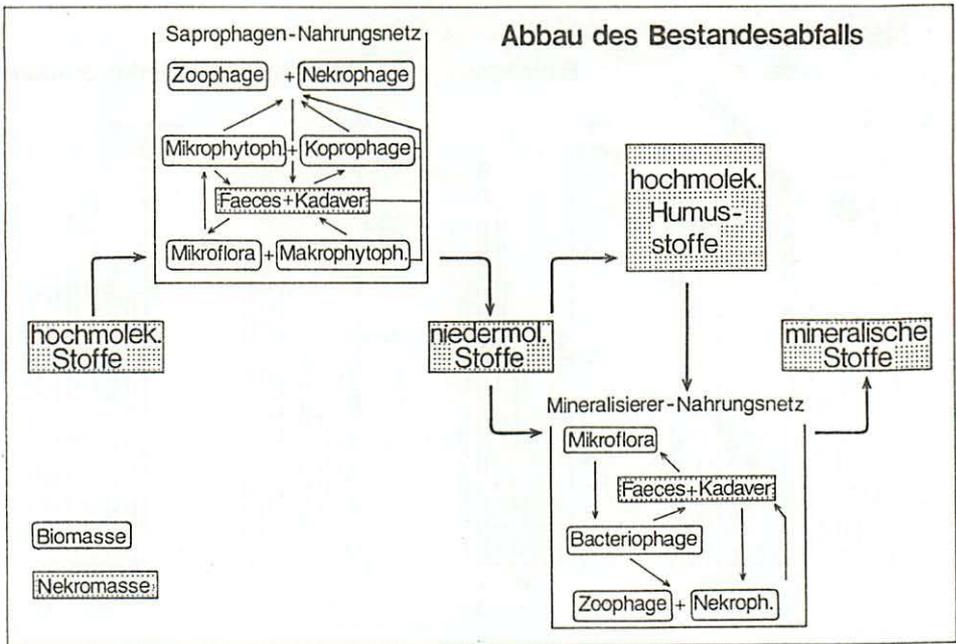


Abb. 6 Schema des Abbaus des Bestandesabfalls in einem Laubwaldboden (aus BECK 1983).

Das Abbaugeschehen gliedert sich in 2 große Schritte: (1) Hochmolekulare Stoffe werden zunächst in niedermolekulare Bruchstücke aufgespalten und diese dann (2) in ihre mineralischen Ausgangsstoffe zerlegt, Zellulose beispielsweise zunächst in die dimere Zellobiose und die monomere Glukose, die dann zu CO_2 und H_2O veratmet wird.

Der erste Schritt ist das Werk des Saprophagen-Nahrungsnetzes, das einen großen Teil der Mikroflora, vor allem die Pilze, und den weitaus größten Teil der Bodenfauna umfaßt; er beginnt mit der Aktivität der Primärerzersetzer, die mittels extrazellulärer Enzyme, hier vor allem Hydro-lasen, die Makromoleküle aufbrechen und entweder die Bruchstücke der Nahrungskette zur Verfügung stellen oder selbst im Betriebsstoffwechsel vollständig veratmen. Es schließen sich an die Sekundärerzersetzer, vor allem Mikrophytophage und Koprophage, und schließlich die Aasfresser und Räuber als übergeordnete Regulatoren.

Der zweite Schritt wird von der mineralisierenden Mikroflora, vornehmlich den Bakterien, eingeleitet, die ihrerseits in ein Nahrungsnetz eingebunden sind; dieses Nahrungsnetz umfaßt hauptsächlich die Mikrofauna mit Protozoen und Nematoden als Saprophagen, und die gleichen Tiergruppen stellen hier auch überwiegend die Nekro- und Zoophagen. In den Nahrungsnetzen, vor allem dem der Saprophagen, und in der Humusbildung, die eine Neusynthese hochmolekularer Stoffe darstellt, kann man Verzögerungsschleifen im Stoff- und Energiefluß sehen. Im ersten Schritt entscheidet das Saprophagen-Nahrungsnetz weitgehend über Art und Geschwindigkeit des

Abbaus, wie er sich in den völlig verschiedenen Abbauwegen der Humusformen Rohhumus – Moder – Mull äußert. Die zentrale Bedeutung der Bodentiere liegt dabei weniger in ihrer quantitativen Leistung, im mengenmäßigen Umsatz des pflanzlichen Bestandesabfalls, als vielmehr in ihrer qualitativen Leistung als Regulatoren des Abbaus, die an bestimmten, sensiblen Stellen steuernd eingreifen.

Literatur

- BECK, L. (1983): Zur Bodenzoologie des Laubwaldes. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. **1983**: 37-54.
- BECK, L., und H.-W. MITTMANN (1982): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 2. Klima, Streuproduktion und Bodenstreu. – *Carolinea* **40**: 65-90.
- FRANKE, U., B. FRIEBE und L. BECK: Ermittlung der Siedlungsdichte von Bodentieren aus Quadratproben und Barberfallen (in Vorb.).
- KOGLIN, J., und L. BECK (1983): Wirkung von Umweltänderungen auf die Collembolenfauna (Insecta, Apterygota) eines Buchenwaldbodens. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. **1983**: 218.
- MITTMANN, H.-W. (1980): Zum Abbau der Laubstreu und zur Rolle der Oribatiden (Acari) in einem Buchenwaldboden. – Diss. Karlsruhe, 117 S.
- (1983): Einfluß von Oribatiden (Acari) auf den Abbau der Laubstreu in einem Buchenwaldboden. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. **1983**: 220.
- ZELL, H. (1985): Die Nematodenfauna eines Buchenwaldbodens. – Diss. Karlsruhe, 382 S.

Anschrift des Autors:

Prof. Dr. Ludvig Beck, Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 3949, D-7500 Karlsruhe 1.