

## Zur Funktion der saprophagen Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein langfristiges Untersuchungsprogramm im Göttinger Wald<sup>1\*</sup>

Matthias Schaefer

**Abstract:** Guilds of saprophagous and microphytophagous animals have been studied in a beech forest on limestone near Göttingen. Some preliminary results are presented: Earthworms (Lumbricidae) were the dominant group with a mean biomass of 9800 mg dry wt/m<sup>2</sup>. Biomass values of the other groups were 430 (Gastropoda), 180 (Oribatei), 36 (Isopoda), 600 (Diplopoda), 155 (Collembola), 161 mg dry wt/m<sup>2</sup> (larvae of Diptera). According to feeding experiments and calculations of energy budgets the soil fauna consumed a large fraction of the leaf litter input of approximately 8400 kJ/m<sup>2</sup>·a. Many of the species of soil animals utilized special food resources. Predators obviously influenced the density of the soil fauna; for example, the prey killed by spiders amounted to about 9 kJ/m<sup>2</sup>·a. Experimental studies on decomposition should be based on the following hypotheses: the soil fauna influences soil quality and population properties of the microflora. Decomposition is regulated by litter input, composition of the decomposer community, abiotic factors, quality of food resources, and pressure by predators. Soil animals may contribute to a continuous release of nutrients in mineral cycles.

### 1. Einleitung

Es gibt heute schon eine große Zahl ökologischer Studien über Laubwald-Ökosysteme, vor allem im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms (vgl. DEANGELIS et al 1981); erwähnt seien nur die Untersuchungen über Buchenwälder im Solling (Westdeutschland; ELLENBERG et al. 1979), in Hestehaven (Dänemark), über Mischwälder als „Hubbard Brook Project“ (USA; BORMANN & LIKENS 1979), im Meathop Wood (Großbritannien), über einen Eichenmischwald bei Virelles (Belgien; DUVIGNEAUD & KESTEMONT 1977), über einen *Liriodendron*-Mischwald bei Oak Ridge (USA).

Bei den häufig mehr globalen Untersuchungsansätzen werden die Tiere in manchen Studien stärker vernachlässigt; oft ist es sehr schwierig, zu einer „Synthese“, also einem Gesamtbild der Tätigkeit der Tiere in den untersuchten Laubwald-Ökosystemen zu kommen.

Ein Ökosystem ist ein Beziehungsgefüge von Organismen untereinander und mit ihrem Lebensraum. Diese Wirkungsgefüge hat beschreibbare Eigenschaften: eine räumliche, zeitliche und funktionale Struktur, eine gewisse Beständigkeit (Stabilität), die zum Teil

1) Studien aus dem Sonderforschungsbereich 135, Nr. 4.

\* Herrn Prof. Dr. W. Tischler zum 70. Geburtstag gewidmet.



durch Vorgänge der „Selbstregulation“ bedingt wird. Die Wirkungen (Aktionen) und Wechselwirkungen (Interaktionen) zwischen den Organismen sind z. B. als Ernährungsbeziehungen im Nahrungsnetz (vgl. Abb. 1 a), als interspezifische Konkurrenz oder in symbiotischen Abhängigkeiten ausgeprägt. Eine wichtige Funktion eines Ökosystems liegt im Kreislauf der Stoffe und dem damit verbundenen Energiefluß (ODUM 1971).

Als an der Göttinger Universität die Planung zu einem Sonderforschungsbereich über terrestrische Ökosysteme begann, mußte sich unsere Arbeitsgruppe im Hinblick auf die Tiere für ein zentrales Thema entscheiden. Die Saprotrophen-Nahrungskette ist in Laubwäldern weitaus bedeutender als die Phytotrophen-Nahrungskette: Phytophage konsumieren nur etwa 5 % der Nettoprimärproduktion an Blatt-Phytomasse der Bäume (FUNKE 1973, NIELSEN 1978), bei Gradationen kann dieser Anteil stärker ansteigen (GOSZ et al. 1978). Die Zersetzung toter organischer Substanz und die Remineralisation ist dagegen ein quantitativ bedeutsamer und zugleich für das System essentieller Vorgang, an dem als Reduzenten (oder Destruenten, Transformanten) Mikroorganismen (Pilze und Bakterien) und saprophage Tiere beteiligt sind (SWIFT et al. 1979).

Bei dem Vorgang der „Dekomposition“ sind im Hinblick auf die Tiere trotz der intensiven, weltweiten Forschung viele Einzelheiten noch unklar und Fragen ungelöst: Worin liegt die eigentliche Bedeutung der saprophagen Tiere, die zwar einen hohen Anteil der anfallenden toten organischen Substanz konsumieren können, aber weitaus geringer an der CO<sub>2</sub>-Bildung und damit am Energiefluß beteiligt sind als die Mikroorganismen (CROSSLEY 1977, HAYES 1979)? Warum ist die Bodenfauna so divers (ANDERSON 1977)? Welchen Einfluß haben die Feinde der Destruenten, also die mikrophytophagen und zoophagen Tiere?

Unsere Arbeitsgruppe versucht, in Zusammenarbeit mit Bodenkundlern und Mikrobiologen einen Beitrag zur Beantwortung dieser Fragen zu leisten, wobei es als erstes Ziel den relativen Anteil der einzelnen beteiligten Tiergruppen - in der Form einer Energiebilanz - an der Verarbeitung der Bodendreu zu erfassen gilt.

Darüber möchte die vorliegende Arbeit berichten. Die Ergebnisse fußen auf Examensarbeiten von Mitarbeitern über Regenwürmer (POSER 1981), Schnecken (CORMANN 1980, 1981), Hornmilben (BAASKE, in Vorb.), Asseln (STRÜVE-KUSENBERG, in Vorb.), Diplopoden (SPRENGEL 1981), Collembolen (WOLTERS 1981), Dipterenlarven (HÖVMEYER 1981). Herr Dr. J. Schauer mann trug mit wesentlicher Vorarbeit und Mithilfe zu dem Projekt bei; Herr E. Jordan leistete wertvolle technische Hilfe.

## 2. Untersuchungsgebiet und Methodik

Die Untersuchungsfläche im Göttinger Wald auf einem Muschelkalkplateau in etwa 420 m Höhe über N. N. wird von CORMANN (1981) beschrieben: ein etwa 120 Jahre alter Buchenwald mit eingestreuten Eschen, Ahornbäumen und Wildkirschen, fehlender Strauchschicht und diverser Krautschicht; pflanzensoziologisch ein Melico-Fagetum hordelymetosum. Der Boden hat als Mull-Rendzina einen variiierenden Löß- und Lehmmantel.

1979 und 1980 wurden in einem Zeitraum von etwa einem Jahr in ungefähr monatlichen Abständen Proben der Bodenfauna und der Tierwelt der Streuschicht entnommen (Für Einzelheiten sei auf die genannten Arbeiten verwiesen): Lumbricidae X. 1979 - X. 1980, 8 Proben von 1/16 m<sup>2</sup> als kombinierte Handauslese (meist bis -15 cm Tiefe) und Formalinaustreibung; Gastropoda II. 1979 - I. 1980 24 Proben bis -4 cm, mit 20 cm Durchmesser, Handauslese; Oribatei und Collembola XII. 1979 - XI. 1980 Extraktion von Bodenausstichen in einem MacFadyen-Apparat, 12 Proben bis -6 cm, mit 5,5 cm Durchmesser; Isopoda und Diplopoda XII. 1979 - XII. 1980 Extraktion von 12 Proben in einem Kempson-Apparat, 12 Proben bis -3 cm, mit 22 cm Durchmesser; Larven der Diptera I. 1980 - XII. 1980 Auslese durch eine kombinierte Spül- und Flotationsmethode, 8 Proben bis -16 cm Tiefe, mit 21 cm Durchmes-



### 3. Berechnung der Energiebilanz

Für die Energiebilanz eines Individuums, einer Population oder einer trophischen Ebene ist nach PETRUSEWICZ & MACFADYEN (1970) die folgende Formel eingebürgert:  $C = A + FU = R + P + FU$  ( $C$  = Konsumption,  $A$  = Assimilation,  $FU$  = Defäkation,  $R$  = Respiration,  $P$  = Produktion; alle Werte meist auf 1 Jahr bezogen). Zur Bestimmung von Komponenten der Energiebilanz haben wir verschiedene Methoden benutzt (vgl. Tab. 1): (a) direkte Bestimmung von  $C$ ; (b) direkte Bestimmung von  $P$  als Biomassezuwachs; (c) Errechnung von  $R$  aus der Biomasse  $B$  unter Berücksichtigung der Abhängigkeit von der Temperatur nach Literaturangaben für die jeweils betrachtete Gruppe (z. B. PERSSON & LOHM 1977); (d) Errechnung von  $P$  aus  $R$  mit Hilfe von Regressionsgleichungen oder des Nettowirkungsgrades der Produktion  $P/A$  nach Literaturdaten (z. B. HUMPHREYS 1979); (e) Berechnung von  $C$  aus der in der Literatur angegebenen Assimilationseffizienz  $A/C$  (z. B. nach HEAL & MACLEAN 1975); (f) entsprechende Kalkulation von  $A$  aus  $A/C$ ; (g) direkte Kalkulation von  $A$  aus Fütterungsversuchen.

### 4. Ergebnisse und Diskussion

#### 4.1. Die Zersetzung als Prozeß

In einem Ökosystem (Abb. 1 a) wird die tote organische Substanz  $x$ , die aus ganz unterschiedlichen Quellen stammt, mit einer Rate  $k$ , häufig angenähert nach einer Exponentialfunktion, zersetzt (Abb. 1 b). Dieser Wert  $k$  wird von vielen Faktoren beeinflusst, die zu vier Gruppen zusammengefaßt werden können: relative Zusammensetzung der Reduzenten, abiotische Umweltfaktoren, Qualität der Nahrungsressourcen, Feinde der Reduzenten (also Mikrophytophage und Zoophage). Diese Einflußgrößen sind untereinander stark vernetzt; z. B. wirkt die Qualität der Nahrung auf die Freßrate der Konsumenten, diese werden von Feinden dezimiert, die Freßrate ist von der Temperatur abhängig. Die „Primärzersetzer“ unter den Tieren fressen an noch relativ wenig veränderter Pflanzenstreu, die „Sekundärzersetzer“ leben von stärker verarbeitetem Bestandesabfall, z. B. dem Kot von saprophagen Tieren. Die Saprophagen assimilieren nur einen relativ geringen Teil der Nahrung, der Rest geht als Defäkation  $FU$  in das System Boden zurück (vgl.  $C$ ,  $A$  und  $FU$  in Tab. 1). Organische Substrate können auf diese Weise mehrere Male den Darm von saprophagen Tieren passieren. Ein Teil der organischen Substanz wird über die „Humifizierung“ als Huminstoffe längerfristig festgelegt (vgl. auch SWIFT et al. 1979).

Die die Dekompositionsrate regulierenden Faktoren bewirken in ihrer Gesamtheit offenbar, daß der Prozeß der Zersetzung in reifen Ökosystemen zu keiner oder nur geringfügiger Akkumulation toter organischer Substanz führt, der „input“ also im Durchschnitt mehrerer Jahre etwa gleich dem „output“, der verarbeiteten und remineralisierten Nekromasse, ist. Dies führt zu der Hypothese, daß das Zersetzungs-System in seiner Umsatzleistung von der Menge des anfallenden toten Materials gesteuert wird.

Der Zugang an toter organischer Substanz besteht unter anderem aus oberirdischem Bestandesabfall der Bäume (vor allem Laub, Holz), der Kräuter, unterirdischem Bestandesabfall, absterbenden Tieren und Mikroorganismen sowie aus Kot (vgl. Abb. 1 a). Von diesen Zuflüssen sind im untersuchten Buchenwald bisher bestimmt: der Laubfall der Bäume auf der in Kap. 2 beschriebenen Versuchsfläche mit 310 g TS/m<sup>2</sup>, auf weiter entfernt liegenden Flächen die oberirdische Biomasse (und damit etwa die jährliche Netto-primärproduktion) von krautigen Beständen (nach SCHMIDT, mündlich) bei *Anemone nemorosa* bis 30 g, bei *Mercurialis perennis* bis 100 g, bei *Allium ursinum* bis 140 g TS/m<sup>2</sup>. Auf der zoologischen Versuchsfläche kommt nur die erste Art (neben nicht untersuchten Kräutern) vor. Es sei der oberirdische Streuanfall durch Kräuter hier mit 100 g TS/m<sup>2</sup> an-



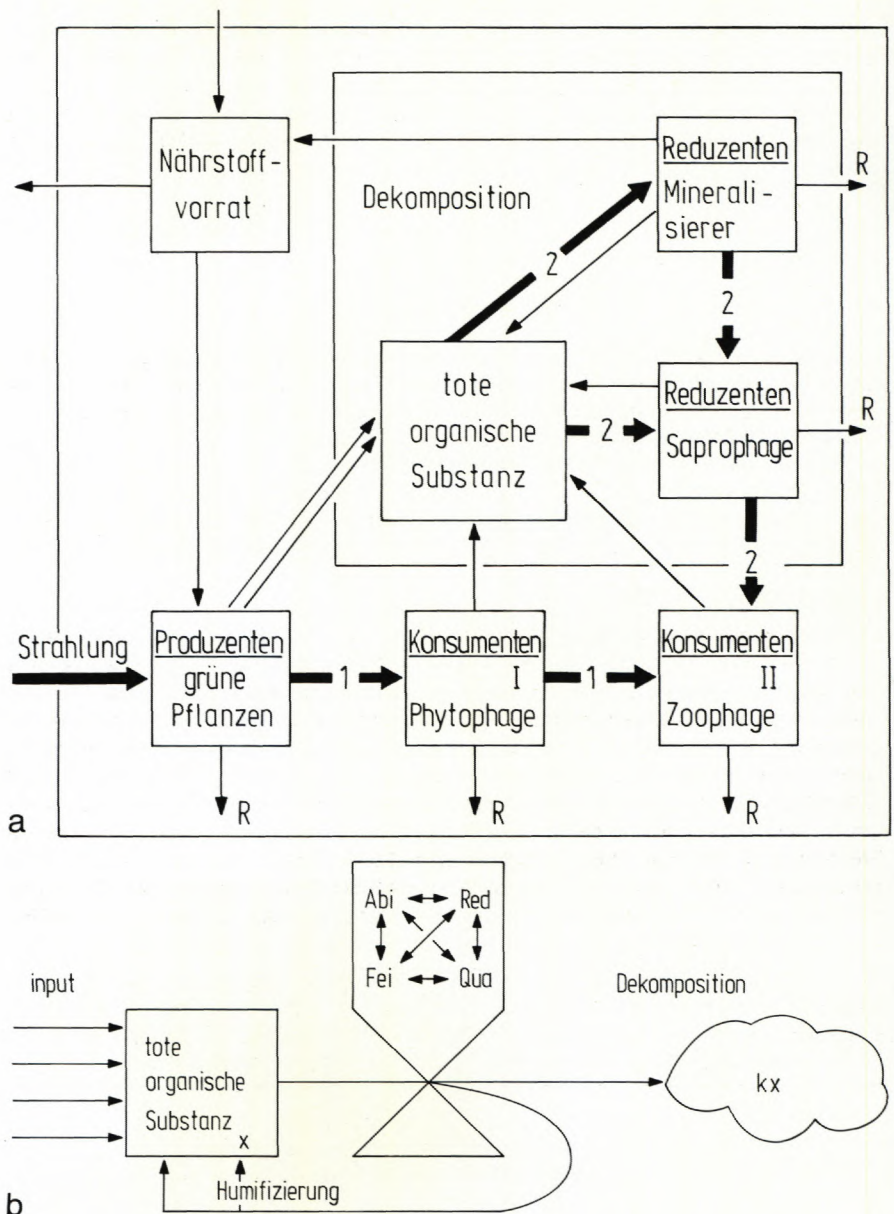


Abb. 1: Schematische Darstellung eines Ökosystems (1a) und des Prozesses der Dekomposition (1 b). R = Respiration, 1 = Phytotrophen-Nahrungskette, 2 = Saprotrophen-Nahrungskette, Abi = abiotische Faktoren, Red = Reduzenten, Qua = Qualität der Ressource, Fei = Feinde. Weitere Erklärung im Text.

genommen. Als Umrechnungsfaktoren in Energiewerte werden hier nach RUNGE (1973) benutzt: 1 g Laubstreu der Bäume (vor allem Buche) entspricht etwa 5 kcal, 1 g Krautmasse 4,5 kcal. Das ergibt insgesamt einen Bestandesabfall an grüner Pflanzenmasse von etwa 8400 kJ/m<sup>2</sup> im Jahr.

Der Wert k und seine mögliche jahreszeitliche Veränderung wird von uns durch Aussetzen von Streu-Behältern aus Maschendraht mit definierten Mengen an Laubstreu der Bäume, beginnend mit Dezember 1981, über die Jahre 1982 und 1983 bestimmt. Der Ab-



bau des Bestandesabfalls verläuft in dem Kalkbuchenwald viel schneller als im Sauerhumbuchenwald des Solling (vgl. ELLENBERG et al. 1979). In der auf den herbstlichen Laubfall folgenden Vegetationsperiode wird das Laub stark zersetzt und auch Regenwürmer in den Boden eingearbeitet, nur ein Teil des Laubes (vor allem des Buchenlaubes) bleibt zurück und muß ein zweites Mal überwintern. Die Kräuter werden sehr rasch abgebaut.

#### 4.2. Die Tätigkeit der Reduzenten

Unter den saprophagen Tiergruppen des untersuchten Kalkbuchenwaldes sind die Regenwürmer ihrer Biomasse nach vorherrschend (Tab. 1), in größerem Abstand stehen Diplopoden und Gastropoden. Bei den Angaben über Siedlungsdichte und Biomasse wird nicht nach Phänologie und Tiefenverteilung differenziert. In der Tabelle sind auch die mikrophytophagen Tiergruppen enthalten. Saprophage und myzetophage Käfer sind bisher nur teilweise ausgewertet; dies gilt auch für Nematoden und Enchytraeiden (zwischen 200000-2 Mill. bzw. 20000-40000 Ind./m<sup>2</sup>; HEITKAMP, mdl. Mitt.). Unter den Protozoen dominieren Nacktamoeben mit 10 Mrd. Ind. / m<sup>2</sup> (MEISTERFELD, mdl. Mitt.).

Entsprechend ihrer Biomasse ist der Anteil der Regenwürmer an der Konsumption hoch; allerdings wurde hier experimentell nur das Verschwinden des Laubes von der Oberfläche gemessen (POSER 1981). Nur ein kleiner Teil der gefressenen Substanz wird assimiliert, der Rest geht in den „pool“ des toten organischen Materials zurück. Nach der Gesamtkonsumptionsrate der untersuchten saprophagen Bodentiere wird von ihnen ein größerer Teil des Streuanfalls verarbeitet. Nach anderen Autoren konsumieren die saprophagen Bodentiere etwa 1/3 (EDWARDS 1974), 20-100 % (WEBB 1977), 20-30 % (CROSSLEY 1977) des Bestandesabfalls. Dies ist noch ein wenig aussagekräftiger Befund. Denn unbekannt ist die Umsatzrate der Mikroorganismen, deren Biomasse im Frühjahr und Sommer 1981 zwischen etwa 200-400 mg TS/m<sup>2</sup> (bis -6 cm Tiefe) schwankte (DOMSCH, mdl. Mitt.). Außerdem umfaßt die Kalkulation auch die Mikrophytophagen, die unter den Collembolen einen hohen Anteil stellen (WOLTERS 1981). Bei Be-

Tab. 1: Übersicht über saprophage und mikrophytophage Tiergruppen eines Kalkbuchenwaldes bei Göttingen. S = Artenzahl, N = Individuendichte, B = Biomasse, C = Konsumption, A = Assimilation, FU = Defäkation. N, B sind Jahresdurchschnittswerte; C, A, FU beziehen sich auf 1 Jahr. a, b, ... Bestimmungsmethode für C bzw. A (vgl. Kap. 3). Weitere Erklärung im Text.

TIERGRUPPEN	S	N/m <sup>2</sup>	B mgTS/m <sup>2</sup>	C kJ/m <sup>2</sup> ·a	A kJ/m <sup>2</sup> ·a	FU kJ/m <sup>2</sup> ·a
LUMBRICIDAE	10	155 <sup>1)</sup> 235 <sup>2)</sup>	9800	cde <sup>3)</sup> 1542 cde <sup>3)</sup> 8788 a <sup>4)</sup> 3119 <sup>5)</sup>	cd 439 cd 439 cd 139	1103 8349 2980
GASTROPODA <sup>6)</sup>	30	120	430	a <sup>7)</sup> 83	f,g 58	25
ORIBATEI	?	25900	180	?	?	?
ISOPODA	5	207 <sup>8)</sup>	36 <sup>8)</sup>	a 208 <sup>8)</sup>	g 54	154
DIPLOPODA	5	90	600	a 182	g 36	146
COLLEMBOLA	25	38000	155	cde 150	cd 36	114
DIPTERA (Larven) <sup>9)</sup>	42 Fam.	2843	161	a 669 <sup>10)</sup>	bc 5-10	659

1) nach Handauslese; 2) nach Extraktion im Kempson-Apparat; 3) nach unterschiedlichen A/C-Werten; 4) als Verschwinden des Laubes von der Bodenoberfläche; 5) nur *Lumbricus terrestris*; 6) zum Teil auch phytophag, zoophag; 7) dazu auch durchschnittliche C-Werte aus der Literatur; 8) nur *Trichoniscus pusillus*; 9) zum Teil auch zoophag; 10) nur Sciaridae.



rechnungen der Konsumptionsraten für die Gesamtheit der saprotrophen Gruppen, also aller Reduzenten, müßten sich Werte weit über 100 % ergeben, da ein Großteil der aufgenommenen Nekromasse ungenutzt (bei Tieren als FU) in das System zurückgelangt und erneut als Nahrungsressource zur Verfügung steht.

Eine kaum zu überwindende Schwierigkeit bei derartigen globalen Kalkulationen sind die räumliche und zeitliche Heterogenität des Bodens; die Verschiedengestaltigkeit der Ressourcen, die immer eine Mischung aus totem Material und Mikroflora darstellen; die Spezialisierung der Reduzenten auf bestimmte Nahrungsqualitäten. Die Ergebnisse deuten indirekt auf die wichtige Zersetzungsfunktion der Mikroflora des Bodens hin. Die Mikroorganismen haben nach PARKINSON (1977) einen Anteil von etwa 90 % der Respiration des Edaphons in terrestrischen Ökosystemen.

#### 4.3. Übrige Einflußgrößen

Die wichtigsten abiotischen Faktoren sind Temperatur und Wassergehalt des Bodens. Nach unseren Befunden sind manche saprophage Tiere auch im Winter unter der Schneedecke aktiv; Beobachtungen deuten darauf hin, daß die sommerliche Trockenheit einen Rückgang der Zersetzungsrate bedingt.

Über die Bedeutung der Qualität der Nahrungsressourcen, in denen auch sekundäre Pflanzenstoffe vorkommen, gibt es viele Untersuchungen (vgl. SWIFT et al. 1979). Auch im untersuchten Wald bestätigt sich für viele Tiergruppen, daß Buchenlaub weniger gern als Nahrung angenommen wird als das Laub anderer Baumarten (Esche, Ahorn, Kirsche; z. B. bei Diplopoden, SPRENGEL, 1981) oder gar der Kräuter (z. B. bei Schnecken, CORSMANN 1980). Der Grund mag im Gehalt des Buchenblattes an bestimmten phenolischen Verbindungen, möglicherweise auch in seiner Festigkeit liegen (SWIFT et al. 1979). Die Hauptressource muß also erst verwittern und von Mikroorganismen besiedelt werden, ehe sie in größerer Menge konsumiert wird. Analysen der Inhalte des Darm-Traktes zeigen, wie divers die Nahrung vieler sogenannter saprophager Tiere sein kann: der oberflächenbewohnende Collembol *Tomocerus flavescens* nahm im Frühjahr viel amorphes Material und mineralische Partikel auf, bis zum Herbst stieg aber der Anteil von Sporen und Hyphen im Darm stark an (WOLTERS 1981). Die Schnecke *Perforatella incarnata* enthielt in ihrem Faezes während des Sommers unterschiedliches (auch grünes) Pflanzenmaterial, aber auch Humuspartikel; diese Art frißt also an Laubstreu, aber auch an Kräutern (CORSMANN 1980). Als Ergebnis deutet sich an, daß über die Grobeinteilung in Makrohumiphage, Mikrohumiphage und Mikrophytophage hinaus die „saprophagen“ Tierarten in ihren Nahrungsansprüchen häufig stärker spezialisiert sind. Der Energiefluß ist als Konsequenz in einer unübersehbaren Menge von Teilflüssen zu untergliedern.

Unter den hauptsächlichen Räubergruppen Araneida, Chilopoda, Carabidae und Staphylinidae sind die Spinnen von STIPPICH (1981) und Laufkäfer von MARTIUS (1981) untersucht. Nach Schätzungen der Konsumptionsraten ist der Feinddruck auf saprophage und mikrophytophage Bodentiere nicht unerheblich: Spinnen töteten 1980 eine Gesamtmenge an Tieren, die einem Energiegehalt von etwa 9 kJ/m<sup>2</sup> entspricht. (Die mittlere Biomasse der Collembolen betrug - zum Vergleich - etwa 3 kJ/m<sup>2</sup>.) Der Carabide *Abax parallelepipedus* fraß in der Aktivitätszeit eine Beutemenge mit einem Energiegehalt von etwa 1 kJ/m<sup>2</sup> im Monat.

#### 5. Ausblick: Funktion der saprophagen Bodentiere

Für die Analyse der Funktion saprophager Bodentiere in einem Waldökosystem ist ein integrierter und umfassender Forschungsansatz nötig. Trotzdem ist es wegen der im



Kap. 4 aufgezeigten Komplexität der beteiligten Prozesse durchaus fraglich, ob es zu einer endgültigen Deskription und Funktionsanalyse der Tätigkeit der Bodentiere kommen kann.

'82 DROSE

Im folgenden möchte ich deutlich machen, daß die Untersuchungen stärker auf den qualitativen und quantitativen Wechselbeziehungen zwischen den beteiligten Arten basieren müssen, wie dies auch TISCHLER (1979) betont.

Im Energiefluß (und damit verknüpft in dem Kohlenstoffhaushalt) ist die Beteiligung der Tiere nicht so hoch (vgl. Kap. 4.2.); aber sie wirken auf die Eigenschaften des Bodens und auf die Mikroflora, damit also indirekt auf den Kohlenstoff-Fluß: Umlagerung der Bodenschichten; Veränderung der Bodenstruktur, wie die Bildung von Ton-Humus-Komplexen; Durchlüftung des Bodens; Zerkleinerung und chemische Veränderung des toten organischen Materials (PARKINSON 1977; HANLON & ANDERSON 1980); Fraß an Mikroorganismen; Stimulation oder Hemmung des Wachstums der Mikroflora durch Faezes (ANDERSON & BIGNELL 1980); Impfung von organischem Material, also Erleichterung der Kolonisation durch die Mikroflora, z. B. Pilze (PHERSON 1980). An dieser indirekten Wirkung von Tieren müßten Experimente und Freilanduntersuchungen ansetzen.

In einer ganzheitlichen Analyse des Prozesses der Streuzersetzung, also der Zersetzungskapazität des Systems Boden, planen wir Veränderungen von jeweils einer der 5 beteiligten Einflußgrößen, um aus den Verschiebungen im Gesamtsystem Rückschlüsse auf die Funktion der beteiligten Tiere führen zu können: (1) Vermehrung oder Verminderung des Streuanfalls; (2) Modifikation abiotischer Bedingungen (Aufheizung, Vernässung, Austrocknung von Bodenarealen); (3) Abänderung der Ressourcenqualität, z. B. Ausschaltung des Streuanfalls durch die Krautschicht; (4) Eingriffe in den relativen Anteil an Reduzenten wie Vermehrung der saprophagen Tiere, Unterbesatz durch Ausschluß in Netzbeuteln unterschiedlicher Maschenweite; (5) Vermehrung der Siedlungsdichte von Freifeinden der Saprophagen. Ein Teil dieser langfristig konzipierten Versuche ist bereits auf den Untersuchungsflächen im Freiland installiert. Sollte es sich herausstellen, daß bei einer Vermehrung der Ressource Nahrung, also erhöhtem Angebot an Pflanzenstreu, die Siedlungsdichte von Tiergruppen zunimmt, spricht dies für das Wirken von interspezifischer Konkurrenz, für deren Nachweis auch Experimente durchführbar sind (vgl. SCHAEFER 1980).

Die Position der Tiere in Stoffkreisläufen - vor allem denen des Stickstoffs- und Phosphors - ist unklar. Es wird die These vertreten (BECK 1978; CROSSLEY 1977), daß Saprophage einerseits dazu beitragen, daß diese Stoffe auf die anorganische Stufe remineralisiert werden, andererseits der Stoff-Fluß in die anorganische Phase durch Inkorporation in Körpersubstanz saprophager, mikrophytophager und zoophager Tiere verlangsamt wird und kontinuierlich erfolgt. In diesem Zusammenhang mag es bedeutsam sein, daß das Buchenlaub dem Angriff der Saprotrophen so stark widersteht: dadurch wird eine langsame, für das Gesamtsystem vorteilhafte Freigabe der Nährstoffe aus dieser Ressource bedingt. Aus einem populationsökologischen Ansatz, also aus dem Lebenszyklus und der Phänologie dominanter Arten, könnte sich unter Berücksichtigung der Elementgehalte eine Bilanz für den Zufluß von Mineralstoffen in das Kompartiment Bodentiere und die Abgabe dieser Elemente ergeben.

Es wird also deutlich, daß Zoologen bei einer Ökosystemanalyse Autökologie, Nahrungsbiologie, Populationsökologie und biozönotische Konnexen (mit interspezifischer Konkurrenz, Feind-Beute-Systemen) der beteiligten Tiergruppen in den Vordergrund stellen müssen.



In einem Kalkbuchenwald bei Göttingen werden im Rahmen eines größeren Forschungsprogramms seit 1980 saprophage und mikrophytophage Bodentiere (Lumbricidae, Gastropoda, Oribatei, Isopoda, Diplopoda, Collembola und Diptera) in ihrer Ökologie, vor allem ihrer Nahrungsbiologie und damit ihrer Bedeutung für die Streuzersetzung, untersucht. Einige vorläufige Ergebnisse sind: Die Regenwürmer stellten mit einer mittleren Biomasse von 9800 mg TS/m<sup>2</sup> im Jahr 1980 die dominante Tiergruppe. Die Bodenfauna konsumierte nach Fraßversuchen und Errechnung von Energiebilanzen einen größeren Teil der anfallenden Laubstreu von Bäumen (vor allem Buche) und Kräutern, die etwa 8400 kJ/m<sup>2</sup>·a betrug. Die Bodenmikroflora ist offenbar für die Dekomposition quantitativ bedeutsamer, vor allem vom Energiefluß her betrachtet. Die saprophagen und mikrophytophagen Tiere sind in ihren Ansprüchen an die Nahrungsressourcen häufig stärker spezialisiert. Räuber (z. B. Spinnen mit einer geschätzten Konsumptionsrate von etwa 9 kJ/m<sup>2</sup>·a) können einen meßbaren Feinddruck auf die Bodenfauna ausüben. Experimentelle Untersuchungen über den Anteil der Tiere an der Streuzersetzung sollten unter anderem auf folgenden Hypothesen beruhen: Bei der Funktion der Bodenfauna sind Wirkungen auf Bodeneigenschaften und Mikroflora wichtig. Einflußgrößen bei der Dekomposition sind die Menge an Bestandesabfall, die relative Zusammensetzung der Reduzenten, abiotische Faktoren, die Qualität der Nahrungsressourcen, der Feinddruck. Bei Mineralstoffkreisläufen können die Tiere zu einer kontinuierlichen Freigabe von Nährstoffen beitragen.

## 7. Literatur:

- ANDERSON, J. M. (1977): The organization of soil animal communities. In: U. LOHM, T. PERSSON (eds.), Soil organisms as components of ecosystems. Ecol. Bull. **25**: 15-23, Stockholm.
- ANDERSON, J. M., BIGNELL, D. E. (1980): Bacteria in the food, gut contents and faeces of the litter-feeding millipede *Glomeris marginata* (Villers). - Soil Biol. Biochem. **12**: 251-254.
- BECK, L. (1978): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 1. Einleitender Überblick und Forschungsprogramm. - Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl. **37**: 93-101.
- BORMANN, F. H., LIKENS, G. E. (1979): Pattern and process in a forested ecosystem. New York, Heidelberg, Berlin: Springer.
- CORSMANN, M. (1980): Untersuchungen zur Ökologie der Schnecken (Gastropoda) eines Kalkbuchenwaldes. Diplomarbeit, Göttingen.
- CORSMANN, M. (1981): Untersuchungen zur Ökologie der Schnecken (Gastropoda) eines Kalkbuchenwaldes: Populationsdichte, Phänologie und kleinräumige Verteilung. - Drosera '81: 75-92.
- CROSSLEY, D. A. (1977): The roles of terrestrial saprophagous arthropods in forest soils: current status of concepts. In: W. J. MATTSON (ed.), The role of arthropods in forest ecosystems, 49-56. New York, Heidelberg, Berlin: Springer.
- DEANGELIS, D. L., GARDNER, R. H., SHUGART, H. H. (1981): Productivity of forest ecosystems studied during the IBP: the woodland data set. In: D. E. REICHEL (ed.), Dynamic properties of forest ecosystems. IBP 23, 567-672. Cambridge: Cambridge University Press.



- DUVIGNEAUD, J., KESTEMONT, P. (eds.) (1977): Productivité biologique en Belgique. SCOPE, Trav. Sect. Belg. Progr. Biol. internat. Paris-Gembloux.
- EDWARDS, C. A. (1974): Macroarthropods. In: C. H. DICKINSON, G. J. F. PUGH (eds.), *Biology of plant litter decomposition*, vol. 2., 533-554. London, New York: Academic Press.
- ELLENBERG, H., SCHAUERMANN, J., ULRICH, B., (1979): *Ökosystemforschung im Solling, eine knappe Synthese 1979*. Göttingen.
- FUNKE, W. (1973): Rolle der Tiere in Waldökosystemen des Solling. In: H. ELLENBERG (Hg.), *Ökosystemforschung*, 143-162. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- GOSZ, J. R., HOLMES, R. T., LIKENS, G. E., BORMANN, F. H. (1978): The flow of energy in a forest ecosystem. - *Sci. Amer.* **238**: 92-102.
- HANLON, R. D. G., ANDERSON, J. M. (1980): Influence of macroarthropod feeding activities on microflora in decomposing oak leaves. - *Soil Biol. Biochem.* **12**: 255-261.
- HAYES, A. J. (1979): The microbiology of plant litter decomposition. - *Sci. Prog., Oxf.* **66**: 25-42.
- HEAL, O. W., MACLEAN, S. F. (1975): Comparative productivity in ecosystems - secondary productivity. In: W. H. van DOBBEN, R. H. LOWE-MCCONNELL (eds.), *Unifying concepts in ecology*, 89-108. The Hague: Junk, Wageningen: PUDOC.
- HÖVMEYER, K. (1981): *Untersuchungen zur Ökologie der Zweiflügler (Diptera) eines Kalkbuchenwaldes*. Diplomarbeit Göttingen.
- HUMPHREYS, W. F. (1979): Production and respiration in animal populations. - *J. Anim. Ecol.* **48**: 427-453.
- MARTIUS, C. (1981): *Untersuchungen zur Ökologie der Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) eines Kalkbuchenwaldes*. Diplomarbeit Göttingen.
- NIELSEN, B. O. (1978): Above ground food resources and herbivory in a beech forest ecosystem. - *Oikos* **31**: 273-279.
- ODUM, E. P. (1971): *Fundamentals of ecology*. 3rd. ed. Philadelphia, London, Toronto: Saunders.
- PARKINSON, D. (1977): Consumption and decomposition of organic residues in soil. In: J. K. MARSHALL (ed.), *The belowground ecosystem*, 249-256. Fort Collins: Colorado State University.
- PERSSON, T., LOHM, U. (1977): Energetical significance of the annelids and arthropods in a Swedish grassland soil. *Ecological Bulletins* 23. Stockholm: NFR.
- PETRUSEWICZ, K., MACFADYEN, A. (1970): *Productivity of terrestrial animals, principles and methods*. IBP Handbook 13. Oxford, Edinburgh: Blackwell Scientific Publications.
- PERSON, D. A. (1980): The role of invertebrates in the fungal colonization of leaf litter. In: D. L. DINDAL (ed.), *Soil biology as related to land use practices*, 604-615. Washington: Office of Pesticide and Toxic Substances.
- POSER, K. (1981): *Untersuchungen zur Ökologie der Regenwürmer (Lumbricidae) eines Kalkbuchenwaldes*. Diplomarbeit Göttingen.
- RUNGE, M. (1973): Energieumsätze in den Biozönosen terrestrischer Ökosysteme. - *Scripta geobot.* **4**: 1-77.
- SCHAEFER, M. (1980): Interspezifische Konkurrenz - ihre Bedeutung für die Einnischung von Arthropoden. - *Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Entomol.* **2**: 11-19.
- SPRENGEL, T. (1981): *Untersuchungen zur Ökologie der Doppelfüßer (Diplopoda) eines Kalkbuchenwaldes*. Diplomarbeit Göttingen.
- STIPPICH, G. (1981): *Untersuchungen zur Ökologie von Spinnen (Araneida) eines Kalkbuchenwaldes*. Diplomarbeit Göttingen.



- SWIFT, M. J., HEAL, O. W., ANDERSON, J. M. (1979): Decomposition in terrestrial ecosystems. Studies in Ecology 5. Oxford, London, Edinburgh: Blackwell Scientific Publications.
- TISCHLER, W. (1979): Einführung in die Ökologie. 2. Aufl. Stuttgart, New York: Fischer.
- WEBB, D. P. (1977): Regulation of deciduous forest litter decomposition by soil arthropod feces. In: W. J. MATTSON (ed.), The role of arthropods in forest ecosystems, 57-69. New York, Heidelberg, Berlin: Springer.
- WOLTERS, V. (1981): Untersuchungen zur Ökologie der Collembolen eines Buchenwaldes auf Kalk. Diplomarbeit Göttingen.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Matthias Schaefer, II. Zoologisches Institut der Universität Göttingen, Abt. Ökologie, Berliner Str. 28, D-3400 Göttingen.