

**Zeitschrift:** Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen  
**Herausgeber:** Naturforschende Gesellschaft Schaffhausen  
**Band:** 62 (2010)  
  
**Artikel:** Der Boden lebt  
**Autor:** Daniel, Otto  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-584659>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 08.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## 4. Der Boden lebt

*Otto Daniel*

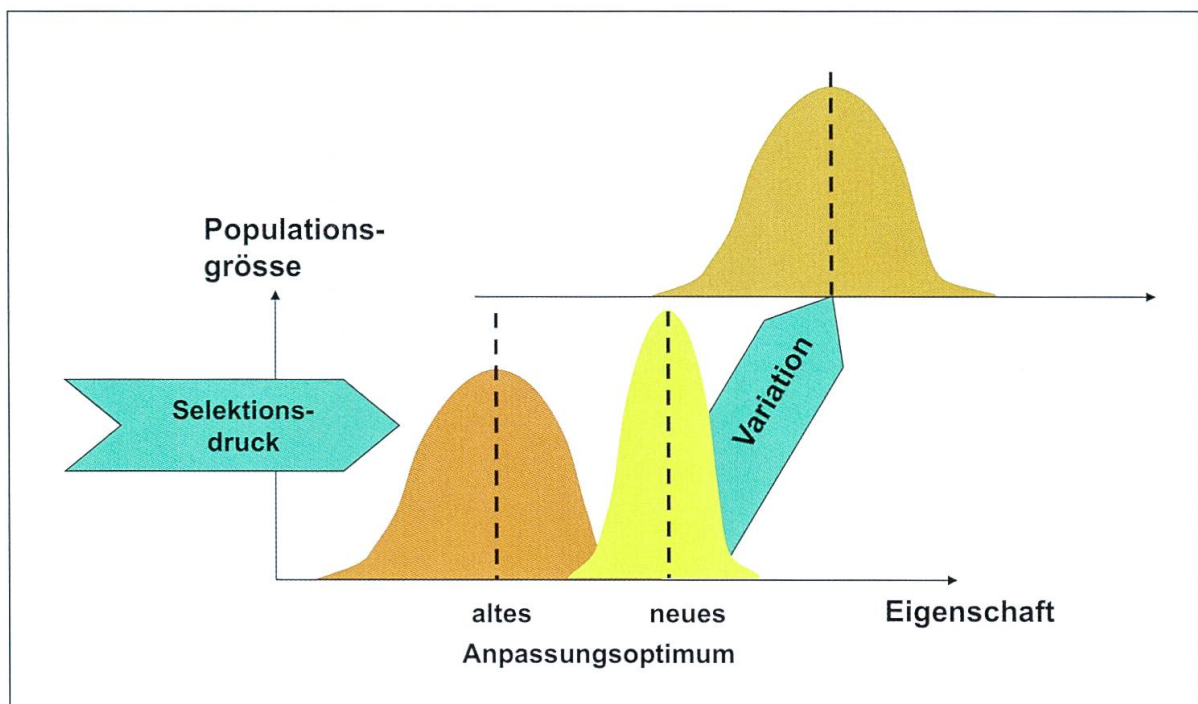
### 4.1 Boden als Lebensraum – sowohl Wasser als auch Luft

Der Boden ist fortwährend in Entwicklung – er wird neu gebildet, verändert sich und wird wieder abgetragen, er dient höheren Pflanzen als Standort und ist die Lebensgrundlage für die Bodenlebewesen. Er ist ein Grenzbereich zwischen Muttergestein und Atmosphäre, aus verschiedenen mineralischen und organischen Komponenten bestehend, die bestimmte Strukturen ausbilden. Erste Böden sind wahrscheinlich im Silur (440 Mio. – 410 Mio. Jahre) und Devon (410 Mio. – 360 Mio. Jahre) entstanden, parallel mit der Besiedlung des Landes durch Pflanzen. Die meisten heutigen Böden auf der Erde sind während und nach dem Pleistozän (1.6 Mio. – 0.01 Mio. Jahre) entstanden, in der Schweiz viele sogar erst nach der letzten Eiszeit, d.h. in den letzten 12'000 Jahren.

Das Leben in und auf Böden ist im Vergleich zum aquatischen Leben erschwert, weil:

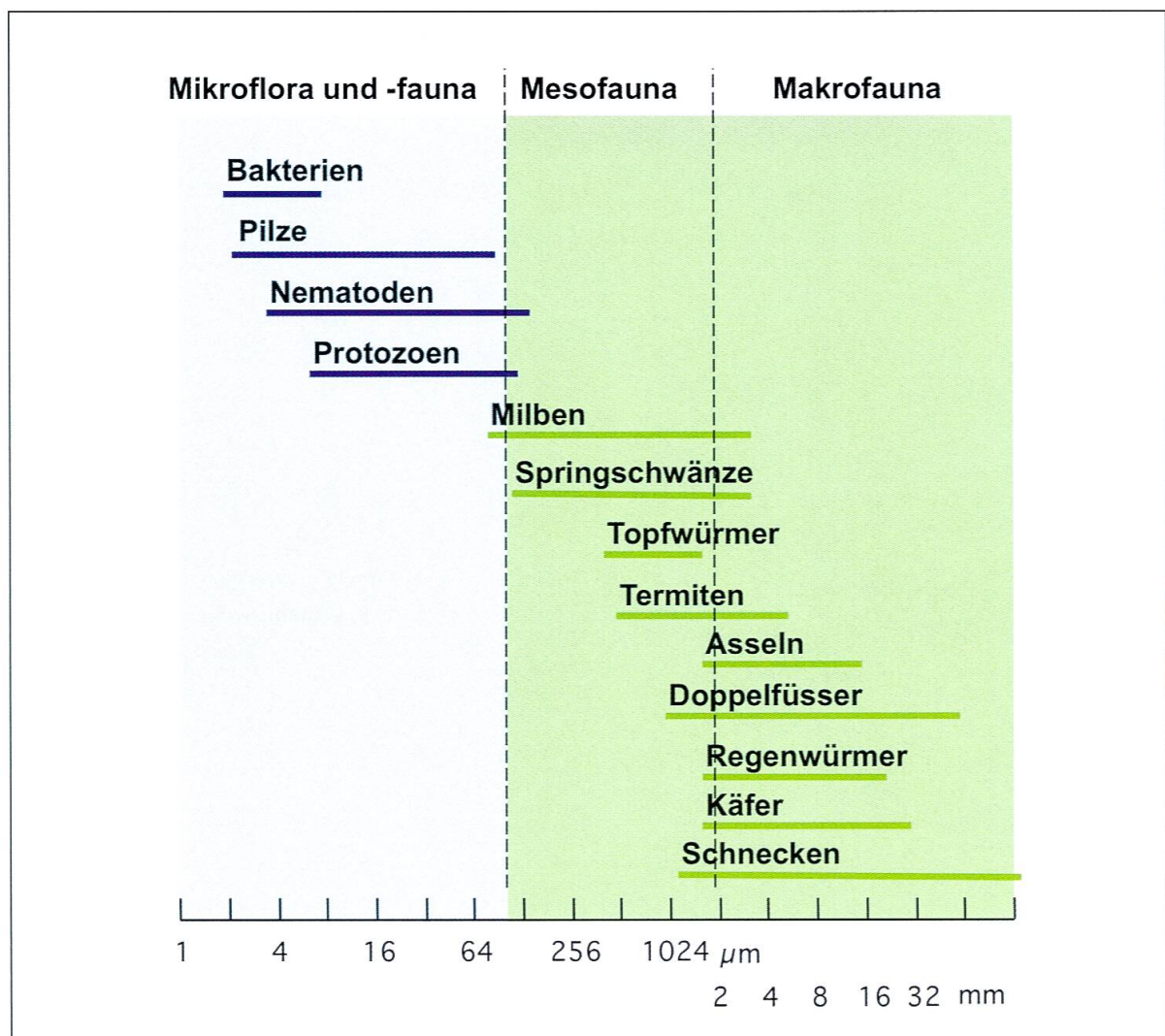
- das Wasser an Land oft «Mangelware» ist, was dazu führt, dass
  - hohe Verdunstungsraten das Austrocknungsrisiko erhöhen,
  - Trinkwasser eine limitierende Ressource wird,
  - keine «automatische» Verdünnung von giftigen Stoffwechselprodukten wie Ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) erfolgt,
  - die Fortpflanzung erschwert ist, da die Befruchtung über das Wasser nicht möglich ist;
- der bewohnbare Porenraum im Boden beschränkt ist, da
  - der Durchmesser der meisten Poren zu klein für die Organismen ist, und
  - viele Poren nicht untereinander und/oder mit der Oberfläche verbunden sind;
- die Temperatur an der Bodenoberfläche wesentlich schwanken kann. Da ein Ausweichen in tiefere Schichten nicht einfach ist, werden Aktivität, Entwicklung und Überleben stark beeinflusst.

Die Besiedlung von Böden und Bodenoberflächen durch aquatische Lebewesen erfolgte sicherlich unter einem starken Selektionsdruck (Abb. 20). Mögliche Selektionsfaktoren sind Räuber, Mangel an Nahrung, Konkurrenz, Krankheiten und Parasiten. Unter dem Druck solcher Faktoren sind bestimmte Eigenschaften selektioniert worden und es entstanden je nach Situation bestimmte Anpassungsoptima. Bei Oligochaeten («Wenigborster») wie den Regenwürmern wurde vorgeschlagen, dass durch Selektionsdruck eine Anpassung vom marinen an das Leben im Süßwasser, dann an das Sediment, dann an temporär trockene Uferbereiche und schlussendlich ans Leben im Boden stattfanden. Erste Zeichen einer Besiedlung der Böden sind Regenwurmgänge aus dem Trias (245 Mio. – 210 Mio. Jahre) (Humphreys, 2009). Vorläufer der heutigen Arthropoden passten sich direkt an das Leben auf dem Land an. Insekten entwickelten sich erst auf dem Land; eines der frühesten Fossile eines Insektes ist ein Springschwanz, der vor 400 Mio. Jahren im Devon gelebt hat (Gullan & Cranston, 2006). Heute lebt in den Böden der temperierten Klimazone eine Biomasse von oft bis zu über 10'000 kg/ha. Davon besteht der überwiegende Anteil, nämlich 75–95 %, aus Mikroorganismen. Bei den Tieren sind die Regenwürmer bemerkenswert, weil sie Biomassen von mehreren 1000 kg/ha erreichen können.



20 Anpassung durch Selektionsdruck (Räuber, Konkurrenz, Parasiten, Krankheiten, Mangel an Nahrungsressourcen und Habitaten) und Variation.

Eine der grösseren Anpassungen war wohl jene, den Porenraum des Bodens als Habitat zu nutzen. Die Poren im Boden können mit Wasser oder Luft gefüllt sein. Je nach Durchmesser wird das Wasser mehr oder weniger stark durch Kapillarkraft in den Poren zurückgehalten. Dies bedeutet, dass Poren mit einem Durchmesser  $> 50$  Mikrometer durch die Gravitationskraft relativ schnell entwässert werden, sodass dort «Lufttiere» leben können (Abb. 21). Die Poren mit kleinerem Durchmesser bleiben länger mit Wasser gefüllt und bilden den Lebensraum für die kleineren Lebewesen, welche im Bodenwasser leben. Regenwürmer und Topfwürmer (Enchytraeiden) leben zwar in den grösseren Poren, sind aber über ihre Körperoberfläche mit dem Wasser in den kleineren Poren in Kontakt.



21 Körperdurchmesser von Bodenorganismen; blau: Poren oft mit Wasser gefüllt, grün: Poren nur nach starken Niederschlägen mit Wasser gefüllt (modifiziert nach Swift et al. 1979).



## 4.2 Asseln – Anpassungskünstler

Asseln haben erst vor ca. 60 Mio. Jahren damit begonnen, terrestrische Habitate zu bewohnen. In Anbetracht der späten Besiedlung des Landes sind sie wahre Anpassungskünstler, denn sie kommen nicht nur in feuchten, sondern sogar in sehr trockenen Habitaten vor. Ihre Verbreitung auf dem Land ist jedoch weniger genau beschrieben worden als jene von vielen anderen Tieren. Für die Schweiz hat J. Carl im Jahr 1908 mit seiner «Monographie der Schweizerischen Isopoden» eine interessante Arbeit mit Bildtafeln (Abb. 22) zu morphologischen Details der Asseln und der Beschreibung diverser neuer Arten in der Schweiz vorgelegt (Carl, 1908). Er erhielt dafür sogar einen Preis der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Die am nächsten zum Kanton Schaffhausen liegenden Fundorte waren in der Umgebung von Zürich, Frauenfeld und St. Gallen. Leider liegen keine weiteren detaillierten Studien zur Verteilung der Asseln in der Schweiz vor; eine Weiterführung der Arbeiten von J. Carl wäre sicher äusserst interessant und wünschenswert.



22 *Porcellio montanus*, Rückenseite; Antennen, Kopf, Augen, Thorax (bestehend aus 7 Tergiten), Abdomen, Uropoden (2 hintere Anhänge) und Telson.

Die folgende Aufzählung stellt mögliche Habitate und die sie besiedelnden Asseln dar:

- Feuchte Uferzonen von Quellen, Fliessgewässern und Waldtümpeln: Ligiidae (amphibisch lebend);
- Feuchte Lebensräume, z.B. F-Horizont von feuchten Wäldern: Trichoniscidae;
- Mässig feuchte Lebensräume, z.B. unter Steinen, Rinde, Laubstreu in feuchten Wäldern: Oniscidae;
- Trocken bis mässig feuchte Lebensräume, z.B. Laubstreu, Gesteinsschutt, Schlupfwinkel an Häusern: Porcellionidae;
- Trockene und sonnige Lebensräume: Armadillidae;
- Halbwüsten: *Hemilepistus* sp. (Tracheolipodidae).

Die Besiedlung so verschiedener Habitate ist erstaunlich. Sicher hat der Schutz der Jungen während der ersten Entwicklung im Brutbeutel der Weibchen (Abb. 23) geholfen, das Land zu besiedeln. Äusserst interessant sind aber auch die Veränderungen von Morphologie, Metabolismus und Verhalten im Vergleich zu den Verwandten im Wasser.

Die Atmung der Asseln erfolgt im Wasser über Kiemen, die an den hinteren Beinpaaren (Pleopoden) am äusseren Ast (Exopodit) angebracht sind, und von den inneren Ästen (Endopoditen) zugedeckt werden. Die Atmung über Kiemen wurde an Land beibehalten, ist aber nur in sehr feuchten Habitaten geeignet, da die Kiemen ständig befeuchtet werden müssen. Bei bestimmten Asseln sieht man im Bereich der ersten hinteren Beinpaare «weisse Körperchen» (Abb. 23) welche als «Lungen» oder Trachealsysteme bezeichnet werden. Diese Lungen werden mit zunehmender Anpassung an trockene Habitate immer differenzierter. Bei den Oniscidae sind sie nur angedeutet, bei den Porcellionidae schon gut sichtbar und bei der Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* sehr weit entwickelt und gut durchblutet.

Die Ausscheidung des überschüssigen Stickstoffs ist im Wasser kein Problem, weil Stickstoffverbindungen ohne grossen Energieaufwand zu  $\text{NH}_4^+$  abgebaut und ausgeschieden werden können. Die Toxizität ist unproblematisch, weil für die Ausscheidung genügend Wasser zur Verfügung steht und durch das umgebende Wasser ständig eine Verdünnung stattfindet. Dies ist anders auf dem Land: Stickstoff wird normalerweise mit grossem Energieaufwand in Harnstoff oder Harnsäure eingebaut, damit eine Ausscheidung ohne grossen





23 *Porcellio scaber* (Kellerassel), Bauchseite; gelbliche Struktur: Brutbeutel; weisse Körperchen: «Lungen», links von den Beinen etwas verdeckt, rechts im Detail

Wasserverlust und ohne Selbst-Vergiftung erfolgen kann. Asseln haben das Problem anders gelöst: Stickstoffverbindungen werden in den Asseln in nicht-toxischer Form als Aminosäuren wie Glutamin und Arginin gespeichert (Wright et al., 1996). Bei günstigen Bedingungen wird für wenige Stunden  $\text{NH}_4^+$  gebildet und über die Maxillardrüsen in das Wasserleitsystem auf der Körperoberfläche ausgeschieden (Warburg, 1989). Durch eine Alkalinisierung der Flüssigkeit wird erreicht, dass Stickstoff als Ammoniak ( $\text{NH}_3$ ) verdampft ( $\text{pK}_a \text{NH}_3 / \text{NH}_4^+ = 9.24$ ).

Eine weitere Anpassung an das Leben auf dem Land betrifft das Verhalten. Die Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* lebt in Halbwüsten Nordafrikas, des Nahen Ostens und in Asien bei Niederschlägen von bis zu weniger als 100 mm pro Jahr, und Maximaltemperaturen von bis zu  $70^\circ\text{C}$  an der Bodenoberfläche. Im Frühjahr beginnen Männchen und Weibchen und nach der Geburt der Nachkommen im Mai auch die bis über 100 Jungtiere, eine vertikale Röhre von 40–50 cm Tiefe mit horizontalen Seitengängen in den Boden zu graben (Shachak, 1980). Nur wenn die Röhre schnell genug tief vorangetrieben wird, so dass die Temperatur im unteren Röhrenbereich unter  $37^\circ\text{C}$  bleibt und die Luft wassergesättigt ist, haben die Asseln eine Chance, den Sommer zu überleben. Dies können sie nur durch spezielle Verhaltensmuster

erreichen: die Eltern erkennen ihre eigenen Jungen und fressen sie nicht (Linsmair, 1987), und ein Wächter verteidigt die Röhre gegen familienfremde Asseln. Zudem sollten nicht zu viele Familienmitglieder während der Nahrungssuche den Skorpionen oder anderen Räubern zum Opfer fallen. Grosse Ansammlungen von Kot-Pellets von 150–350 g an einem Röhrenaussgang zeigen an, dass eine Familie überlebt hat, und die nächste Generation im folgenden Jahr sich weiter fortpflanzt und zusammen mit ihren Jungen wieder neue Röhren graben kann. Pro 100 m<sup>2</sup> überleben bis zu 30 Familien und es wird davon ausgegangen, dass in Hanglagen durch die Aktivität dieser Tiere die Erosion bei Niederschlägen tendenziell gefördert wird. In ebenem Gelände wird durch die gegen oben offenen Röhren mehr Wasser in den Boden infiltriert, und die Wasserversorgung für die Vegetation wird verbessert.

#### **4.3 Pflanzen – der Motor der Bodenbiologie**

Die pflanzliche Produktion beträgt je nach Ökosystem wenig mehr als eine Tonne bis zu 30 Tonnen pro Hektare pro Jahr (Tabelle 4). Wenn ein Ökosystem im Gleichgewicht ist, so stirbt gleichviel pflanzliche Biomasse pro Jahr ab und erscheint an der Bodenoberfläche als Streu und im Boden als abgestorbene Wurzeln. Vergleicht man den Streu-Eintrag pro Jahr mit der vorhandenen Streuschicht, erhält man den Streu-Turnover. In einem tropischen Wald kann nach Swift et al. (1979) die Streuschicht in einem Jahr 6 Mal abgebaut werden, während es in der Tundra bis zu 33 Jahre dauert, bis die Streuschicht im Durchschnitt ein Mal abgebaut worden ist. Die Faktoren des Abbaus der Streu sind die physikalischen und chemischen Standorteigenschaften (Temperatur, Feuchtigkeit, Sauerstoff, pH etc.), die Eigenschaften der toten pflanzlichen Biomasse (TPB) und die Aktivität der Bodenorganismen.



**Tabelle 4:** Pflanzliche Produktion und Streuabbau in verschiedenen Ökosystemen; NPP: Netto Primärproduktion (Swift et al. 1979)

		Wald tropisch	Savanne gemässigt	Grasland gemässigt	Wald	Wald boreal	Tundra
NPP	[t ha <sup>-1</sup> yr <sup>-1</sup> ]	30	9.5	7.5	11.5	7.5	1.5
Standing crop	[t ha <sup>-1</sup> ]	500	45	18	350	200	10
% Blätter, Holz, Wurzeln		8, 74, 18	12, 60, 28	17, 0, 83	1, 74, 25	1, 71, 22	13, 12, 75
Streu-Eintrag	[t ha <sup>-1</sup> yr <sup>-1</sup> ]	30	9.5	7.5	11.5	7.5	1.5
Streuschicht	[t ha <sup>-1</sup> ]	5	3	5	15	35	44
Streu-Turnover		6	3.2	1.5	0.77	0.21	0.03

Die TPB ist die grundlegende Nahrung für die Bodenorganismen. Es sind aber nicht alle Komponenten gleich gut verwertbar. Lignin, welches der lebenden Pflanze Struktur und Schutz bringt, ist sehr schwer abbaubar. Zellulosen, in Mikrofibrillen mit kristallinen Teilbereichen organisiert und z.T. von Lignin umgeben (Lignozellulose), erfordern für einen Abbau komplexe, i. d. R. mikrobielle Enzymsets. Ausserdem enthalten die Pflanzen auch sekundäre Pflanzenstoffe wie Tannine und Terpene, die oft zur Abwehr der herbivoren Insekten gebildet werden. Diese Pflanzenstoffe entwickeln auch nach dem Absterben der Pflanze noch toxische oder frasshemmende Wirkung.

Die «ideale» Nahrung für die Bodenorganismen würde eher aus kleinen, gut resorbierbaren Molekülen bestehen, beispielsweise monomeren Zuckern, Aminosäuren und einfachen Fettsäuren. Damit die Nahrung ausgewogen ist, müsste sie auch einen bestimmten Anteil von Stickstoff (N), Phosphor (P) und anderen Elementen enthalten. Die Bodenorganismen müssen durch geeignete Enzyme, Verdauungsvorgänge und Auswahl der Nahrung den «Widerstand» der Pflanzen gegen einen Abbau überwinden und die komplexen Moleküle so zerlegen, dass sie resorbiert werden können. Bodenmikroorganismen und Bodentiere haben für die Verwertung, das heisst den Abbau, der pflanzlichen Biomasse unterschiedliche Voraussetzungen.

Die folgenden Fähigkeiten zeichnen die Mikroorganismen aus:

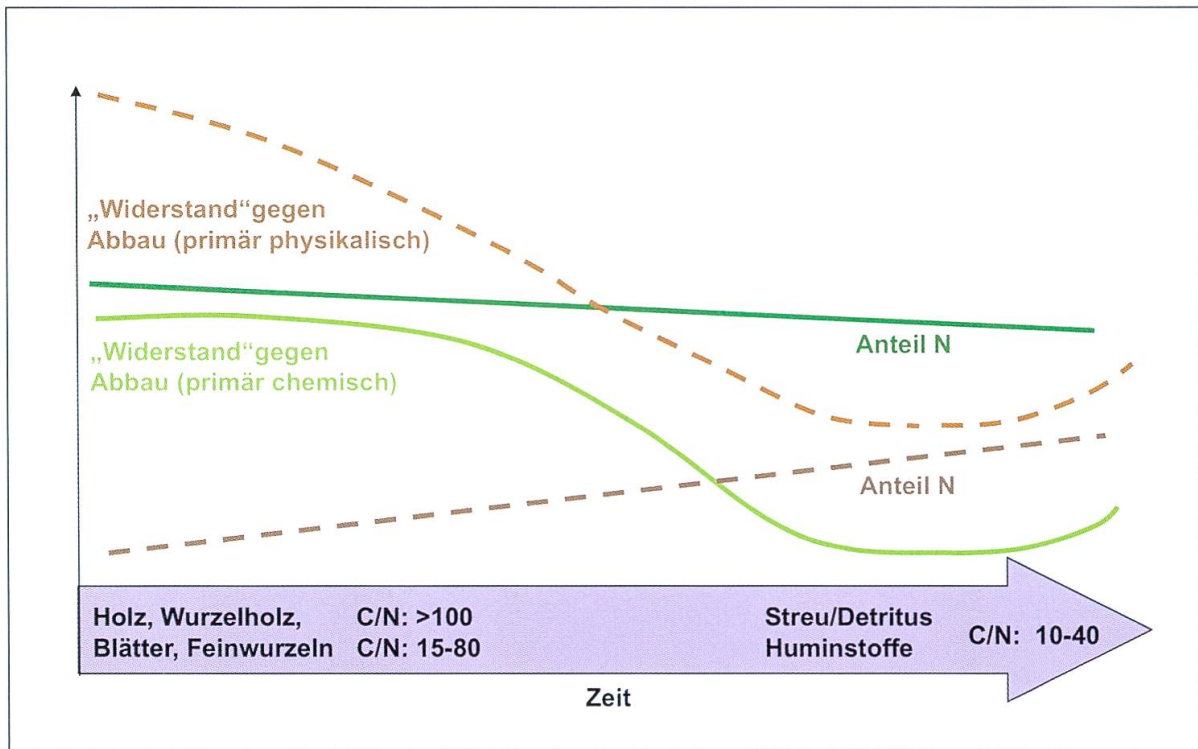
- diverse Stoffwechselwege erlauben es, sehr unterschiedliche Substrate auszunutzen;
- ein grosses Oberflächen-zu-Masse-Verhältnis bedingt hohe Stoffwechselraten und eine schnelle und effiziente Nutzung der Nahrungsressourcen;
- ein schneller Wechsel zwischen aktiven und inaktiven Phasen führt zu schnellen Reaktionszeiten auf ändernde Bedingungen;
- durch die Kleinheit können sie auch aus sehr kleinen Poren Nahrungsressourcen erschliessen.

Die folgenden Fähigkeiten zeichnen die Tiere aus:

- die Mundwerkzeuge ermöglichen den Aufschluss von stabilen Pflanzenstrukturen;
- ein eigenes endogenes Verdauungssystem erlaubt es, die mikrobiellen Aktivitäten zu steuern;
- durch die Fortbewegung ist es möglich, sich ständig neue attraktive Nahrungsquellen zu erschliessen;
- durch das Vermischen von verschiedenem Bodenmaterial und die Bildung von Gängen und Bauten wird der Boden als Habitat verändert.

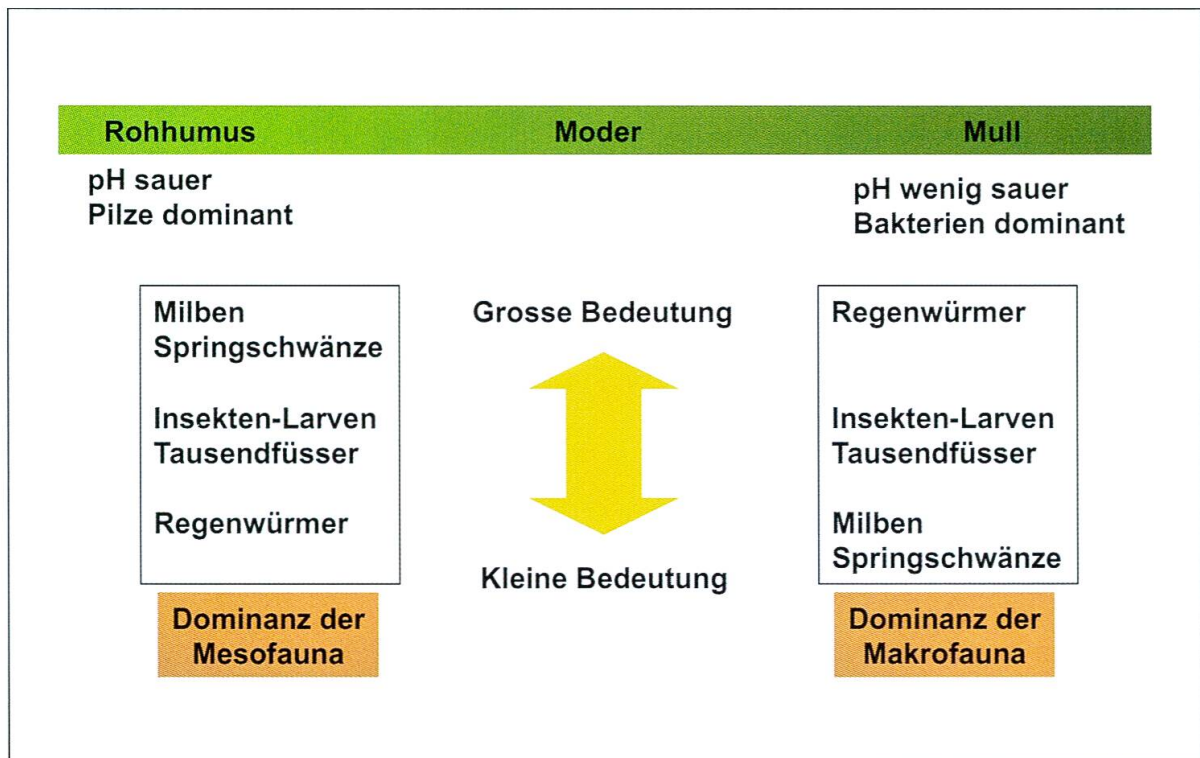
Wegen der unterschiedlichen Fähigkeiten sind Mikroorganismen und Bodentiere für eine effiziente Verwertung der TPB aufeinander angewiesen, stehen aber ebenso in Konkurrenz zueinander. Mikroorganismen können die Nahrungsressourcen nach einer mechanischen Zerkleinerung (Vergrösserung der Oberfläche) oder während und nach einer Darmassage durch ein Tier effizienter verwerten. Die Enzyme der Mikroorganismen wiederum ermöglichen eine effiziente Verdauung der TPB durch die Bodentiere. Die Bodentiere müssen die Verdauung jedoch so gestalten, dass die Mikroorganismen mit ihrer hohen Effizienz nicht alle monomeren Zucker, Proteine und Aminosäuren für sich brauchen können (zum Beispiel durch anaerobe Darmabschnitte) oder die mikrobielle Biomasse selbst als Nahrung verwenden. Bedingt durch die unterschiedlichen Fähigkeiten hat sich eine Vielzahl von mehr oder weniger spezifischen Interaktionen und Abhängigkeiten zwischen Bodenmikroorganismen und Bodentieren entwickelt.

Je nach Art und Alter der Streu verändert sich der «Widerstand» gegen den Abbau im Verlauf der Zeit (Abb. 24). Blätter von Ahorn und Esche werden schnell abgebaut, bei Eiche und Buche dauert es etwas länger, bei Nadeln von Fichte und Tanne dauert es noch länger, und Holz wird nur sehr langsam abgebaut. Durch die Humifizierung steigt der Widerstand der TPB gegen den Abbau wieder an.



24 «Widerstand» gegen den biologischen Abbau und N-Gehalt während dem Abbau der toten pflanzlichen Biomasse. braun: Holz; grün: Blätter.

Bedingt durch die unterschiedlichen Eigenschaften der TPB und der physikalisch-chemischen Standortfaktoren bilden sich unterschiedliche Humusformen wie Mull, Rohhumus und Moder (Lüscher, 1991). Je nach vorliegender Humusform sind andere Bodenorganismen dominant und wichtig für die Abbauprozesse (Abb. 25). In einem Rohhumus, wo Streu nur langsam abgebaut wird und sich Horizonte mit unterschiedlichem Abbaugrad der TPB bilden, sind die Pilze und die Mikroarthropoden dominant. In einem Mull-Boden hingegen, in dem die Streu jedes Jahr von der Oberfläche verschwindet und einerseits abgebaut und andererseits im Oberboden mit dem mineralischen Boden vermischt wird, sind die Bakterien und die Regenwürmer wichtig.



25 Bodenorganismen in Rohhumus und Mull (modifiziert nach Wallwork, 1979).

#### 4.4 Funktionelle Einteilung der Bodentiere

Arten, Populationen und Gemeinschaften der Bodentiere sind äusserst vielfältig und meist weniger gut bekannt als bei Tieren in aquatischen Systemen. Für ein Verständnis der Bodentiere ist auch ihre Funktion in Prozessen im Boden wie der Abbau der toten pflanzlichen Biomasse (TPB) und der Aufbau der Bodenstruktur wichtig. Die Bedeutung der Bodentiere wird in der Beeinflussung der mikrobiellen Aktivität bei Abbauprozessen und der Bildung von Bodenaggregaten sowie der direkten Veränderung der Bodenstruktur (Poren, Horizonte, spezielle Bauten) gesehen. Basierend auf den Interaktionen zwischen Bodentieren und Mikroorganismen sowie der Beeinflussung der Bodenstruktur unterscheiden Lavelle et al. (1997) drei Kategorien von Bodentieren (Abb. 26):

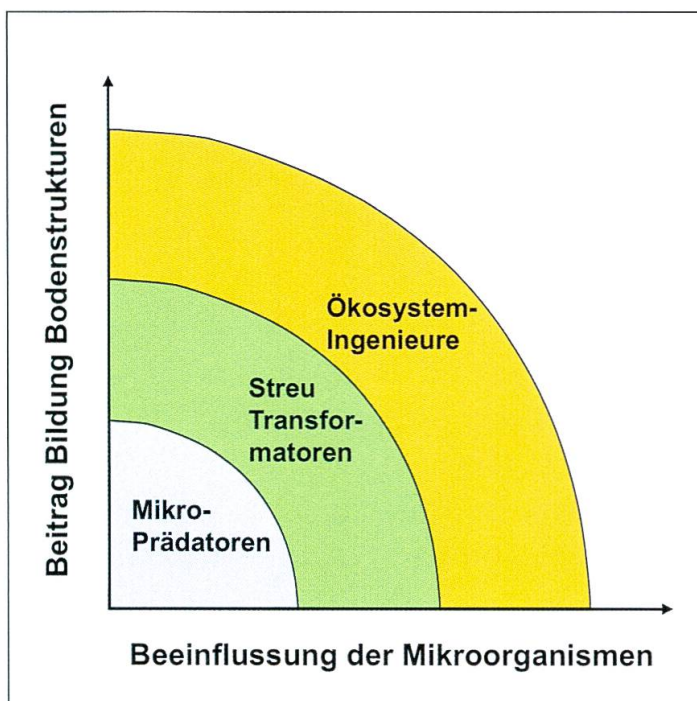
- 1) **Mikro-Prädatoren** wie gewisse Nematoden und Protozoen ernähren sich räuberisch von Bakterien und beeinflussen dadurch die mikrobiellen Populationen und ihre Aktivität;



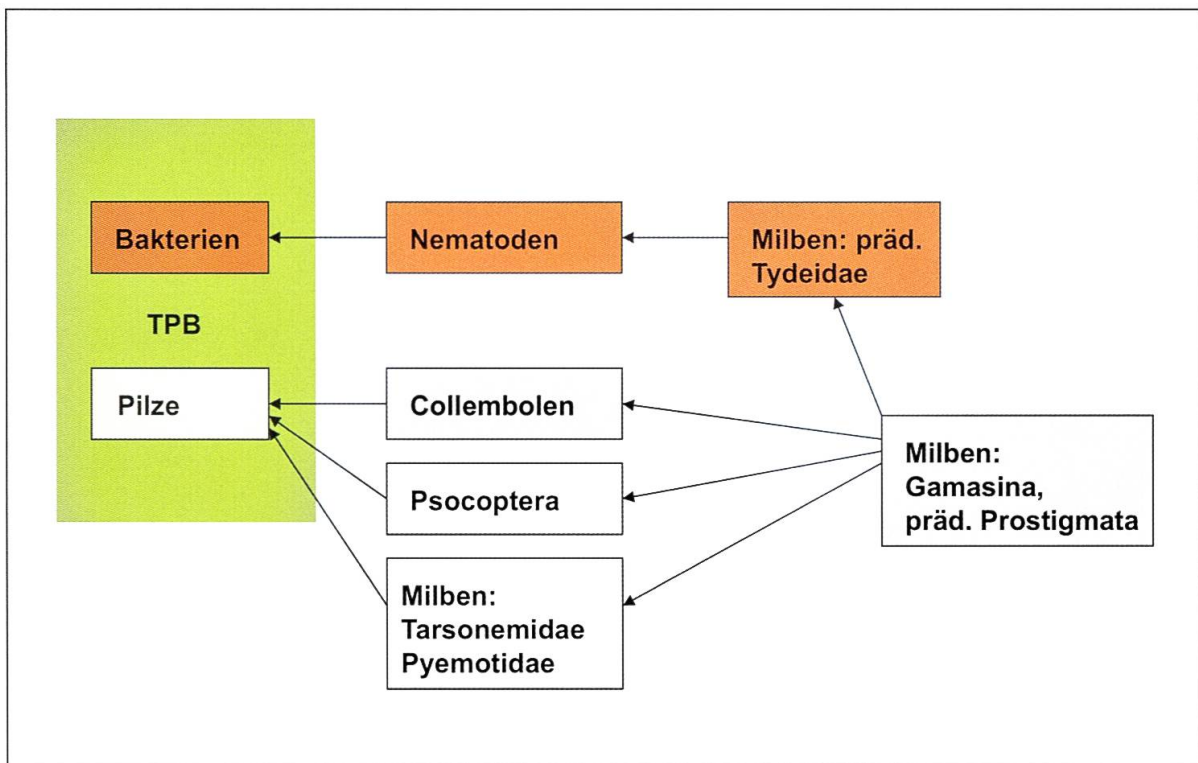
2) **Streu-Transformatoren** wie Milben, Springschwänze oder Asseln verändern pflanzliches Material mechanisch (Mundwerkzeuge) oder enzymatisch (Darmpassage) und machen so schwer abbaubare oder schwer zugängliche Pflanzenbestandteile für Mikroorganismen und andere Bodentiere besser verwertbar;

3) **Ökosystem-Ingenieure** wie die Regenwürmer und Termiten haben z.T. sehr enge Interaktionen und Symbiosen mit den Mikroorganismen und beeinflussen darüber hinaus direkt und in grossem Ausmass die Struktur des Bodens.

Die zum Teil sehr komplexen trophischen Beziehungen zwischen den Bodenorganismen werden auch mit Nahrungsnetzen beschrieben (z.B. Santos und Whitford, 1981). Solche Nahrungsnetze haben mehrere Glieder, und verschiedene Ketten sind miteinander vernetzt. Im Beispiel von Santos und Whitford (Abb. 27) gibt es eine Kette «TPB – Bakterien – Nematoden» und eine zweite Kette «TPB – Pilze – Collembolen (Springschwänze)». Neben den Springschwänzen ernähren sich aber auch Staubläuse (Psocoptera) und bestimmte Milben von den Pilzhyphen. Räuberische Milben (Tydeidae) ernähren sich von Nematoden und wiederum andere räuberische Milben (Gamasi-na) von den Tydeidae. Nahrungsketten im Boden können also vielgliedrig



26 Funktionelle Klassierung der Bodentiere (modifiziert nach Lavelle et al. 1997).



27 Nahrungsnetz in der Chihuahuawüste, TPB: tote pflanzliche Biomasse (vereinfacht nach Santos und Whitford, 1981).

sein, sind untereinander vernetzt und stellen eher Nahrungsnetze als -ketten dar. In Ökosystemen, die häufig durch externe Faktoren gestört werden (z.B. Ackerbau mit Pflug), dominieren eher bakterienbasierte Nahrungsnetze, während in selten durch externe Faktoren gestörten Ökosystemen (z.B. Nadelwälder) eher pilzbasierte Nahrungsnetze dominieren.

#### 4.5 Mikro-Prädatoren – die Piranhas des Bodens

Typische Vertreter der Mikro-Prädatoren sind die bakterienfressenden Nematoden (Fadenwürmer) (Abb. 28), Protozoen und Rädertierchen (Abb. 29). Diese Organismen haben im Boden oft Körperdurchmesser von < 50 Mikrometer und bewegen sich somit primär in Poren, die nach der Entleerung wegen der Gravitationskraft noch mit Wasser gefüllt sind. Mit zunehmender Austrocknung des Bodens, das heisst zunehmender Entleerung auch der kleineren Poren, können diese Organismen nicht mehr aktiv sein. Sie wechseln dann in sehr resistente Dauerstadien, um Phasen der Trockenheit zu überleben.



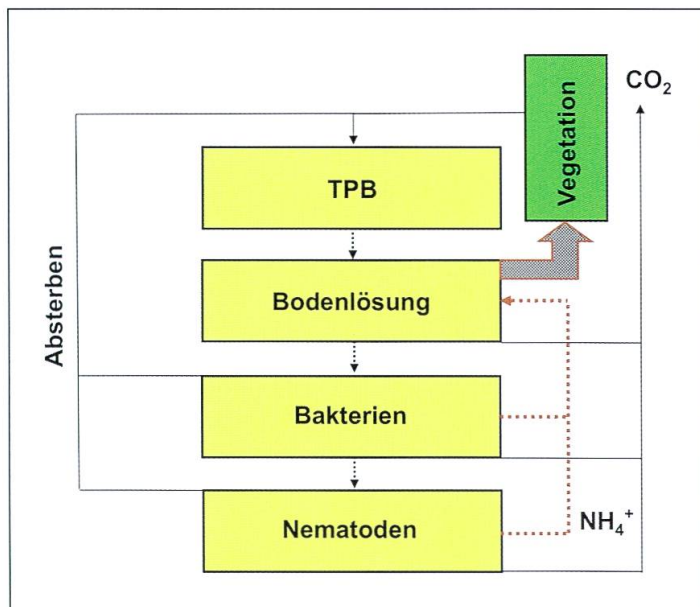


28 *Acrobeles* sp., ein bakterienfressender Nematode



29 Amöbe mit Schale (links) und Rädertierchen (rechts)

Je mehr mikrobielle Biomasse (v.a. Bakterien) zur Verfügung steht, desto besser können sich die Mikro-Prädatoren entwickeln. Das Wachstum der mikrobiellen Biomasse hängt von der Menge und der Qualität (Anteil an leicht abbaubaren Molekülen, Zellulose, Lignin, sekundäre Pflanzenstoffe) der toten pflanzlichen Biomasse (TPB) ab. Man spricht von einer einfachen Nahrungskette: TPB – Bakterien – bakterienfressende Nematoden (Abb. 30).



30 Modellhafte Darstellung einer einfachen Nahrungskette mit einem bakterienfressenden Nematoden; TPB: tote pflanzliche Biomasse.

Beim Abbau wird TPB mineralisiert und es entstehen als Endprodukte  $\text{CO}_2$  und  $\text{NH}_4^+$ . In der Gegenwart von Mikro-Prädatoren wird mehr  $\text{CO}_2$  und  $\text{NH}_4^+$  produziert als wenn nur Bakterien oder nur Mikro-Prädatoren allein aktiv sind. Die gängige Erklärung ist die, dass Mikro-Prädatoren die bakteriellen Populationen auf einem Niveau halten, welches unter dem Maximum der vorherrschenden Umweltbedingungen liegt, und bei dem die Wachstumsraten der Bakterien maximal sind. Bei einem maximalen Wachstum wird auch am meisten  $\text{CO}_2$  und  $\text{NH}_4^+$  produziert.

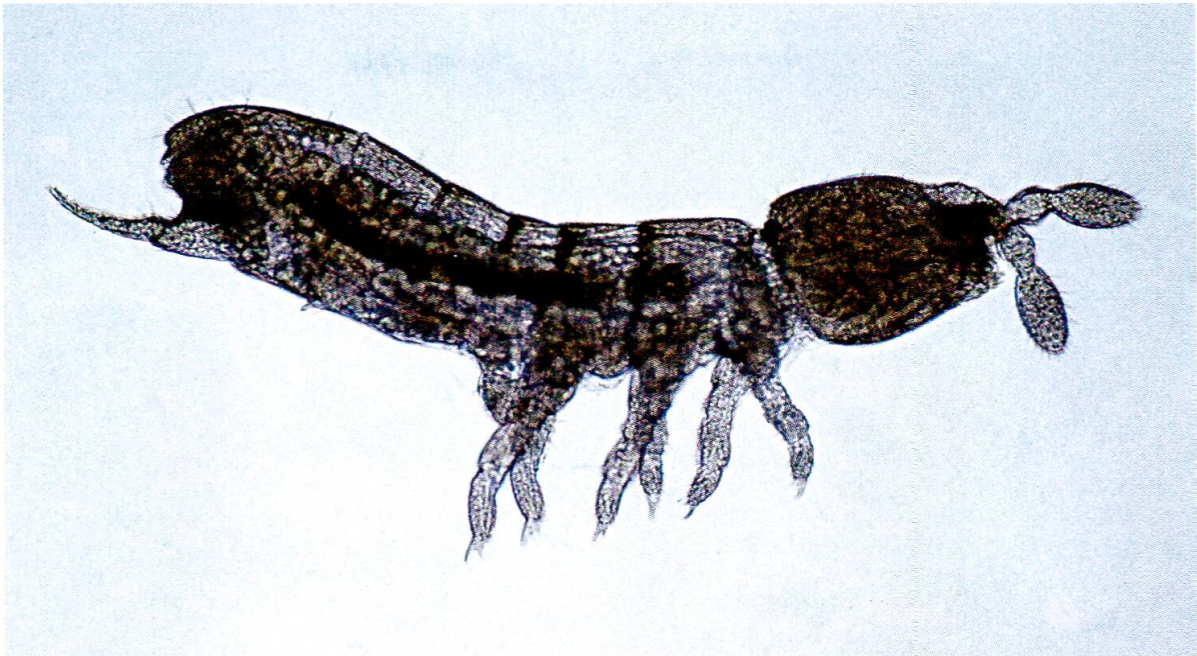
Diese Interaktionen der Mikro-Prädatoren mit den Bakterien können für die Versorgung der Pflanzen mit Stickstoff relevant sein. Bei TPB mit einem tiefen C/N-Verhältnis wird unter Umständen viel N mineralisiert und steht der Pflanze als Nährstoff in der Bodenlösung zur Verfügung. Hat hingegen die TPB ein eher höheres C/N-Verhältnis, wird der N in der mikrobiellen Biomasse fixiert (N-Immobilisierung). Dies kann solange dauern, bis die TPB kaum mehr abbaubar ist, die mikrobielle Biomasse und die Populationen der Mikro-Prädatoren sich zurückbilden und N wieder in der Bodenlösung für die Pflanzen zur Verfügung steht (N-Mobilisierung).

#### **4.6 Streu-Transformatoren – fressen sie das Brot nur mit Butter und Konfi?**

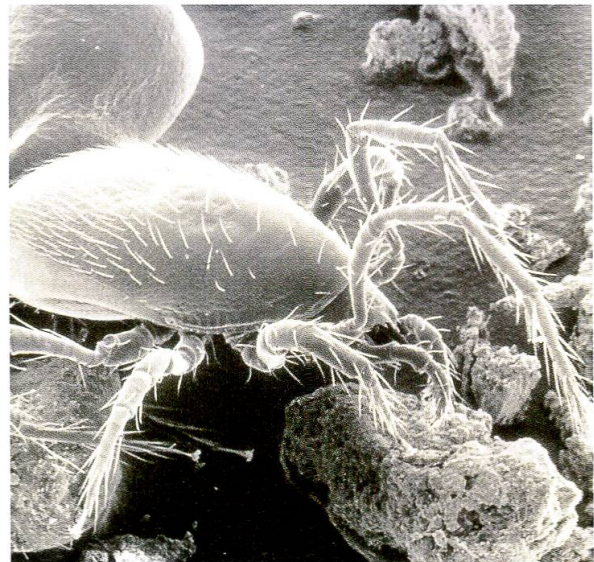
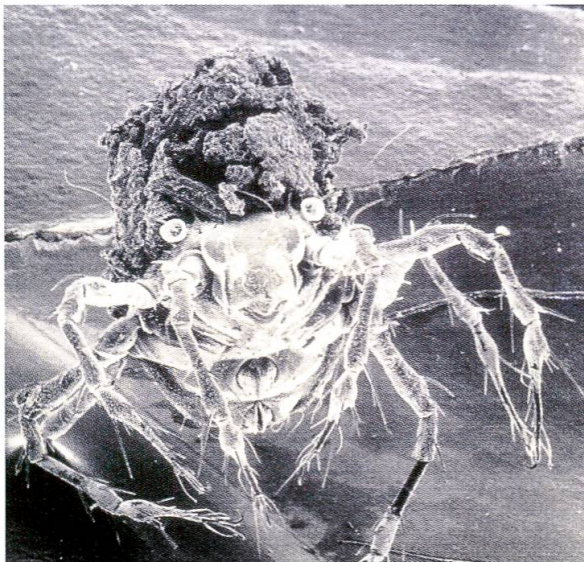
Typische Streu-Transformatoren sind die Springschwänze (Abb. 31), die phytophagen Milben (Abb. 32, links), die Tausendfüßer und die Asseln. Die Streu-Transformatoren zeichnen sich dadurch aus, dass sie die Streu beim Frass mechanisch zerkleinern und dadurch für mikrobielle Abbauprozesse zugänglicher machen. Raubmilben (Abb. 32, rechts) wiederum ernähren sich von den Streu-Transformatoren.

Die mikrobielle Besiedlung der Blätter erfolgt schon am Baum. Mit dem Blattfall fällt auch die Abwehr der Blätter gegen die Mikroorganismen zusammen und die physiologischen Vorgänge verlieren ihre Regelung. Dann wird, unterstützt von der Aktivität der Streu-Transformatoren, das Innere der Blätter von den Mikroorganismen besiedelt. Die Pilze durchwachsen die TPB als dichtes Myzel (Abb. 33), während die Bakterien sich eher auf diversen Oberflächen anlagern (Abb. 34).





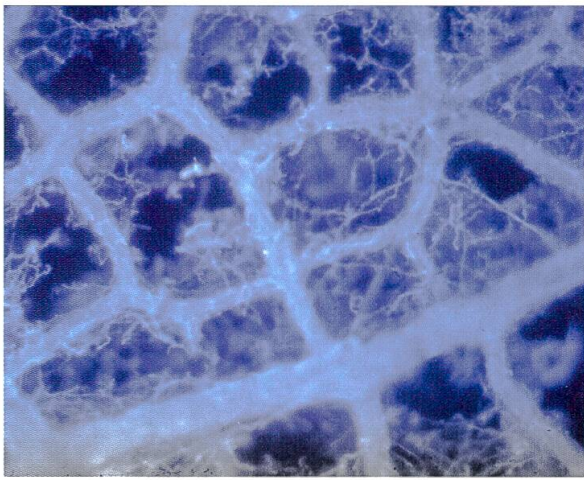
31 Springschwanz



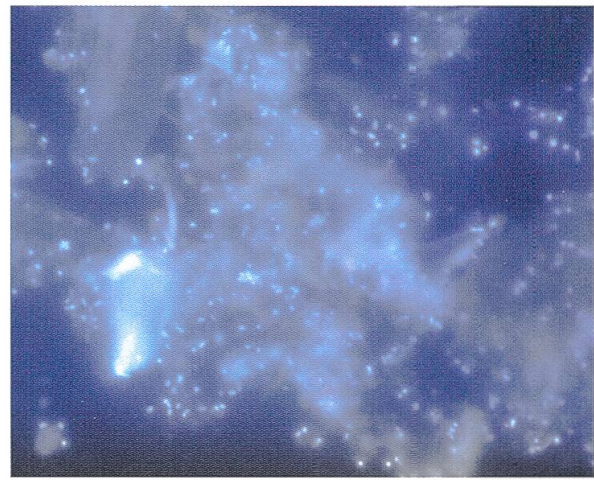
32 Hornmilbe (links), Raubmilbe (rechts), Rasterelektronenmikroskop

Eine Trennung zwischen pflanzlicher und mikrobieller Biomasse ist in der sich abbauenden Streu kaum mehr möglich. Weil die Tiere die pflanzlichen Polymere weit weniger gut abbauen können als die Mikroorganismen, und weil mikrobielle Biomasse ein für Tiere günstigeres C/N Verhältnis aufweist als das pflanzliche Material selbst, ernähren sich viele Streu-Transformatoren nur dann von der Streu, wenn schon mikrobielle Biomasse darauf oder darin entstanden ist. Sie fressen sozusagen das Brot nur mit Butter und Konfi.





33 Pilzmyzel in einem Blatt; Fluoreszenz-mikroskopie; gefärbt mit Calcofluor M2R, partielle Entfärbung mit Zellulase



34 Bakterien auf toter pflanzlicher Biomasse; Fluoreszenz-mikroskopie; gefärbt mit DAPI



35 Dünnschnitt aus einem Feuchtmoder im Schwarzwald: Milbenlosung (rötlich gefärbt) in einer Tannennadel

Durch das Abgrasen von Pilzhyphen wird wahrscheinlich das Wachstum der Pilze wie bei den Bakterien / Mikro-Prädatoren in einem maximalen Bereich gehalten und die Abbauprozesse beschleunigt. Andere Streu-Transformatoren sind koprophag, das heisst, sie ernähren sich gezielt vom Kot anderer Tiere, in welchem die pflanzlichen Polymere schon vorverdaut sind und sich eine grosse mikrobielle Biomasse entwickelt hat.

Die Transformation der Streu vom ganzen Blatt bis zum amorphen organischen Material, in dem keine pflanzlichen Strukturen mehr erkennbar sind, spiegelt sich wider in der Abfolge verschiedener Horizonte und Spuren tierischer Tätigkeiten in den Profilen von Oberböden (Zachariae, 1964). Oft besteht ein grosser Teil des organischen Materials im Oberboden aus dem Kot von Tieren (Abb. 35).

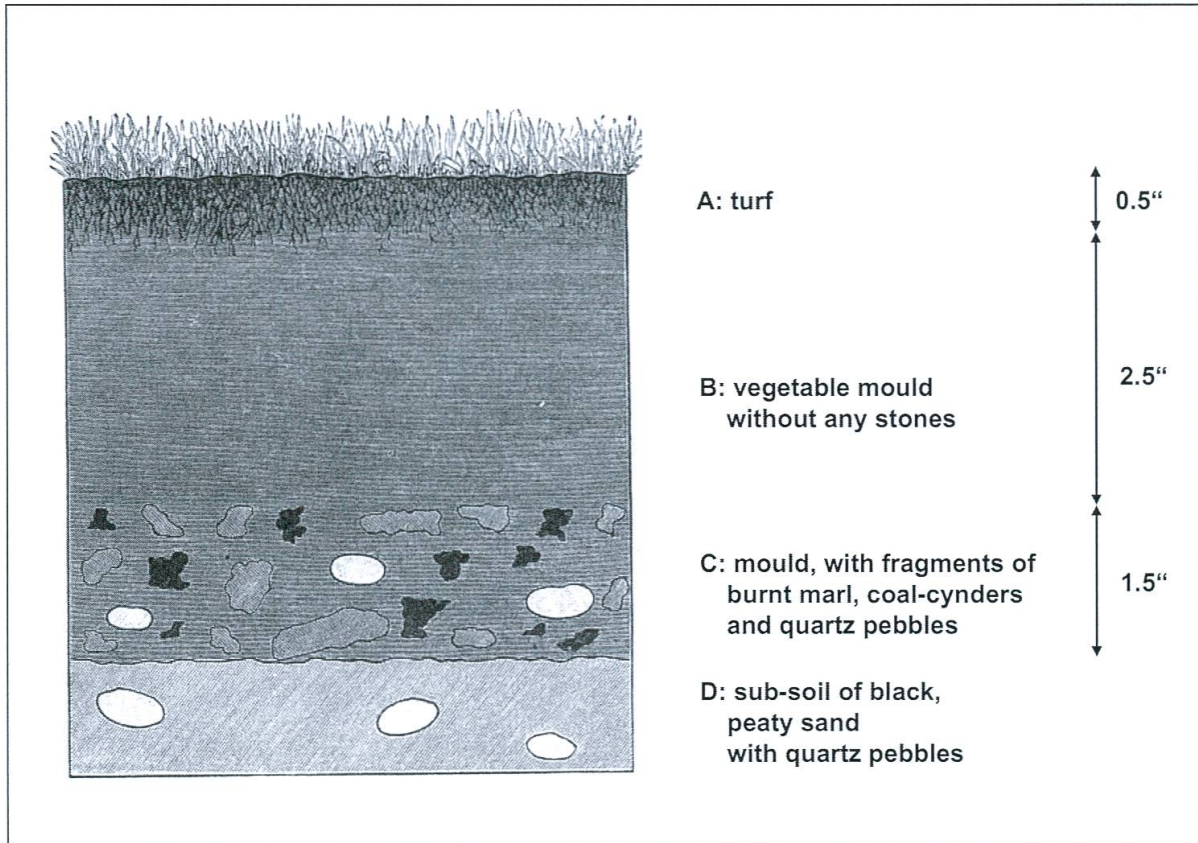
#### 4.7 Ökosystem-Ingenieure – Regenwürmer als Bauherren im Dunkeln

Die Ökosystem-Ingenieure zeichnen sich dadurch aus, dass ihre Beziehungen zu den Mikroorganismen noch intensiver sind, z.T. symbiontisch, und dass sie die Struktur des Habitats Boden nicht nur in der Streuschicht, sondern horizontübergreifend in grossem Ausmass beeinflussen. Dies geschieht bei den Regenwürmern durch das aktive Vermischen von mineralischem und organischem Boden, der Stimulierung der Bildung von wasserstabilen Aggregaten (Krümeln) und der Ausbildung von Makroporen.

In unseren Breitengraden sind die Regenwürmer die dominanten Ökosystem-Ingenieure. Dies hat kein anderer als Charles Darwin in einer Zeit erkannt, als Regenwürmer noch als Schädlinge galten. Schon in einem ersten Vortrag vor der Geologischen Gesellschaft von London sagte er im Jahr 1837: «I was lead to conclude that all the vegetable mould over the whole country has passed many times through, and will again pass many times through, the intestinal canals of worms.» In seinem Buch «The formation of vegetable mould through the action of worms» (Darwin, 1881) kam er zu der Schlussfolgerung, dass der dunkel gefärbte obere Bodenhorizont (Humus, Ackerkrume, A<sub>h</sub>-Horizont) durch die Aktivität der Regenwürmer entsteht. Ein spannendes Beispiel stammt aus der Zeit, als er sich auf der Farm eines Onkels in Staffordshire von den Strapazen seiner lange dauernden Reise auf der Beagle erholte. Ein Teil des Landes seines Onkels war 15 Jahre vor seinem Aufenthalt sumpfig gewesen, und war drainiert und gepflügt worden. Um die Meliorierung zu unterstützen, waren gebrannter Kalk, Kohle und Quarzsteine auf die Bodenoberfläche ausgebracht worden. Beim Aufenthalt von Darwin war auf diesen Flächen eine Wiese gewachsen, und im Boden selbst gab es zuoberst eine Schicht mit «vegetable mould», dann eine Schicht mit Kohle, Kalk und Steinen, und darunter dann schwarzen, sandigen Boden (Abb. 36). Wenn man davon ausgeht, dass 3 inch «vegetable mould» oberhalb von gebranntem



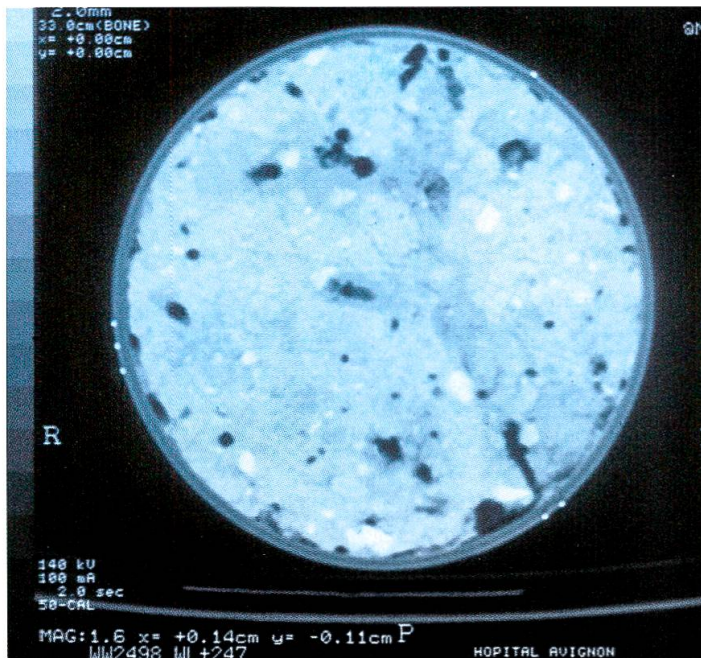
Kalk, Kohlestücken und Quarzsteinen innerhalb von 15 Jahren neu gebildet wurden, ergibt dies einen Netto-Zuwachs von 5.08 mm pro Jahr. Berücksichtigt man eine Erosion von etwa 0.2 mm pro Jahr, ergibt sich, dass die Regenwürmer etwa 5.3 mm Kot (= «vegetable mould») pro Jahr auf der Oberfläche deponiert haben.



36 Horizonte in einer Wiese, 15 Jahre nachdem gebrannter Kalk, Kohlestücke und Quarzsteine auf die Oberfläche ausgebracht wurden. (Darwin 1881)

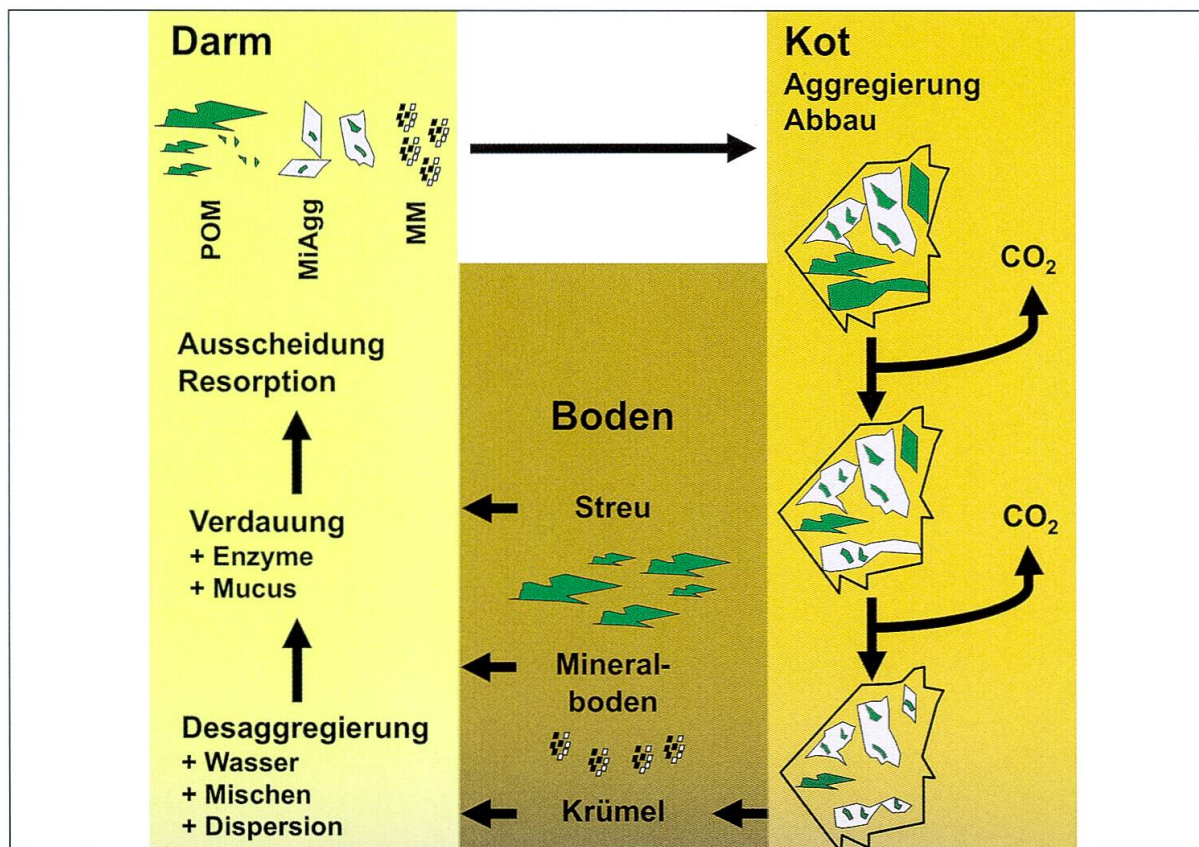
Die Kehrseite der Deposition von Kot an der Erdoberfläche ist die Bildung von Poren im Boden. Dies wurde in der Schweiz im Toggenburg näher untersucht. Dort lebt in bestimmten Weiden eine eingeschleppte Regenwurmart namens *Aporrectodea nocturna* (Schwarzkopf). Mittels Bodensäulen, die sorgfältig aus dem Boden herauspräpariert, und in einem CAT-Scanner (Computer Assisted Tomography) untersucht wurden, konnte gezeigt werden, dass pro Quadratmeter über 2000 Regenwurmröhren mit einem Durchmesser  $>1.5 - 9$  mm vorkommen (Abb. 37). Durch solche Regenwurmröhren wird die Infiltration des Regenwassers in den Boden erhöht und der oberflächliche Abfluss (und damit die Erosion) stark verringert.





37 CAT-Scan einer Bodensäule aus dem Toggenburg Fläche: 0.018 m<sup>2</sup>; weiss: Steine; grau: Matrix; dunkel: Makroporen.

Regenwürmer beeinflussen auch die Krümelung (Aggregatbildung) im Oberboden. Für ihre Ernährung nehmen Regenwürmer organisches und mineralisches Material auf. Dadurch werden Darm- und Kot-assoziierte Prozesse eingeleitet (Abb. 38). Bei der Darmpassage wird das Material befeuchtet, vermischt und mit Enzymen versetzt. Bestehende Aggregate werden zerstört, und das Bodenmaterial dispergiert zu einer pastösen, wasserhaltigen Masse, die als Regenwurmkot im Boden oder auf der Oberfläche deponiert wird. Während der Alterung solcher Kothaufen laufen verschiedene mikrobiologische und chemische Prozesse ab. Die TPB wird abgebaut, und dadurch ist die CO<sub>2</sub>-Produktion und die N-Mineralisierung gegenüber normalem Boden erhöht. Es kommt zu einer Stabilisierung von Aggregaten, weil Bakterien Polysaccharide bilden, Pilzmyzel die Kothaufen durchwächst, und sich zwischen TPB und den Tonplättchen Wasserstoffbrücken-, Kationen- und Koordinationsbindungen bilden. Das Zentrum solcher Prozesse ist partikuläres organisches Material (POM). Um solche Partikel herum bilden sich kleine Aggregate, und diese wiederum sind Bestandteile von Makroaggregaten – es entsteht die Krümelung der Böden, welche für die Bodenfruchtbarkeit so wichtig ist. Sind diese Prozesse gestört, wie in bestimmten vom Regenwurm *Pontoscolex corethrurus* dominierten Weideböden Amazoniens, kann anstelle eines krümeligen humosen Oberbodens eine strukturlose mehrere Zentimeter dicke und sehr dichte Kotschicht entstehen, welche Wasser- und Gasaustausch behindert und bedingt durch die anaeroben Bedingungen Methanproduktion und Denitrifikation fördert (Chauvel et al. 1999).



38 Darm- und kotassozierte Prozesse, welche die Bodenaggregate beeinflussen. POM: Partikuläres organisches Material (primär tote pflanzliche Biomasse); MiAgg: Mikroaggregate; MM: Mineralisches Material (Aggregatbildung nach Six et al., 2004).

#### 4.8 Bodenökosysteme – vom Menschen beeinflusst

In anthropogen beeinflussten Ökosystemen gibt es viele Faktoren, welche auf die Bodenorganismen einwirken. Die folgenden Faktoren spielen eine wichtige Rolle:

- Die Vegetation und die von ihr stammende tote pflanzliche Biomasse (TPB, oberirdische Streu, abgestorbene Wurzeln) sind der «Motor» der Bodenbiologie. Durch die Pflanzung von Monokulturen und dem Entfernen von Erntegut und Ernterückständen aus dem System werden sämtliche auf der TPB basierenden Nahrungsnetze beeinflusst.
- Die Struktur des Bodens bestimmt seine Eignung als Habitat für die Lebewesen, weil unter anderem die Versorgung der Lebewesen mit Wasser und Sauerstoff stark von der Porosität eines Bodens abhängen. Durch die mechanische Veränderung der Böden (Verdichtung, Pflügen) wird daher auch die Eignung eines Bodens für die Bodenorganismen stark beeinflusst.



- Das «timing» von Störungen bestimmt, welche Lebewesen sich in einem Ökosystem etablieren können. Dies hat damit zu tun, dass Lebewesen unterschiedliche Strategien entwickelt haben, um mit Störungen umzugehen.

**Tabelle 5:** Schematische Einteilung der nutzungsabhängigen Beeinflussung der Bodenorganismen.

\*: schwach; \*\*: mittel; \*\*\*: stark.

Nutzung	Vegetation vielfältig	Vegetation aus System entfernt	Mechanische Beeinflussung	«timing» Störungen: kurzfristig
Ackerbau	*	***	***	***
Obstbau	**	**	**	**
Waldbau	***	*	*	*

Dies bedeutet, dass nutzungsabhängig eine Beeinflussung der Bodenorganismen und der von ihnen abhängigen Bodenprozesse in Kauf genommen wird. Exemplarisch können Ackerbau, Obstbau und Waldbau verglichen werden (Tabelle 5). Vereinfacht gesagt erfolgt im Ackerbau eine Selektion von Bodenorganismen, welche sich gut auf schnell wechselnde Bedingungen einstellen können. Dies sind Lebewesen mit eher kurzen Generationszeiten, schneller Reproduktion, guter Möglichkeit in andere Gebiete zu wandern und guten Strategien des Überdauerns in unwirtlichen Bedingungen. Im Waldbau, speziell in Laubwäldern, erfolgen die anthropogenen Eingriffe sehr viel weniger häufig, die mechanische Beeinflussung ist (im Vergleich zum Ackerbau) sehr klein und die Vegetation ist keine Monokultur. Deshalb entwickeln sich hier Lebewesen, die eher an stabile Bedingungen beziehungsweise an vorhersehbare Störungen angepasst sind. Dies sind Lebewesen mit eher langen Generationszeiten, tiefer Reproduktionsrate und grosser Investition in die folgende Generation. Der Obstbau mit einer Begrünung des Bodens und einer durchschnittlichen Nutzungsdauer der Bäume von Dutzenden Jahren stellt eine Zwischenstufe zwischen Acker- und Waldbau dar.

#### 4.9 Ausbreitung und Verschleppung von Regenwürmern

Die Populationen und Gemeinschaften der Bodenorganismen werden aber auch durch die Reise- und Handelstätigkeiten der Menschen beeinflusst. Nach der letzten Eiszeit war die Schweiz wohl praktisch frei von Regenwür-



mern. Einzig auf wenigen die Gletscher überragenden Gebieten (Nunataker) blieben möglicherweise Böden bestehen und haben Regenwurmarten überlebt. In der Schweiz ist vermutlich die Regenwurmart *Lumbricus polyphemus* am Osthang des Bachtel eines der wenigen Beispiele (Daniel, 1991). Der Rest der heutigen Regenwurmpopulationen in der Schweiz ist wieder eingewandert, wahrscheinlich primär aus dem südlichen Rhonetal. Wenn man nun davon ausgeht, dass Regenwurmpopulationen sich nur mit einer Geschwindigkeit von wenigen Metern pro Jahr ausbreiten, wird klar, dass die Regenwürmer aus eigener Kraft noch nicht in der Schweiz angekommen sein können. Die grossen Distanzen bei der Ausbreitung der Regenwürmer wurden wohl primär auf den Handelswegen des Menschen zurückgelegt. Die Ausbreitung durch die Aktivitäten des Menschen war nicht nur auf dem Land, sondern auch auf dem Wasser wichtig. So wurde durch Erde auf den Segelschiffen, welche als Ballast zur Tarierung der Schiffe zugeladen wurde, Regenwürmer auch zwischen Kontinenten transportiert.

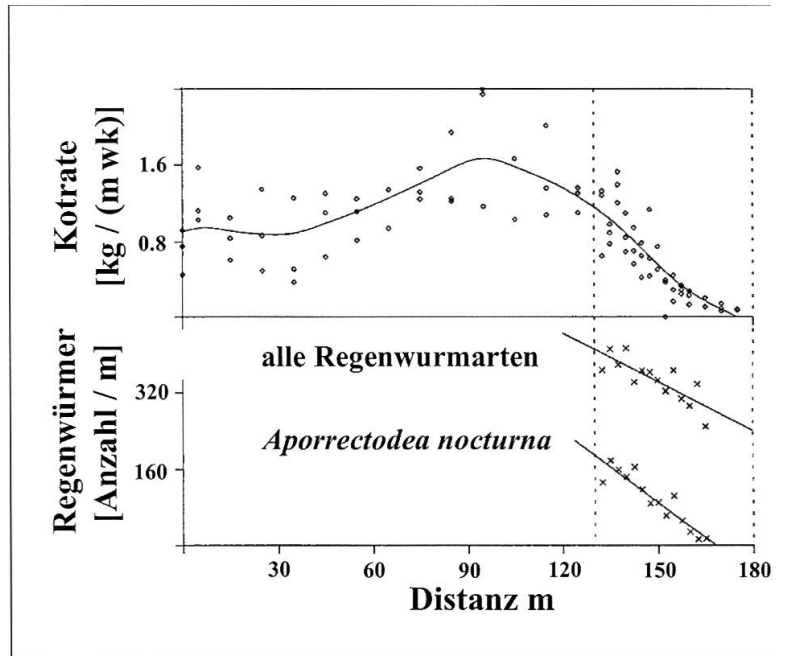
Ein Beispiel der Verschleppung von Regenwürmern in der Schweiz aus jüngerer Zeit ist im Toggenburg beobachtet worden, wo schon vor Jahrzehnten Bauern sich in bestimmten Gegenden über eine unüblich grosse, und die Beweidung stark störende, Kotproduktion durch Regenwürmer beklagten (Abb. 39). Als Verursacher der hohen Kotproduktion wurde die Art *Aporrectodea nocturna* (Schwarzkopf) identifiziert (Abb. 40). Diese Art kommt eigentlich im Toggenburg nicht vor. Es wird vermutet, dass sie aus weiter westlich gelegenen Kantonen, wo sie in grosser Dichte vorkommt, in die Weiden im Toggenburg eingeschleppt worden ist.

Drei Aspekte sind erwähnenswert:

- Die Regenwurmart *A. nocturna* produziert im Mittelland weniger Kot als in den Toggenburger Weiden, und dies ist einzig auf unterschiedliche Bodenfeuchten und –temperaturen zurückzuführen – es handelt sich nicht um eine spezielle «Rasse»;
- Die Dichte der anderen Regenwurmarten wird durch *A. nocturna* nicht beeinflusst. Es scheint, dass diese Art in den Weiden eine neue Nische besetzt hat;
- Bis heute ist keine Möglichkeit bekannt, wie die eingeschleppten Regenwürmer bekämpft werden können.



39 Weide mit Gras, welches vom Regenwurm *Aporrectodea nocturna* überkotet wurde

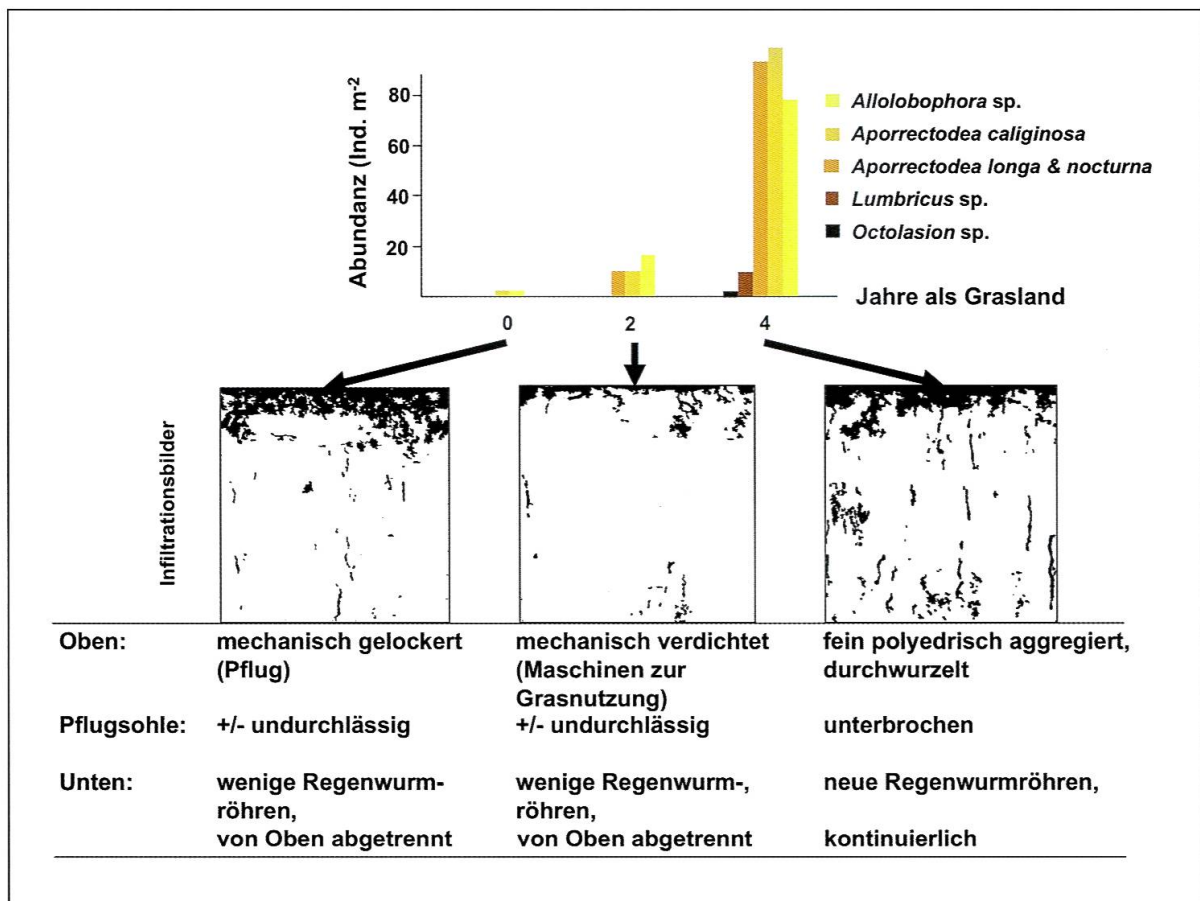


40 Kotaktivität und Regenwurmdichte auf einem Transekt in einer Weide im Toggenburg; Distanz in Relation zu der Hecke, bei der die Ausbreitung von *Aporrectodea nocturna* begonnen hat

#### 4.10 Meliorierung von Ackerböden durch Regenwürmer

Ein weiteres Beispiel (Abb. 41) zeigt, dass Böden, welche als Folge einer intensiven Nutzung in schlechtem Zustand sind, durch die Förderung der Regenwürmer wieder melioriert werden können. In Tänikon (Kanton Thurgau) wurde auf einem langjährig gepflügten Ackerboden mit leichter Verdichtung und gut erkennbarer Pflugsohle mit Schmierschicht untersucht, ob sich durch die Saat einer Kunstwiese die Regenwurmpopulationen erholen und die Bodenstruktur verbessern würden. Unmittelbar nach der intensiven ackerbaulichen Nutzung war die Regenwurmdichte sehr klein.

Eine Analyse des Bodenprofils nach der Infiltration einer Indikatorlösung zeigte klar, dass der Boden nur in der gepflügten Schicht durchlässig war, die Pflugsohle jedoch praktisch undurchlässig war, und Regenwurmröhren, falls sie noch von früher existierten, bei der Pflugsohle abgeschnitten und nicht leitend waren. In einer Zwischenphase wanderten wenige Regenwürmer ein, der Boden wurde durch die Maschinen zur Grasbewirtschaftung noch mehr verdichtet. Nach 4 Jahren Kunstwiese sind dann die Regenwurmpopulationen



41 Regeneration der Bodenstruktur in einem gepflügtem Ackerboden nach der Saat einer Kunstwiese (von Albertini et al, 1998).

nen explosionsartig gewachsen, die Pflugsohle wurde durch die Aktivität der Regenwürmer mit bis in die Tiefe leitenden Poren durchbrochen, die Verdichtung im Oberboden war wieder aufgehoben und die Krümelung des Bodens war verbessert. Dies zeigt, wie der Regenwurm als Ökosystem-Ingenieur eine positive Auswirkung auf die Böden hat.

#### 4.11 Boden als Lebensraum – eine Absicherung für die Zukunft

Im Jahr 2000 publizierte die UNO einen Bericht mit dem Titel «We the People – the Role of the United Nations in the 21st Century», der unter dem Namen Millenium Report bekannt geworden ist. Einer der Schlüsselpunkte in diesem Bericht ist die Erhaltung unserer Lebensgrundlagen für die Zukunft. Dies bedeutet, mit der Klimaveränderung leben zu lernen, die Wasserversorgung zu sichern, den Boden für die landwirtschaftliche Lebensmittelproduktion zu erhalten, Wälder, Fischbestände und die Biodiversität zu



schützen sowie eine neue Ethik der nachhaltigen Nutzung zu entwickeln.

Das «Millennium Ecosystem Assessment» (Anonymous, 2005) beschreibt den Beitrag verschiedenster Lebewesen zum Funktionieren der Ökosysteme und die «Dienstleistungen», welche die Natur uns erbringt. Beispiele in terrestrischen Ökosystemen sind

- die **regulierenden Leistungen** wie die Verminderung der Erosion,
- die **unterstützenden Leistungen** wie die Bodenbildung und die Aufrechterhaltung der Nährstoffkreisläufe,
- die **kulturellen Leistungen** wie das Erschaffen von Erholungsraum und
- die **Versorgungsleistungen** wie die Sicherstellung von Nahrung, Wasser und anderen Rohstoffen.

Viele Dienstleistungen der Natur beziehen wir gratis. Wer möchte schon für die Existenz und die Leistungen nützlicher Organismen bezahlen? Für Bodenmikroorganismen wegen der Mineralisierung des abgestorbenen pflanzlichen Materials, für Regenwürmer für das «Pflügen der Böden» und die Bildung von Humus, oder für andere Bodentiere, weil sie einfach nur schön oder selten sind und uns erfreuen? Die Leistungen werden ja sowieso erbracht – auch oder eben gerade ohne unser Zutun.

Ein wichtiger Punkt ist die ungleichmässige Verteilung und die Gefährdung der Dienstleistungen der Natur. Die Geschichte hat gezeigt, dass die ungleiche Verteilung von fruchtbaren Böden, Wasser und Rohstoffen schon immer gewalttätige Konflikte begünstigt oder verursacht hat. Durch die intensive Nutzung der Ökosysteme haben wir mindestens auf Teilen der Erde die Knappheiten besiegt und eine beschleunigte ökonomische und gesellschaftliche Entwicklung ermöglicht. Leider verändern sich aber als Folge davon ganze Ökosysteme und das Klima, fremde Arten besiedeln und verändern bestehende Habitate, und die Artenvielfalt nimmt ab. Das grosse Problem sind nicht Veränderungen an sich, sondern das Ausmass, die Irreversibilität und damit die Gefährdung der Lebensgrundlagen und die Verminderung der Optionen für die Zukunft. Deshalb darf der Boden für uns nicht im Dunkeln bleiben, sondern wir müssen Methoden entwickeln auch ins Dunkle des Bodens hineinzusehen und die bodenbiologischen Vorgänge und Prozesse zu verstehen, damit wir die Dienstleistungen der Bodenorganismen optimal nutzen und auch schützen können. Es geht darum, die Idee der nachhaltigen Nutzung auch für die Böden umzusetzen.