

Protozoische Silicium-Pools in Böden initialer und bewaldeter Ökosysteme – Quantifizierung und abiotische und biotische Einflüsse

Von der Fakultät für Umweltwissenschaften und Verfahrenstechnik
der Brandenburgischen Technischen Universität Cottbus-Senftenberg
zur Erlangung des akademischen Grades eines Doktors der
Naturwissenschaften genehmigte Dissertation

vorgelegt von
Diplom-Biologe Daniel Puppe
aus Wolfsburg

Gutachter: apl. Prof. Dr. Manfred Wanner (BTU Cottbus-Senftenberg)

Gutachter: Prof. Dr. Michael Sommer (ZALF Müncheberg)

Tag der mündlichen Prüfung: 26.05.2015

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis	IV
Tabellenverzeichnis.....	VII
Abkürzungsverzeichnis	IX
Danksagung und Fördernachweis	X
1 Einleitung	1
1.1 Hintergrund	1
1.2 Aktueller Kenntnisstand	2
1.3 Arbeitshypothesen und Zielsetzung	5
2 Material und Methoden	7
2.1 Untersuchungsgebiete und Probenahme.....	7
2.1.1 Initiale Flächen	7
2.1.2 Waldstandorte.....	10
2.2 Bodenanalytik.....	13
2.2.1 Boden-pH und C/N-Gehalte	13
2.2.2 Extraktion von Silicium-Fraktionen	13
2.2.3 Berechnungsschritte zur Datenkonvertierung	14
2.3 Regenwurmbiomassen.....	16
2.4 Thekamöben-Analytik und Berechnung protozoischer Silicium-Pools	16
2.5 Rasterelektronen- und Laserscanningmikroskopie.....	19
2.6 Statistische Auswertung	20
3 Ergebnisse	22
3.1 Initiale Flächen	22
3.1.1 Physikalisch-chemische Bodenparameter und Thekamöben-Individuendichten	22
3.1.2 Silicium-Pools und jährliche Biosilifikation	32
3.1.3 Rangkorrelationen	34
3.2 Waldstandorte.....	35
3.2.1 Bodenparameter, Thekamöben-Individuendichten und Regenwurmbiomassen	35
3.2.2 Mikroskopie.....	45
3.2.3 Silicium-Pools und jährliche Biosilifikation	50
3.2.4 Rangkorrelationen	52
3.3 Gesamter Datensatz (Initialflächen und Waldstandorte).....	54

3.3.1 Multivariate Analysen	54
3.3.2 Rangkorrelationen	58
3.3.3 Vergleich mit phytogenen Silicium-Pools.....	59
4 Diskussion	63
4.1 Standortauswahl und Thekamöben-Abundanzen	63
4.2 Protozoische Silicium-Pools und Biosilifikationsraten	67
4.2.1 Größenordnung.....	67
4.2.2 Vergleich bewachsener und unbewachsener Beprobungspunkte	68
4.2.3 Unterschiede in der vertikalen Verteilung.....	69
4.2.4 Zur Stabilität biogener Silicium-Pools	69
4.3 Anteile biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion	72
4.4 Abiotische und biotische Einflüsse auf protozoische Silicium-Pools	75
4.5 Schlussfolgerungen und Empfehlungen für zukünftige Forschungsvorhaben	79
5 Zusammenfassung	83
6 Summary	86
Literaturverzeichnis.....	88
Anhang	105
A1 Profilansprache Waldstandorte.....	105
A2 Überblick Wetterstationen.....	110
A3 Abschätzung biogener Anteil an amorpher Silicium-Fraktion (Initialflächen, obere 5 cm).	111
A4 Korrelationsmatrix Initialflächen (Spearman's Rangkorrelationen; N = 5).	112
A5 Korrelationsmatrix Waldstandorte (Spearman's Rangkorrelationen; N = 10; obere 5 cm).....	113
A6 Abschätzung biogener Anteil an amorpher Silicium-Fraktion (Waldstandorte, obere 5 cm). ..	115
A7 LSM-Aufnahmen (Euglyphida und Arcellinida).....	116
A8 Gesamtdatensatz (Initialflächen und Waldstandorte).....	117
A9 Korrelationsmatrix Gesamtdatensatz (Spearman's Rangkorrelationen; N = 15; obere 5 cm)....	135

Während der Promotionszeit entstandene Publikationen sind der vorliegenden Arbeit in einem gesonderten Ergänzungsteil beigelegt (S. 137).

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1.1: Biogene Silicium-Pools in Böden terrestrischer Ökosysteme (nach Sommer et al. 2006, verändert).	3
Abb. 1.2: Modellhafte Darstellung der Verbindung zwischen Silicium- und Kohlenstoff-Kreisläufen und des Einflusses von Organismen, die zur Akkumulation Siliciums durch Biosilifikation befähigt sind (eigene Darstellung basierend auf den Angaben in Berner 2003; Sommer et al. 2006; Struyf & Conley 2012).	4
Abb. 2.1: Luftaufnahme (bearbeitet; Drohnenflug am 29.06.2011) des künstlich geschaffenen Wassereinzugsgebietes Hühnerwasser.	9
Abb. 2.2: Die untersuchte Fläche des Einzugsgebietes Neuer Lugteich (Mai 2011).	10
Abb. 2.3: Bodenprofile eines Mull- (EG, a) bzw. Nicht-Mull-Standortes (RO, b).	11
Abb. 3.1: Ermittelte Aluminium- (graue Dreiecke), Eisen- (graue Vierecke) und Silicium-Gehalte (schwarze Punkte) in den Tiron-Extrakten der beprobten Initialflächen.	24
Abb. 3.2: Silicium-Gehalte (Si_{Tiron}) aufgetragen gegen Aluminium-Gehalte (Al_{Tiron}) in den oberen 5 cm des Bodens der dreijährigen, bewachsenen Initialfläche (3 cov).	26
Abb. 3.3: Prozentuale Anteile biogenen (grau) und pedogenen (weiß) Siliciums an der Tiron-extrahierbaren amorphen Silicium-Fraktion in den oberen 5 cm des Bodens der bewachsenen Initialflächen.	27
Abb. 3.4: Die Individuendichten (leere + gefüllte Schalen) der Thekamöben-Ordnungen Arcellinida (weiße Balken) und Euglyphida (graue Balken) an den initialen Flächen.	27
Abb. 3.5: REM-Aufnahmen verschiedener Thekamöbenschalen.	30
Abb. 3.6: CCA-Tri-Plot von Thekamöben-Daten (leere plus gefüllte Schalen, Ind. cm^{-2} ; Dreiecke), Umweltvariablen (physikalisch-chemische Bodenparameter und Flächenalter; Pfeile) und Untersuchungsflächen (Initialflächen; Kreise).	31
Abb. 3.7: Biogene, von Thekamöben gebildete Silicium-Pools (g ha^{-1}) in den oberen 5 cm Boden an den untersuchten Initialflächen.	33
Abb. 3.8: Von Thekamöben (leere plus gefüllte Schalen) gebildete Silicium-Pools (g ha^{-1}) in den oberen (weiße Balken) und unteren Bodenkompartimenten (graue Balken).	33
Abb. 3.9: Berechnete minimale (graue Balken) und maximale (weiße Balken) jährliche Biosilifikationraten lebender Thekamöben in den oberen 5 cm Boden.	34

Abb. 3.10: Ermittelte Aluminium- (graue Dreiecke), Eisen- (graue Vierecke) und Silicium-Gehalte (schwarze Punkte) in den Tiron-Extrakten der beprobten Waldstandorte.....	38
Abb. 3.11: Silicium-Gehalte (Si_{Tiron}) aufgetragen gegen Aluminium-Gehalte (Al_{Tiron}) in den oberen 5 cm des Bodens der bewaldeten Untersuchungsflächen AB (Mull-Standort).....	39
Abb. 3.12: Prozentuale Anteile biogenen (grau) und pedogenen (weiß) Siliciums an der Tiron-extrahierbaren amorphen Silicium-Fraktion in den oberen 5 cm des Bodens der Waldstandorte.....	40
Abb. 3.13: DCA-Ordination der bewaldeten Untersuchungsflächen auf Grundlage der erhobenen Thekamöben-Daten (leere plus gefüllte Schalen).	43
Abb. 3.14: CCA-Tri-Plot von Thekamöben-Daten (leere plus gefüllte Schalen, Ind. cm^{-2} ; Dreiecke), Umweltvariablen (physikalisch-chemische Bodenparameter, Klimadaten und Höhe; Pfeile) und Untersuchungsflächen (Waldstandorte; Kreise).	44
Abb. 3.15: REM-Aufnahme (bearbeitet) einer Schale der Gattung <i>Euglypha</i>	46
Abb. 3.16: Ausgewählte LSM-Aufnahmen einiger an den Waldstandorten vorkommender Taxa der Ordnung Euglyphida.	48
Abb. 3.17: Ausgewählte LSM-Aufnahmen einiger an den Waldstandorten vorkommender Taxa der Ordnung Arcellinida.....	49
Abb. 3.18: Von Thekamöben gebildete Silicium-Pools (kg ha^{-1} ; gefüllte plus leere Schalen) in den oberen 5 cm Boden der bewaldeten Mull- (weiße Balken) bzw. Nicht-Mull-Standorte (graue Balken: Moder; dunkelgrau: Torf).	50
Abb. 3.19: Anteile (%) der protozoischen Silicium-Pools an den biogenen Silicium-Pools in den oberen 5 cm Boden der Waldstandorte.	51
Abb. 3.20: Von Thekamöben (leere plus gefüllte Schalen) gebildete Silicium-Pools (g ha^{-1}) in den oberen (weiße Balken) und unteren Bodenkompartmenten (graue Balken) bewaldeter Untersuchungsflächen.	52
Abb. 3.21: Beziehung zwischen der Individuendichte (Ind. $\times 10^8 \text{ m}^{-2}$) aller erfassten Thekamöben (Euglyphida plus Arcellinida) und den Regenwurmbiomassen (Summe anezischer, epi- und endogäischer Arten) an den untersuchten Waldstandorten (N = 10).	53
Abb. 3.22: Dendrogramm (mit Ward-Verknüpfung) aller Untersuchungsflächen auf Grundlage der Thekamöben-Daten.	54

Abb. 3.23: DCA-Ordination auf Grundlage der kombinierten Thekamöben-Daten (leere plus gefüllte Schalen) aller Untersuchungsflächen.	55
Abb. 3.24: Dendrogramm (mit Ward-Verknüpfung) aller Untersuchungsflächen auf Grundlage ausgesuchter Bodenparameter.	56
Abb. 3.25: CCA-Bi-Plots von a) Umweltvariablen (physikalisch-chemische Bodenparameter; Pfeile) und Untersuchungsflächen (alle Standorte; Kreise), sowie b) Thekamöben-Daten (leere plus gefüllte Schalen, Ind. cm ⁻² ; Dreiecke) und Umweltvariablen (wie bei a)).	57
Abb. 3.26: Biogene Silicium-Pools an Mull (links, Mittelwerte \pm SD, n = 6) und Nicht-Mull-Standorten (rechts, Mittelwerte \pm SD, n = 4).	60
Abb. 4.1: Stabilität und korrespondierende Löslichkeit biogener Silicium-Pools in Böden (eigene Darstellung).	72

Tabellenverzeichnis

Tab. 2.1: Ausgewählte Standortcharakteristika, geographische Positionen und Klimadaten der beprobten Waldökosysteme.	12
Tab. 2.2: Bestimmungstabelle für die Determination der Idiosomenformen, die zur Berechnung des durch Thekamöben gebildeten Silicium-Pools herangezogen worden sind. .	17
Tab. 3.1: Physikalisch-chemische Bodenparameter und Thekamöben-Individuendichten in den übereinanderliegenden Bodenkompartmenten der beprobten Initialflächen.....	23
Tab. 3.2: Berechnete physikalisch-chemische Bodenparameter und Thekamöben-Individuendichten in den oberen 5 cm der beprobten Initialflächen.....	25
Tab. 3.3: Individuendichten gefundener Thekamöben (leere plus gefüllte Schalen; Ind. cm ⁻²) in den Bodenproben (obere 5 cm) der Initialflächen.....	29
Tab. 3.4: Marginale (Eigenwert λ_1) und konditionale Effekte (Eigenwert λ_a) der Umweltvariablen auf die Ordination der Thekamöben-Daten im CCA-Tri-Plot (Abb. 3.6; Abkürzungen ebenfalls dort).	32
Tab. 3.5: Korrelationen zwischen physikalisch-chemischen Bodenparametern (obere 5 cm), Flächenalter und dem durch Thekamöben (TA) gebildeten Silicium-Pool (leere plus gefüllte Schalen, obere 5 cm).	35
Tab. 3.6: Physikalisch-chemische Bodenparameter und Thekamöben-Individuendichten in den übereinanderliegenden Bodenkompartmenten der beprobten Waldstandorte.....	36
Tab. 3.7: Physikalisch-chemische Bodenparameter in den Bodenproben (obere 5 cm) der bewaldeten Untersuchungsflächen.	37
Tab. 3.8: Thekamöben-Individuendichten (leere plus gefüllte Schalen) in den oberen 5 cm Boden der beprobten Waldstandorte.	41
Tab. 3.9: Individuendichten gefundener Thekamöben (leere plus gefüllte Schalen; Ind. cm ⁻²) in den Bodenproben (obere 5 cm) der Waldstandorte.....	42
Tab. 3.10: Marginale (Eigenwert λ_1) und konditionale Effekte (Eigenwert λ_a) der Umweltvariablen auf die Ordination der Thekamöben-Daten im CCA-Tri-Plot (Abb. 3.14; Abkürzungen ebenfalls dort).	45
Tab. 3.11: Mittels EDX-Analyse ermittelte Elementgehalte einer aus synthetisierten Idiosomen aufgebauten Schale.....	47

Tab. 3.12: Korrelationen zwischen physikalisch-chemischen Bodenparametern (obere 5 cm), Biomassen endogäischer Regenwürmer (RBM) und dem durch Thekamöben (TA) gebildeten Silicium-Pool (leere plus gefüllte Schalen, obere 5 cm).....	53
Tab. 3.13: Marginale (Eigenwert λ_1) und konditionale Effekte (Eigenwert λ_a) der Umweltvariablen auf die Ordination der Thekamöben-Daten im CCA-Tri-Plot (Abb. 3.25, Abkürzungen ebenfalls dort).....	58
Tab. 3.14: Korrelationen zwischen physikalisch-chemischen Bodenparametern (obere 5 cm) und dem durch Thekamöben (TA) gebildeten Silicium-Pool (leere plus gefüllte Schalen, obere 5 cm).....	59
Tab. 3.15: Protozoische (Thekamöben, grau hervorgehoben) und phytogene Silicium-Pools und annuelle Biosilifikationsraten.....	61
Tab. 3.16: Extrapolation der protozoischen (Thekamöben, grau unterlegt) und phytogenen Silicium-Pools und annuellen Biosilifikationsraten auf die Fläche Europas (ohne GUS- Staaten).....	62

Abkürzungsverzeichnis

Nachfolgend finden sich häufig verwendete Abkürzungen:

C:N	Verhältnis organischer Kohlenstoff zu Gesamtstickstoff
C _t	Gesamtkohlenstoff-Gehalt
FEM	Feinbodenmasse
Gew.-%	Gewichtsprozent
LD	Lagerungsdichte
N _t	Gesamtstickstoff-Gehalt
RBM _{ane}	Regenwurmbiomasse anezischer Arten
RBM _{end}	Regenwurmbiomasse endogäischer Arten
RBM _{epi}	Regenwurmbiomasse epigäischer Arten
RBM _{ges}	Regenwurmbiomasse gesamt (Summe RBM aller Arten)
SC	Skelettgehalt
Si _{CaCl2}	Gehalt an Silicium in Calciumchlorid-Extrakten
Si-Pool (TA)	Von Thekamöben (Idiosomenformen) gebildeter Silicium-Pool
Si _{Tiron} , Al _{Tiron} , Fe _{Tiron}	Gehalte an Silicium, Aluminium, Eisen in Tiron-Extrakten
SOC	organischer Kohlenstoff-Gehalt
SOM	Gehalt organischer Bodensubstanz
SPV	Errechnetes Porenvolumen der Bodenproben
TA _{ges}	Individuendichte Thekamöben gesamt (Euglyphida + Arcellinida)
TIC	anorganischer Kohlenstoff-Gehalt

Danksagung und Fördernachweis

Die vorliegende Arbeit wurde von Herrn apl. Prof. Dr. Manfred Wanner (BTU Cottbus-Senftenberg) und Herrn Prof. Dr. Michael Sommer (ZALF Müncheberg) betreut. Beiden danke ich herzlich für die Unterstützung während der Promotionszeit, in der sie mir mit Rat und Tat zur Seite standen.

Herrn Dr. Otto Ehrmann (Creglingen) danke ich vielmals für die Einführung in die bodenkundliche Profilansprache und die Überlassung der Regenwurmbiomasse-Daten der untersuchten Wald-Standorte.

Ein großes Dankeschön an Herrn PD Dr. Udo Bröring (BTU Cottbus-Senftenberg) für die kritische Durchsicht des Manuskripts, die Einführung in CANOCO und die Unterstützung bei statistischen Fragen.

Herrn Prof. Dr. Gerhard Wiegand und den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Lehrstuhls Allgemeine Ökologie (BTU Cottbus-Senftenberg) danke ich ebenso wie den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Instituts für Bodenlandschaftsforschung (ZALF Müncheberg) für die kollegiale Aufnahme in die Teams.

Herr Dr. Axel Höhn (ZALF Müncheberg) unterwies mich in der Kunst der Silicium-Extraktion, vielen Dank dafür.

Herrn Dr. Wolfgang Wiehe (ZAL, BTU Cottbus-Senftenberg) möchte ich für die REM-Aufnahmen und die Durchführung der EDX-Analyse danken.

Frau Dagmar Schulz und ihrer Nachfolgerin Frau Kristina Holz, sowie ihren Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern im Zentrallabor des ZALF Müncheberg danke ich vielmals für die Analyse zahlreicher Proben.

Abschließend ein großes Dankeschön an die technischen Mitarbeiterinnen und Mitarbeiter, sowie die studentischen Hilfskräfte an der BTU Cottbus-Senftenberg und am ZALF Müncheberg für die mannigfaltige Unterstützung.

Die vorliegende Arbeit wurde vom Ministerium für Wissenschaft, Forschung und Kultur (MWFK) des Landes Brandenburg im Rahmen der Internationalen Graduiertenschule (IGS) der Brandenburgischen Technischen Universität Cottbus-Senftenberg (BTU) unterstützt. Die Förderung durch Zielvereinbarungsmittel des Landes Brandenburg wurde dabei für den Förderzeitraum 2010-2013 gewährt. Für die Zeit vom 01.01.2015 bis zum 30.06.2015 wurde die Arbeit durch Finanzmittel (Anschlussförderung von Doktoranden, Förderstufe 3) des Leibniz-Zentrums für Agrarlandschaftsforschung (ZALF) unterstützt.

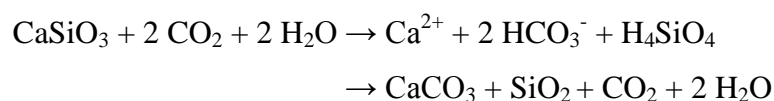
1 Einleitung

1.1 Hintergrund

In Zeiten steigender Konzentrationen von Kohlenstoffdioxid in der Erdatmosphäre ist die Verbindung des globalen Kohlenstoff-Kreislaufs mit anderen biogeochemischen Stoffkreisläufen von besonderem wissenschaftlichen Interesse (z.B. Falkowski et al. 2000; Gruber & Galloway 2008; Jennerjahn 2012; Vitousek et al. 1997). Die Kreisläufe von Kohlenstoff und Silicium – dem nach Sauerstoff häufigsten Element in der Erdkruste (28,8 Gew.-%) (Wedepohl 1995) – sind durch verschiedene, komplexe Prozesse miteinander verbunden. Diese umfassen Verwitterungsprozesse (Berner et al. 1983, 1992), Stoffflüsse gelösten Siliciums aus terrestrischen in aquatische Ökosysteme (Conley 2002; Sommer et al. 2006; Struyf et al. 2009) und die Kohlenstoff- Sequestrierung in Phytolithen (Parr & Sullivan 2005, 2011), sowie organomineralischen Komplexen (Basile-Doelsch et al. 2007; Jastrow et al. 2007).

Insbesondere die Verwitterung siliciumhaltiger Minerale (Silicate) spielt in geologischen Zeiträumen (> mehrere Jahrtausende) eine entscheidende Rolle für den globalen Kohlenstoff-Kreislauf (Berner et al. 1983; Berner 2003). Bei der Verwitterung von Silicaten wird Kohlenstoffdioxid (CO₂) in Form von Hydrogencarbonat-Ionen (HCO₃⁻) fixiert und schließlich als Magnesium- oder (hauptsächlich) Calciumcarbonat (MgCO₃, CaCO₃) gespeichert und in Sedimenten abgelagert.

Zusammenfassen lassen sich diese Prozesse nach France-Lanord & Derry (1997) in folgender Reaktionsgleichung:



Die Verwitterung stellt die ultimative Quelle der Silicium-Flüsse aus den terrestrischen in die aquatischen Ökosysteme dar, wobei der überwiegende Teil des gelösten Siliciums in den terrestrischen Ökosystemen von verschiedenen Organismen zur Produktion siliciumhaltiger Strukturen (Biosilifikation) genutzt wird, bevor es schließlich in die Ozeane gelangt. Akkumulations- und Recycling-Prozesse dieses biogenen Siliciumdioxids in Vegetation und Böden fungieren somit als Filter der Silicium-Flüsse (Dürr et al. 2011; Struyf & Conley 2012), im weiteren Verlauf „biogener Silicium-Filter“ genannt. Die jährliche Akkumulation

biogenen Siliciums in terrestrischen Ökosystemen (etwa 60 Tmol – 200 Tmol; Conley 2002) ist dabei mit derjenigen in den Ozeanen (etwa 240 Tmol; Tréguer et al. 1995) vergleichbar.

Daneben gelangt Silicium am Meeresgrund auch direkt in die Ozeane: beispielsweise dringt aus Unterwasser-Vulkanen und an Stellen, wo ozeanische Platten der Lithosphäre auseinandergezogen werden, flüssiges Magma in das Meerwasser, reagiert mit diesem und setzt dabei Silicium frei (z.B. Lisitzin 1985; Tréguer & De La Rocha 2013). Nach den Berechnungen von Lisitzin (1985) und Tréguer & De La Rocha (2013) ist der direkte (unterseeische) Silicium-Eintrag dabei etwa bis zu dreimal geringer als derjenige durch Silicium-Flüsse aus terrestrischen Ökosystemen.

Die Silicium-Flüsse in die Ozeane beeinflussen dort das Wachstum der Diatomeen (Bacillariophyta), die gelöstes Silicium für den Aufbau ihrer Zellhülle (Frustel) benötigen und durch Photosynthese große Mengen Kohlenstoffdioxid fixieren können (Armbrust 2009; Martin-Jézéquel et al. 2000; Smetacek 1999; Tréguer & De La Rocha 2013).

1.2 Aktueller Kenntnisstand

Gelöstes Silicium liegt in aquatischen und terrestrischen Ökosystemen zumeist als monomere Orthokieselsäure ($\text{Si}(\text{OH})_4$) vor (Sauer et al. 2006) und wird von einer Vielzahl von Organismen zur Biosilifikation genutzt (Clarke 2003; Ehrlich et al. 2010). Pflanzen beispielsweise können von der Akkumulation von Silicium in sogenannten Phytolithen (eine Übersicht dabei ablaufender Mechanismen findet sich z.B. bei Ma & Yamaji 2006) – obwohl es für Pflanzen als nicht essentiell angesehen wird – profitieren. Durch Bildung siliciumhaltiger Strukturen wird z.B. das Pflanzenwachstum gesteigert und die Pflanzen zeigen eine erhöhte Resistenz gegenüber Stress (z.B. Wassermangel, Schwermetallbelastung oder erhöhte Salinität), Pathogenen und Herbivorie (Epstein 1994, 1999; Fauteux et al. 2005; Hunt et al. 2008; Ma 2004; Raven 2003; Wu et al. 2013).

In Böden terrestrischer Ökosysteme lässt sich die Akkumulation von Silicium (Silicium-Pools) biogenen Ursprungs in zoogene, phytogene, mikrobielle und protistische Silicium-Pools einteilen (Abb. 1.1). Das durch Biosilifikation entstandene amorphe Siliciumdioxid ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) der biogenen Silicium-Pools weist generell eine höhere Löslichkeit als kristalline Silicium-Verbindungen auf (Cornelis et al. 2011; Sauer et al. 2006; Struyf & Conley 2012). Zur Quantifizierung der verschiedenen in Böden vorkommenden Silicium-Fraktionen, die sowohl biogenes, als auch minerogenes Silicium enthalten, ist eine Reihe von Extraktionsmethoden entwickelt worden (Sauer et al. 2006).

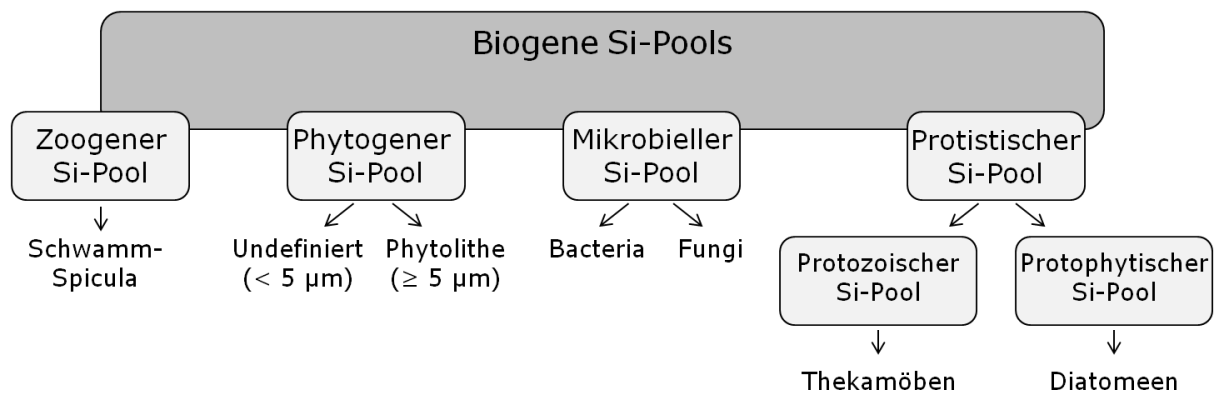


Abb. 1.1: Biogene Silicium-Pools in Böden terrestrischer Ökosysteme (nach Sommer et al. 2006, verändert).

Der protozoische Silizium-Pool in Böden terrestrischer Ökosysteme wird hauptsächlich durch Thekamöben repräsentiert. Die weltweit vorkommenden Thekamöben bilden eine Schale (Theca) aus, die proteinisch oder agglutiniert sein kann, wobei agglutinierte Schalen entweder aus Fremdmaterial (Xenosomen, z.B. Mineralpartikel) oder aus von der Zelle synthetisierten Plättchen (Idiosomen), die kalk- oder siliciumhaltig sein können, bestehen (Meisterfeld 2002a, b). Die Idiosomen werden dabei in sogenannten SDVs (silica deposition vesicles) synthetisiert – wobei sekretorische Vesikel, die dem Golgi-Apparat (aufgebaut aus zahlreichen Dictyosomen) entstammen, durch Fusion mit den SDVs wahrscheinlich zum Aufbau der sekretorischen Membran der SDVs beitragen – und durch Exozytose an der Zelloberfläche freigesetzt (Anderson 1994, 1995; Meisterfeld 2002a, b). SDVs sind auch bei anderen zur Biosilifikation befähigten Protisten wie z.B. Diatomeen (Hildebrand 2008), Sontentierchen (Heliozoa) und Strahlentierchen (Radiolaria) vorhanden (Anderson 1994). Ausgehend von Untersuchungen an Diatomeen, die gezeigt haben, dass diese zum Aufbau ihrer Schalen lediglich etwa 2 % der Energie des Gesamtstoffwechsels verwenden (Volkmer 1999), ist anzunehmen, dass auch bei anderen Einzellern die Biosilifikationsprozesse nicht besonders energieintensiv ablaufen.

Die einzelnen Bausteine (Idiosomen und Xenosomen) der Thekamöben-Schalen werden von einer sogenannten Kittsubstanz miteinander verbunden bzw. sind in diese integriert (Rauenbusch 1987; Meisterfeld 2002a, b). Die Schalen weisen dabei eine hohe morphologische Diversität auf, die zur Determination der Taxa genutzt wird (Meisterfeld 2002a, b). Während die Idiosomenformen der Thekamöben in der Ordnung Euglyphida (Rhizaria) evolvierten, umfasst die Ordnung Arcellinida (Amoebozoa) sowohl (wenige) Idio-, als auch (hauptsächlich) Xenosomenformen (Adl et al. 2012, Meisterfeld 2002a, b).

Thekamöben sind in aquatischen und terrestrischen Habitaten auffindbar, wobei die Häufigkeit in terrestrischen Habitaten insbesondere durch Bodenfeuchte (z.B. Lousier 1974), Nahrungsangebot und Dekompositionsraten (z.B. Foissner 1987), sowie pH-Bedingungen (z.B. Charman 2001; Ehrmann et al. 2012) bestimmt wird. Unter den bislang etwa 2000 beschriebenen Thekamöben-Taxa (Smith et al. 2008) finden sich etwa 300 Taxa, die als bodenbewohnend gelten (Foissner 1999) und dort große Populationen von Millionen von Individuen pro Quadratmeter bilden können (z.B. Smith et al. 2008) – dies sogar an jungen, rekultivierten Standorten (Wanner & Dunger 2001).

Sowohl die eingangs (siehe 1.1) genannten Prozesse, als auch die verschiedenen biogenen Silicium-Pools (Abb. 1.1) als Bestandteile des biogenen Silicium-Filters in terrestrischen Ökosystemen haben Einfluss auf die Verbindung von Silicium- und Kohlenstoff-Kreisläufen. Eine modellhafte Darstellung dieser Verbindung und der beschriebenen Einflüsse findet sich in Abb. 1.2.

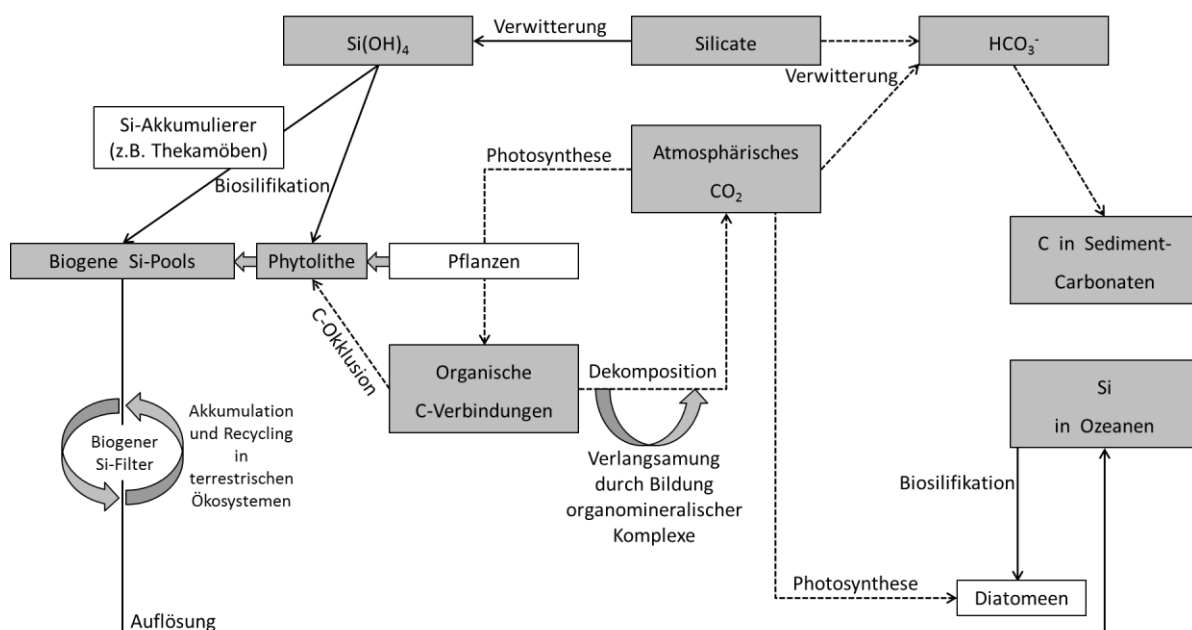


Abb. 1.2: Modellhafte Darstellung der Verbindung zwischen Silicium- und Kohlenstoff-Kreisläufen und des Einflusses von Organismen, die zur Akkumulation Siliciums durch Biosilifikation befähigt sind (eigene Darstellung basierend auf den Angaben in Berner 2003; Sommer et al. 2006; Struyf & Conley 2012). Gezeigt sind die Stoffflüsse von Silicium (Si; durchgezogene Pfeile) und Kohlenstoff (C; gestrichelte Pfeile). Als Silicium-Quelle ist hier lediglich die Silicat-Verwitterung gezeigt. Erläuterungen und entsprechende Literaturverweise finden sich im Text.

Während sich der pflanzliche Einfluss auf den (globalen) Silicium-Kreislauf im Fokus vieler Wissenschaftler befindet (z.B. Schoelynck et al. 2014), ist über weitere biologische Komponenten relativ wenig bekannt. Die Rolle der Thekamöben im Silicium-Kreislauf ist bislang nur wenig erforscht. Meist wird in entsprechenden Publikationen lediglich auf die Fähigkeit der Thekamöben zur Biosilifikation hingewiesen (Clarke 2003; Ehrlich et al. 2010; Kaczorek 2009; Sommer et al. 2006; Struyf & Conley 2012), quantitative Aussagen zu protozoischen Silicium-Pools oder der jährlichen Biosilifikationsleistung lassen sich nur vereinzelt finden (Aoki et al. 2007; Sommer et al. 2013).

1.3 Arbeitshypothesen und Zielsetzung

Sommer et al. (2013) haben aus ihren Ergebnissen gefolgert, dass sich biogene Silicium-Pools mittelfristig (d.h. über einen Zeitraum einiger Jahrzehnte) nicht in einem Gleichgewichtszustand befinden. Um die zeitliche Entwicklung und Veränderung von biogenen Silicium-Pools zu untersuchen, eignen sich insbesondere Initialflächen, die eine Chronosequenz repräsentieren, also Standorte unterschiedlichen Alters in verschiedenen Sukzessionsstadien der Ökosystementwicklung. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit ist eine junge Chronosequenz (10-jährig) in der Lausitzer Bergbaufolgelandschaft untersucht worden. Aufgrund der Tatsache, dass an den Untersuchungsflächen Thekamöben zu den Erstbesiedlern gehören (z.B. Wanner & Elmer 2009), ist davon auszugehen, dass der durch diese beschalteten Einzeller repräsentierte protozoische Silicium-Pool bereits an den jungen Untersuchungsflächen vorhanden ist und den Silicium-Stoffkreislauf beeinflussen kann. Dabei sollten sich die beginnende Bodenbildung (Pedogenese) und altersbedingte Änderungen bei der Ökosystementwicklung sowohl in den untersuchten Bodenparametern, als auch in der Dynamik der protozoischen Silicium-Pools widerspiegeln (Hypothese 1).

Obwohl die wenigen, bislang durchgeführten Untersuchungen protozoischer Silicium-Pools deren Bedeutung für den Silicium-Kreislauf angedeutet haben, gibt es lediglich limitierte Angaben zur Größenordnung dieser Pools und der Biosilifikationsraten von Thekamöben in Waldökosystemen (Aoki et al. 2007; Sommer et al. 2013). Aufgrund dieser Angaben kann jedoch davon ausgegangen werden, dass protozoische Silicium-Pools zwar relativ klein sind, die annuelle Biosilifikationsleistung von Thekamöben aber vergleichbar mit der jährlichen Silicium-Aufnahme durch Bäume ist (Hypothese 2).

Weiter sind abiotische und biotische Einflüsse weitgehend unerforscht. Hierbei sind insbesondere Untersuchungen an bewaldeten Standorten mit Mull-Humus erforderlich, da diese in Studien zu Thekamöben zumeist vernachlässigt worden sind (Wilkinson 2008). Die

Humus-Form eines Standortes stellt einen Indikator für die jeweiligen biologischen Merkmale (z.B. Biodiversität) dar und ist stark an das Vorkommen von Regenwürmern gebunden (z.B. Ponge 2003), welches wiederum stark durch die Bodentextur und den Boden-pH beeinflusst wird (Curry 2004). Es wird angenommen, dass Regenwürmer als „Ökosystem-Ingenieure“ (z.B. Brown et al. 2000) und herausragende Vertreter (bezogen auf die Biomasse) der Bodenfauna (z.B. Bonkowski & Schaefer 1997) durch ihre Grabtätigkeit die Thekamöben beeinflussen und somit die Größe der protozoischen Silicium-Pools steuern können (Hypothese 3). Im Rahmen dieser Arbeit sind insgesamt zehn bewaldete Ökosysteme in Deutschland mit dem Fokus auf Mull-Humus-Standorten untersucht worden.

Zur Überprüfung der aufgestellten Hypothesen liegt der vorliegenden Arbeit folgende Zielsetzung zu Grunde:

- Die protozoischen Silicium-Pools und die jährlichen Biosilifikationsraten von Thekamöben sollen an Initial- und Waldstandorten quantifiziert werden. Dabei sollen:
 - i) der Einfluss der Vegetation (z.B. bietet die Rhizosphäre vermehrt Mikrohabitate) durch den Vergleich bewachsener und unbewachsener Beprobungspunkte initialer Flächen analysiert,
 - ii) sowohl bei Initialflächen, als auch Waldstandorten Unterschiede in der vertikalen Ausdehnung durch die Beprobung von jeweils zwei übereinanderliegenden Bodenkompartmenten berücksichtigt, und
 - iii) die Stabilität protozoischer Silicium-Pools im Vergleich zu weiteren biogenen Silicium-Pools beurteilt werden.
- Der Anteil der protozoischen Silicium-Pools an der amorphen Silicium-Fraktion in Böden soll abgeschätzt werden.
- Abiotische (z.B. Boden-pH; untersucht an Initial- und Waldstandorten) und biotische (Regenwurmbiomassen; lediglich an Waldstandorten erhoben) Einflüsse auf Thekamöben bzw. protozoische Silicium-Pools sollen mittels uni- und multivariater statistischer Methoden qualifiziert werden.

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiete und Probenahme

Insgesamt wurden im Rahmen dieser Arbeit 15 Flächen beprobt. Bei der folgenden Beschreibung der Untersuchungsgebiete wird dabei zwischen fünf initialen (2.1.1) und zehn bewaldeten Flächen unterschieden (2.1.2). Um eine größtmögliche Vergleichbarkeit zu gewährleisten, wurden die Bodenproben sowohl auf den initialen Flächen, als auch an den Waldstandorten stets auf die gleiche Weise entnommen.

2.1.1 Initiale Flächen

Die Untersuchungsgebiete „Hühnerwasser“ (51°36'18" N, 14°15'58" O) und „Neuer Lugteich“ (51°35'50" N, 14°17'22" O) sind Teil der Bergbaufolgelandschaft im aktiven Braunkohle-Tagebaugebiet Welzow-Süd (150 km südöstlich von Berlin) im Bundesland Brandenburg (Kendzia et al. 2008; Russell et al. 2010). Das Klima ist hier gekennzeichnet durch mittlere Lufttemperaturen von 9,3 °C und eine mittlere jährliche Niederschlagssumme von 559 mm (ermittelt aus den Werten für den Zeitraum 1971 – 2000, Deutscher Wetterdienst, Wetterstation Cottbus). Beide Untersuchungsgebiete wurden als Projekte zur Wiederherstellung prämontaner Landschaftselemente als künstliche Wassereinzugsgebiete erschaffen und sind etwa zwei Kilometer (Luftlinie) voneinander entfernt.

Insbesondere das Hühnerwasser ist seit seiner Fertigstellung für zahlreiche Studien zur Ökosystementwicklung genutzt worden (z.B. Elmer et al. 2013; Gerwin et al. 2011; Russell et al. 2010; Schaaf et al. 2011; Wanner & Elmer 2009). Die Konstruktion des 6 ha umfassenden Einzugsgebietes Hühnerwasser wurde im Jahre 2005 (Zeitpunkt Null) beendet. Als Substrat (Deckschicht) wurde hier eine zwei bis drei Meter dicke Schicht sandigen, quartären Materials, frei von Braunkohle und Pyrit, ausgetragen (Gerwin et al. 2010; Kendzia et al. 2008). Dieses Material (Bodenart „Sand“ bis „lehmiger Sand“) entstammte dem Braunkohleabbau in einer Tiefe von 20 m – 30 m und weist einen geringen Carbonat-Gehalt auf (Gerwin et al. 2009, 2010; Russell et al. 2010). Im Jahre 2008 wurden westlich des Hauptareals zusätzliche Experimentalflächen durch Abschiebung der gesamten oberen 20 cm dicken Deckschicht geschaffen. Folglich galt für diese Flächen das Jahr 2008 als Zeitpunkt Null.

Die Konstruktion des etwa 5 ha umfassenden Einzugsgebietes Neuer Lugteich wurde im Jahre 2001 beendet (Zeitpunkt Null). Das Gebiet lässt sich in zwei Areale gliedern, die sich durch ihre Deckschicht aus Quartär- bzw. Tertiär-Material unterscheiden (Kendzia et al. 2008;

Lemnitz et al. 2008). Das tertiäre Substrat enthält wenige Fragmente von Braunkohle und Xylit (Kohlenholz) und ist gekennzeichnet durch einen pH im sauren Bereich, sowie höhere Mengen organischen Kohlenstoffs (um 0,35 %) verglichen mit dem quartären Material. Dieses weist einen pH zwischen 4,7 und 7,1 auf und ist mit einem mittleren Gehalt von 0,15 % organischen Kohlenstoffs vergleichbar mit dem Quartär-Substrat vom Hühnerwasser (Lemnitz et al. 2008). Außerdem ist die Korngrößenverteilung des Quartärmaterials beider Einzugsgebiete sehr ähnlich (Gerwin et al. 2010; Lemnitz et al. 2008).

Detaillierte Beschreibungen zur Konstruktion der Einzugsgebiete Hühnerwasser und Neuer Lugteich können beispielsweise Gerwin et al. (2010) und Kendzia et al. (2008) entnommen werden.

Alle Bodenproben wurden an beiden Standorten lediglich quartärem Substrat entnommen, wobei die ausgewählten Flächen zum Zeitpunkt der Probenahme unterschiedlich alt waren und somit eine Chronosequenz der Ökosystementwicklung repräsentierten. Es wurden eine drei-, eine fünf- und eine zehnjährige Fläche jeweils in vierfacher Feldwiederholung beprobt. Am Standort Hühnerwasser wurden Proben südwestlich (drei Jahre alt) und südöstlich (fünf Jahre alt) des Hauptareals entnommen (Abb. 2.1), der Neue Lugteich repräsentiert das zehnjährige Untersuchungsgebiet.

Auf jeder Fläche wurden die Bodenproben (20 cm x 20 cm x 5 cm) stichprobenartig in einem etwa 25 m² umfassenden Areal entnommen. Auf den Hühnerwasser-Flächen wurde dabei zwischen bewachsenen (cov) und unbewachsenen (unc) Beprobungspunkten unterschieden, um den Einfluss der Vegetation auf den protozoischen Silicium-Pool zu erfassen. Die Beprobungspunkte der dreijährigen Fläche (3 cov) waren dabei mit *Tussilago farfara* (Huflattich) und *Trifolium arvense* (Hasen-Klee) bewachsen, die Beprobungspunkte der fünfjährigen Fläche (5 cov) wiesen Bewuchs durch *Corynephorus canescens* (Silbergras) und *T. arvense* auf. Bei der zehnjährigen Fläche wurde auf eine Unterteilung in unbewachsen und bewachsen verzichtet, da fast das gesamte Areal von biologischen Krusten, Süßgrasartigen (Poales) und einigen Sträuchern bedeckt war, und somit lediglich bewachsene Stellen (10 cov) beprobt wurden (Abb. 2.2).

Zur Erfassung der vertikalen Verteilung des protozoischen Silicium-Pools wurden darüber hinaus je Feldwiederholung zwei übereinanderliegende Bodenkompimente (0–2,5 cm und 2,5–5 cm tief) separat entnommen und in Kunststoffbeutel überführt. Die Probenahmen am Hühnerwasser wurden im Mai 2010 (26.05., 5 unc und 5 cov) und August 2011 (18.08., 3 unc und 3 cov) durchgeführt, die Beprobung des Neuen Lugteichs (10 cov) fand im Mai (19.05.) 2011 statt.

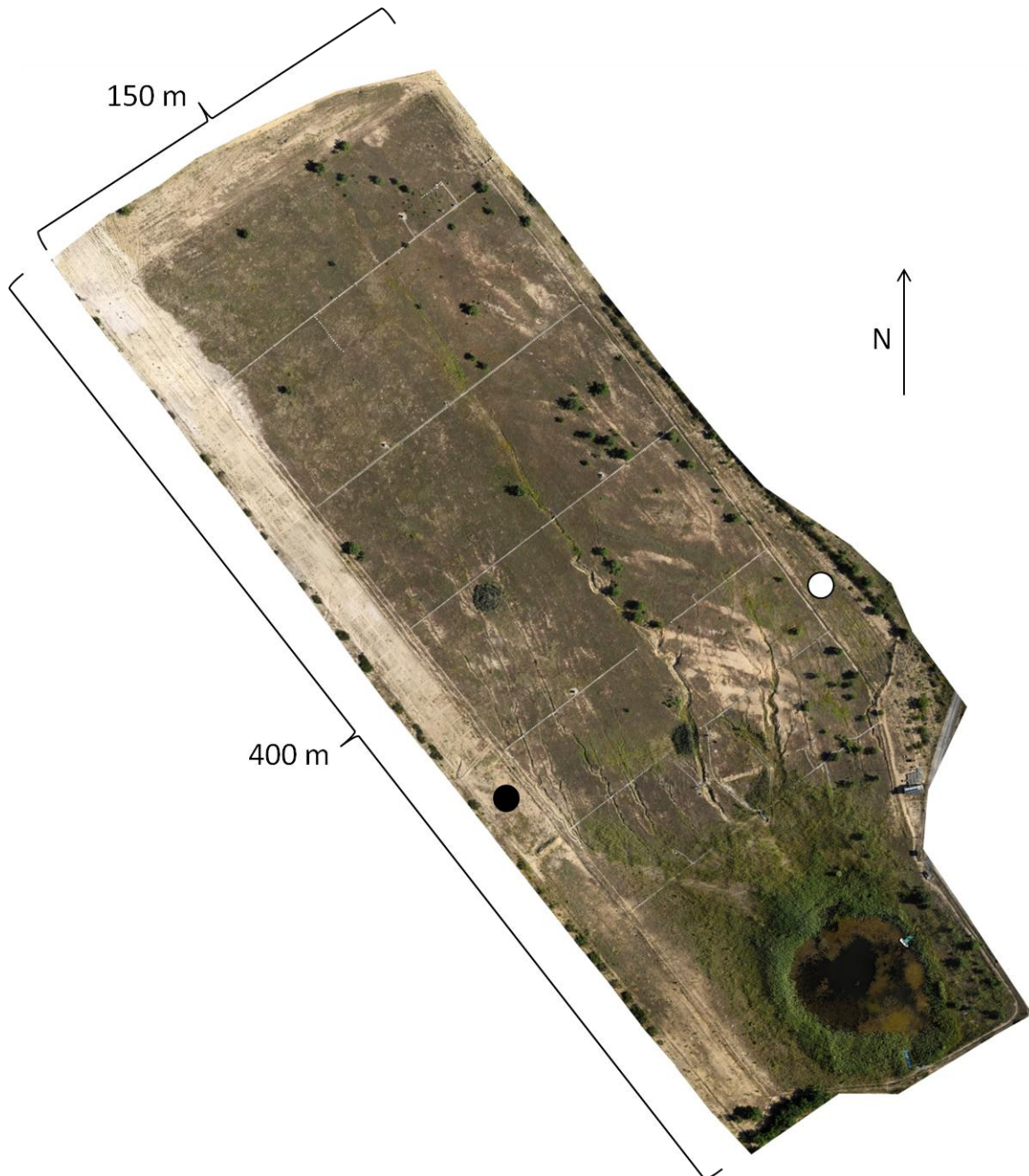


Abb. 2.1: Luftaufnahme (bearbeitet; Drohnenflug am 29.06.2011) des künstlich geschaffenen Wassereinzugsgebietes Hühnerwasser. Die Untersuchungsflächen im Südosten bzw. Südwesten des Hauptareals sind durch Kreise gekennzeichnet (weiß: dreijährige Fläche; schwarz: fünfjährige Fläche). Das Wasser des Einzugsgebietes sammelt sich im südlichen Teichbereich. Luftaufnahme zur Verfügung gestellt vom Hühnerwasserprojektverbund.

Insgesamt wurden an den initialen Flächen 40 Bodenproben entnommen (3 unc, 3 cov, 5 unc, 5 cov, 10 cov; jeweils vier Feldwiederholungen bestehend aus zwei übereinanderliegenden Bodenkompartmenten).



Abb. 2.2: Die untersuchte Fläche des Einzugsgebietes Neuer Lugteich (Mai 2011). Im Gegensatz zu den jüngeren Flächen am Hühnerwasser waren hier keine vegetationslosen Stellen auffindbar. Foto: D. Puppe.

2.1.2 Waldstandorte

Insgesamt wurden zehn bewaldete Flächen beprobt, zwei davon in Mecklenburg-Vorpommern (AB und RO) und acht in Baden-Württemberg (EG, HE, HK, HS, MR, PP, SL, ZE). Es wurden dabei Waldgebiete von geringem Hemerobiegrad ausgewählt, die verschiedene Bodengruppen, Höhenlagen und Bewaldungen unterschiedlichen Makroklimas repräsentieren. Bei der Beprobung wurde, je nach vorkommenden Bodenhorizonten, zwischen Standorten mit Mullhumus (Details z.B. in Ponge 2003) und Standorten mit anderen Humusformen (hier Moderhumus und Torf) unterschieden. Letztere wurden als „Nicht-Mull-Standorte“ den Mull-Standorten gegenübergestellt (Abb. 2.3). Sechs der zehn Standorte sind durch Mullhumus gekennzeichnet (AB, EG, HE, MR, PP, ZE), während die übrigen vier Wälder (HK, HS, RO, SL) Nicht-Mull-Standorte repräsentieren. Während an Mull-Standorten lediglich eine geringe organische Auflage bestehend aus L- (frische Blätter oder Nadeln) und Of-Schicht (fermentiertes organisches Material) vorzufinden ist, kennzeichnen sich die Nicht-

Mull-Standorte durch das Vorhandensein einer mächtigeren, organischen Auflage bestehend aus L-, Of- und Oh-Schicht (humifiziertes organisches Material).

Ausgewählte Standortcharakteristika, geographische Positionen und Klimadaten können Tab. 2.1 entnommen werden. Detaillierte Standortbeschreibungen für sechs Standorte in Baden-Württemberg (EG, HE, HK, HS, MR und SL) lassen sich zusätzlich bei Sommer et al. (2002) finden.

Die Bodenproben wurden stets in vierfacher ($n = 4$) Feldwiederholung entnommen, allein am Standort HK wurden lediglich drei ($n = 3$) Feldwiederholungen realisiert. Die Entnahme der Bodenproben erfolgte stichprobenartig in einem etwa 100 m^2 umfassenden Gebiet je Waldstandort. Dabei wurde zu Waldrändern und -wegen ein Mindestabstand von mehreren Metern eingehalten, stammnahe Bereiche wurden nicht beprobt, um Stammabfluss-Effekte auszuschließen. Nach erfolgter Profilansprache (Angaben zur jeweiligen Bodenhorizontierung finden sich im Anhang A1, S. 105 ff.) wurden pro Feldwiederholung Proben aus den oberen 5 cm des Bodens entnommen ($20 \text{ cm} \times 20 \text{ cm} \times 5 \text{ cm}$). Um die vertikale Dimension des protozoischen Silicium-Pools abschätzen zu können, wurden auch hier (analog zu den initialen Flächen) jeweils zwei übereinanderliegende Bodenkompimente beprobt.

Die Probenahmen erfolgten im Frühjahr 2010 innerhalb von sechs Wochen (27. April bis 04. Juni, die genauen Termine der Beprobungen finden sich im Anhang A1, S. 105 ff.). Insgesamt wurden 78 Bodenproben an den Waldstandorten entnommen (d.h. für die Standorte AB, RO, EG, HE, HS, MR, PP, SL und ZE jeweils $n = 4$, für HK $n = 3$; je Standort zwei Bodenkompimente).

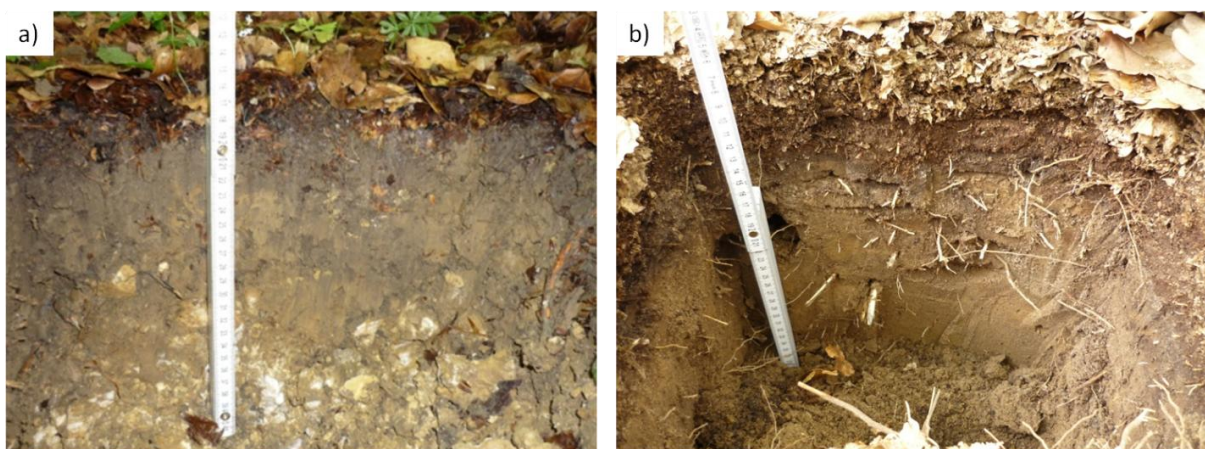


Abb. 2.3: Bodenprofile eines Mull- (EG, a) bzw. Nicht-Mull-Standortes (RO, b). Gut zu erkennen sind die Unterschiede in Horizontierung (a: L- und Of-Schicht, b: L-, Of- und Oh-Schicht) und Mächtigkeit der organischen Auflage. Fotos: D. Puppe.

Tab. 2.1: Ausgewählte Standortcharakteristika, geographische Positionen und Klimadaten der beprobten Waldökosysteme. Die Benennung der jeweiligen Bodengruppe folgte der Nomenklatur der World Reference Base for Soil Resources (WRB 2006). Bei der Bewaldung wurde zwischen Laub- (L), Nadel- (N) und Mischwäldern (M) unterschieden, zusätzlich sind die hauptsächlich vorkommenden Baumgattungen angeführt. Die Angaben für jährliche Niederschlagssummen und Durchschnittstemperaturen sind langjährige Mittelwerte berechnet aus den Messungen der Jahre 1981 bis 2010 (Deutscher Wetterdienst; Wetterstationen siehe Anhang A2, S. 110).

Standort	Humusform	Bodengruppe	Bewaldung	Deckungsgrad (%)			Geographische Koordinaten		Höhe in m	Niederschlag in mm	Temperatur in °C
				Baum-	Strauch-	Krautschicht	Breite	Länge			
AB	Mull	Stagnosol	L (<i>Fagus, Quercus</i>)	68	3	70	54°12'23" N	13°02'21" E	34	654	8,6
EG	Mull	Cambisol	L (<i>Fagus</i>)	65	0	78	48°20'19" N	09°25'42" E	786	808	9,5
HE	Mull	Vertisol	M (<i>Fagus, Fraxinus, Picea, Acer</i>)	65	3	60	47°47'53" N	08°45'08" E	703	820	9,2
MR	Mull	Luvisol	L (<i>Fagus</i>)	85	35	50	49°07'13" N	08°40'38" E	217	776	10,0
PP	Mull	Stagnosol	M (<i>Pinus, Fagus</i>)	70	0	2	48°51'17" N	08°46'14" E	473	889	9,5
ZE	Mull	Stagnosol	L (<i>Carpinus, Quercus</i>)	85	10	60	48°38'37" N	09°33'13" E	390	1090	9,9
HS	Moder	Podzol	N (<i>Pinus, Picea</i>)	73	18	63	48°34'21" N	08°20'60" E	832	1607	8,1
RO	Moder	Luvisol	L (<i>Fagus, Quercus</i>)	70	5	5	53°30'38" N	13°21'43" E	71	530	8,7
SL	Moder	Arenosol	M (<i>Pinus, Fagus</i>)	80	0	5	49°20'51" N	08°38'14" E	123	861	11,0
HK	Torf	Planosol	N (<i>Picea, Pinus</i>)	65	15	60	48°34'13" N	08°20'53" E	907	1607	8,1

2.2 Bodenanalytik

Alle folgenden Arbeitsschritte zur Analyse der Bodenproben wurden am Institut für Bodenlandschaftsforschung des Leibniz-Zentrums für Agrarlandschaftsforschung (ZALF) in Müncheberg durchgeführt. Vor den eigentlichen Analyseschritten wurden die Bodenproben aller Standorte (N = 118) luftgetrocknet und anschließend gesiebt (Maschenweite 2 mm), um die Feinbodenmasse (< 2 mm) vom Skelettgehalt (> 2 mm) zu trennen. Für die anschließenden Laboranalysen wurde je Probe lediglich der Feinboden genutzt.

2.2.1 Boden-pH und C/N-Gehalte

Die pH-Bestimmung erfolgte durch Messung mittels Glaselektrode in einer 0,01 M CaCl₂-Lösung mit einem Mischungsverhältnis von 1:5 (Boden:Lösung) und folgte den Anweisungen der DIN ISO 10390 (1997).

Für die Erfassung der Gesamt-Kohlen- und Stickstoffgehalte (C_t und N_t) wurden die Feinbodenproben mit einer Scheiben-Schwingmühle pulverisiert. Diese feingemahlene Proben wurden für die anschließende Elementaranalyse verwendet, bei der nach trockener Verbrennung in einem Verbrennungsanalysator (CNS TruSpec, Leco Instruments) die Gehalte an C_t und N_t ermittelt wurden. Die Gehalte an gesamtem anorganischen Kohlenstoff (TIC) wurden mit einem Mehrphasen-Kohlenstoffanalysator (RC 612, Leco Instruments) erfasst. Der Gehalt an organischem Kohlenstoff (SOC) wurde durch Subtraktion (C_t – TIC), der C/N-Gehalt durch Division (SOC/N_t) errechnet. Der Gehalt an organischer Bodensubstanz (SOM) wurde durch Multiplikation von SOC mit dem Faktor 1,72 errechnet (Rowell 1997).

Die Ergebnisse der Elementaranalytik wurden durch die Auswertung von mindestens zwei Messungen je Bodenprobe ermittelt.

2.2.2 Extraktion von Silicium-Fraktionen

Für die Calciumchlorid-Extraktion gelösten Siliciums (i.e. die sogenannte pflanzen- oder leicht verfügbare Silicium-Fraktion; Si_{CaCl2}) wurden je Probe 2 g Boden in Probenröhrchen eingewogen und mit 20 ml einer 0,01 M CaCl₂-Lösung versetzt und anschließend für 16 Stunden auf einem Taumel-Rollenmischer kontinuierlich geschüttelt (De Lima Rodrigues et al. 2003; Haysom & Chapman 1975).

Die amorphe Silicium-Fraktion (Si_{Tiron}) wurde mittels Tiron (Dinatrium-4,5-dihydroxy-1,3-benzoldisulfonat, C₆H₄Na₂O₈S₂) extrahiert. Hierzu wurden je Probe 30 mg Boden in Probenröhrchen eingewogen und anschließend mit 30 ml einer 0,1 M Tiron-Lösung versetzt.

Die Probenröhrchen wurden anschließend in ein Wasserbad gegeben und die einstündige Extraktion wurde bei einer Temperatur von 80 °C durchgeführt (Biermans & Baert 1977; Höhn et al. 2008; Kendrick & Graham 2004; Kodama & Ross 1991).

Die Extrakte beider Extraktionsprozeduren wurden für 30 min zentrifugiert (4000 rpm) und anschließend filtriert (Porengröße: 0,45 µm; Polyamid-Membranfilter). Die Si-Gehalte in den Extrakten wurden danach mittels ICP-OES (inductively coupled plasma optical emission spectrometry) an einem ICP-Spektrometer (iCAP 6300 Duo, Thermo Scientific) ermittelt. In den Tiron-Extrakten wurden bei diesen Messungen gleichzeitig auch die Aluminium- (Al_{Tiron}) und Eisen-Gehalte (Fe_{Tiron}) bestimmt. Zur Abschätzung des Anteils biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion, wurden die Si_{Tiron} -Gehalte gegen die Al_{Tiron} -Gehalte aufgetragen und die entsprechende lineare Regressionsgerade eingefügt. Am Ordinatenabschnitt wurde der jeweilige Anteil biogenen Siliciums abgelesen (vgl. Kamatani & Oku 2000).

Bei allen Extraktionsschritten wurde ausschließlich mit Kunststoff-Equipment gearbeitet, um Verfälschungen der Ergebnisse durch den Einsatz siliciumhaltiger Glasmaterialien auszuschließen. Alle Extraktions-Ergebnisse stellen das arithmetische Mittel von drei Laboruntersuchungen je Probe dar.

2.2.3 Berechnungsschritte zur Datenkonvertierung

Alle Ergebnisse – mit Ausnahme der Angaben für pH – wurden auf absolut trocken (atro; Trocknung bei 105 °C) umgerechnet. Die Lagerungsdichte wurde durch Division des Trockengewichts (in g) der gesamten Probe durch das entsprechende Volumen (Mächtigkeit des Kompartiments in cm x 20 cm x 20 cm) berechnet.

Die Feinbodenmasse (FEM; $g\ m^{-2}$) wurde wie folgt berechnet:

$$FEM = 10 \times t \times \rho_b \times (1 - S_c / 100) \quad (1)$$

wobei t die Mächtigkeit (in cm) des jeweiligen Kompartiments, ρ_b die entsprechende Lagerungsdichte ($g\ cm^{-3}$) und S_c den Skelettgehalt (in %) darstellt.

Die Feinbodenmasse der gesamten Bodenprobe (FEM_i ; obere 5 cm) wurde durch Summierung der Feinbodenmassen der beiden übereinanderliegenden Kompartimente berechnet.

Der pH für die oberen 5 cm Boden wurde anhand folgender Gleichung errechnet:

$$pH = \sum_{i=1}^n (pH_i \times FEM_i / FEM_i) \quad (2)$$

wobei pH_i den pH des Bodenkompartmentes i , FEM_i die Feinbodenmasse (in $g\ m^{-2}$) des jeweiligen Kompartiments i und FEM_t die Feinbodenmasse (in $g\ m^{-2}$) der gesamten oberen 5 cm darstellt.

Die flächenbezogene Masse (ρ_A ; $kg\ m^{-2}$) für SOC, N_t , Si_{CaCl_2} , Al_{Tiron} , Fe_{Tiron} und Si_{Tiron} wurde für jedes Bodenkompartment mit folgender Gleichung berechnet:

$$\rho_A(Z) = c_{atro} \times \rho_b \times t \times (100 - Sc) / 10^4 \quad (3)$$

wobei c_{atro} die auf absolut trocken umgerechnete Konzentration ($g\ kg^{-1}$) des zu berechnenden Bodenparameters (Z) im entsprechenden Kompartiment, ρ_b die Lagerungsdichte ($g\ cm^{-3}$), t die Mächtigkeit (in cm) und Sc den Skelettgehalt (in %) des jeweiligen Kompartiments repräsentiert.

Für die flächenbezogenen Massen der oberen 5 cm Boden wurden die Ergebnisse der übereinanderliegenden Kompartimente anschließend addiert (Schlichting et al. 1995; Sommer et al. 2002).

Für die Waldstandorte wurde zusätzlich das Porenvolumen (SPV; in %) der Bodenkompimente wie folgt errechnet:

$$SPV = (1 - \rho_b / \rho_x) \times 10^2 \quad (4)$$

wobei ρ_b die Lagerungsdichte ($g\ cm^{-3}$) des jeweiligen Kompartiments ist und ρ_x die Dichte ($g\ cm^{-3}$) der festen Bestandteile des Bodens. Zur Berechnung von ρ_x wurden zunächst die Anteile organischer (prozentualer Anteil an SOM; Berechnung siehe 2.2.1) und mineralischer Bodenbestandteile (SMM in % = 100 - SOM in %) ermittelt. Im Anschluss wurde ρ_x folgendermaßen berechnet:

$$\rho_x = (SOM \times \rho_{SOM} / 10^2) + (SMM \times \rho_{SMM} / 10^2) \quad (5)$$

wobei von einer durchschnittlichen Dichte von $1,4\ g\ cm^{-3}$ (ρ_{SOM}) für organische und $2,65\ g\ cm^{-3}$ (ρ_{SMM}) für mineralische Bestandteile (siehe Rowell 1997) ausgegangen wurde.

Für die oberen 5 cm wurde das Porenvolumen als arithmetisches Mittel der Porenvolumina der übereinanderliegenden Kompartimente berechnet, wobei diese nach ihrer jeweiligen Mächtigkeit prozentual gewichtet wurden.

2.3 Regenwurmbiomassen

An den Waldstandorten wurde durch eine Kombination aktiver (elektrische Extraktion) und passiver (Handauslese) Fangmethoden die Biomasse (Frischmasse, g m^{-2}) epigäischer, endogäischer und anezischer Regenwürmer erfasst. Epigäische Arten leben in organischen Horizonten und ernähren sich von Laubstreu, wobei sie kein stabiles Gangsystem bilden; Endogäische Regenwürmer leben im Mineralboden und ernähren sich vom organischen Material im Boden, sie bilden dabei ein horizontales und vertikales Gangsystem; Anezische Arten leben in mineralischen und organischen Horizonten und ernähren sich hauptsächlich von organischem Material an der Bodenoberfläche, wobei sie in der Lage sind, ganze Blätter in den Mineralboden zu ziehen, sie bilden ein dauerhaftes – meist vertikales – Gangsystem. Die elektrische Extraktion erfolgte dabei mittels der Oktett-Methode nach Thielemann (1986a) auf einer Fläche von $1/8 \text{ m}^2$. Nach der Extraktion wurden zusätzlich auf einer Teilfläche von $1/30 \text{ m}^2$ bis in 30 cm Tiefe alle vorkommenden Regenwürmer per Hand eingesammelt. Die Beprobung erfolgte im Mai/Juni 1998 (EG, HE, HK, HS, MR, SL), April/Mai 2007 (AB, RO, ZE) und Mai 2010 (PP), wobei je Standort sechs Feldwiederholungen durchgeführt wurden. Die Lebendbestimmung und das Wiegen der entkoteten Regenwürmer erfolgte innerhalb von zwei Tagen nach der Probenahme mittels der sogenannten Glasröhrenmethode (Thielemann 1986b). Die Bestimmungsschlüssel von Bouché (1972), Graff (1953) und Zicsi (1994) wurden genutzt, wobei die Nomenklatur derjenigen von Easton (1983) folgte. Die Regenwurmdaten wurden von Herrn Dr. Otto Ehrmann erfasst.

2.4 Thekamöben-Analytik und Berechnung protozoischer Silicium-Pools

Den feldfrischen Bodenproben wurden nach Homogenisierung durch vorsichtiges Vermischen jeweils Aliquote von 2 g entnommen, die in Rollrand-Schnappgläser überführt und mit 8 ml einer Formalin-Lösung (4 %) versetzt wurden. Durch eine Verdünnungsreihe wurden Bodensuspensionen (1000 mg – 31,25 mg Boden in 8 ml Wasser) erstellt, die mittels Anilinblau gefärbt wurden (siehe Wanner 1999). Die in den Bodensuspensionen befindlichen Thekamöben wurden unter einem inversen Mikroskop (OPTIKA XDS-2; 100- bis 400-fache Vergrößerung) ausgezählt, wobei zwischen lebenden (inkl. enzystierten Individuen, Schale gefüllt, Zytoplasma gefärbt) und toten (Schale leer) Individuen der Ordnungen Arcellinida und Euglyphida unterschieden wurde. Dabei wurde zur routinemäßigen Bestimmung der Thekamöben-Schalen ein eigens erstellter, im taxonomischen Spektrum reduzierter Bestimmungsschlüssel genutzt (Tab. 2.2), der sich aus den Schlüsseln von Grospietsch (1972)

Tab. 2.2: Bestimmungstabelle für die Determination der Idiosomenformen, die zur Berechnung des durch Thekamöben gebildeten Silicium-Pools herangezogen worden sind. Schalen, die innerhalb der Ordnung Euglyphida nicht eindeutig einem im Schlüssel aufgeführten Taxon zugeordnet werden konnten, wurden als „Idiosomenform“ erfasst.

-
1. Schale meist chitinoid oder aus Fremdpartikeln (Xenosomen) aufgebaut, nur einige wenige Taxa besitzen Schalen aus stäbchenförmigen oder rechteckigen synthetisierten endogenen Plättchen (Idiosomen) aus Siliciumdioxid oder Calciumcarbonat Ordnung **Arcellinida**
- Schale aus synthetisierten endogenen Plättchen (Idiosomen) aus Siliciumdioxid aufgebaut, die meist regelmäßig angeordnet sind Ordnung **Euglyphida**

Ordnung **Euglyphida**

1. Pseudostom (Mundöffnung) terminal (endständig), Schale aus angrenzenden, sich gegenseitig überlappenden, meist regelmäßig angeordneten runden oder elliptischen Idiosomen aufgebaut Familie **Euglyphidae**
- Mundöffnung exzentrisch (ventral verschoben), invaginiert (eingestülpt) und mit gezähnelten Idiosomen umsäumt Familie **Trinematidae**

Familie **Euglyphidae**

1. Schale stets mit gezähnelten Mundplättchen Genus **Euglypha**
- Pseudostom mit dünnem organischen Rand/Saum, der auch gezähnelte sein kann 2
2. Schale (Länge 35 – 66 μm) im Querschnitt rund, Schale mit großen (6 – 9 μm) runden oder elliptischen Plättchen **Tracheleuglypha dentata**
- Schale komprimiert 3
3. Pseudostom rund oder oval, Schale (Länge 35 – 60 μm) oft bräunlich, ohne Stacheln **Assulina muscorum**

Genus **Euglypha**

1. Schale komprimiert und eher klein (Länge 22 – 52 μm), oft ohne Stacheln, Pseudostom rundlich, mit dünnen Mundplättchen **Euglypha rotunda**
- Schale komprimiert und relativ groß (Länge 50 – 85 μm), meist mit Stacheln, Pseudostom rundlich, mit verdickten Mundplättchen **Euglypha strigosa**
- Schale anders **Euglypha spec.**

Familie **Trinematidae**

1. Plättchen rund, meist in zwei Größen, wobei die kleineren die Lücken der größeren ausfüllen, Pseudostom vergleichsweise weit ventral verschoben Genus **Trinema**
- Plättchen länglich oval, Pseudostom lediglich gering ventral verschoben, Schale im Durchschnitt 35 – 40 μm lang **Corythion dubium**

Genus **Trinema**

1. Schale relativ klein (Länge 16 – 45 μm), schmal-elliptische Form **Trinema lineare**
- Schale größer (Länge 40 – 125 μm), breit-elliptische Form **Trinema enchelys**
- Schalenbreite mehr als 50 % der Länge (Länge 30 – 60 μm) **Trinema complanatum**
-

und Harnisch (1958), sowie Meisterfeld (2002a, b) ableitet, wobei die Klassifikation der Thekamöben derjenigen in letztgenannter Arbeit folgt. Eine Übersicht über die aktuelle, revidierte Klassifikation der Eukaryoten lässt sich in der Arbeit von Adl et al. (2012) finden. Weitere für die Bestimmung nutzbare Angaben zu einzelnen Taxa, mikrofotografische Aufnahmen und/oder detaillierte Zeichnungen lassen sich beispielsweise folgenden Publikationen entnehmen: Booth et al. (2010, diverse Taxa), Burdíkóvá et al. (2010, diverse Taxa), Foissner (1987, diverse Taxa), Gehrels et al. (2006, diverse Taxa), Lamentowicz & Mitchell (2005, diverse Taxa), Lara et al. (2007, Euglyphida), Lara et al. (2011, *Assulina*), Mitchell et al. (2008a, diverse Taxa), Ogden (1991, *Corythion dubium*), Rauenbusch (1987, diverse Taxa), Schönborn & Peschke (1990, *Assulina* und *Valkanovia*), Swindles & Roe (2007, diverse Taxa).

Innerhalb der Ordnung Euglyphida wurde zwischen Idiosomen-synthetisierenden Taxa unterschieden, für die die SiO₂-Gehalte der Schalen von Aoki et al. (2007) analysiert wurden. Aus diesen Daten wurden die Silicium-Gehalte (in pg pro Schale; bei nachfolgender Aufzählung in Klammern angegeben) der Schalen der folgenden Taxa berechnet (SiO₂-Gehalt x 28/60 = Si-Gehalt):

- *Assulina muscorum* GREEF, 1888 (750 pg)
- *Corythion dubium* TARANEK, 1881 (580 pg)
- *Euglypha* spec. DUJARDIN, 1841 (720 pg)
- *Euglypha rotunda* WAILES & PENARD, 1911 (420 pg)
- *Euglypha strigosa* (EHRENBERG, 1871), LEIDY, 1878 (1420 pg)
- *Tracheleuglypha dentata* (VEJDOVSKY, 1882), DEFLANDRE, 1928 (750 pg)
- *Trinema complanatum* PENARD, 1890 (500 pg)
- *Trinema enchelys* (EHRENBERG, 1838), LEIDY, 1879 (770 pg)
- *Trinema lineare* PENARD, 1890 (360 pg)

Um den protozoischen Silicium-Pool möglichst genau abschätzen zu können, wurden aus synthetisierten Silicium-Plättchen gebildete, aber nicht eindeutig identifizierbare Schalen als „Idiosomenformen“ mit einem Silicium-Gehalt von 700 pg (arithmetisches Mittel der Silicium-Gehalte der neun oben genannten Taxa) erfasst. Ebenso verfahren wurde mit Idiosomenformen, die einem nicht aufgeführten Taxon zuzuordnen waren (z.B. *Valkanovia elegans*).

Die Individuendichte (D_i ; Ind. m⁻²) der vorkommenden Thekamöben wurde wie folgt berechnet:

$$D_i = N_{\text{total}} \times \rho_b \times t \times 10^4 \quad (6)$$

wobei N_{total} die Anzahl von Individuen pro Gramm Trockenmasse (Ind. g⁻¹ TM), ρ_b die Lagerungsdichte (g cm⁻³, siehe 2.2.3, S. 14 f.) und t die Mächtigkeit (in cm) des entsprechenden Bodenkompiments darstellt.

Der durch Idiosomenformen repräsentierte Silicium-Pool (Si-Pool (TA) in g ha⁻¹) wurde für jedes Bodenkompiment durch folgende Formel berechnet:

$$\text{Si-Pool (TA)} = \sum_{i=1}^n (N_i \times \text{Si}_i \times \rho_b \times t \times 10^{-4}) \quad (7)$$

wobei N_i die Individuendichte (leere plus gefüllte Schalen; Ind. g⁻¹ TM), Si_i den entsprechenden Silicium-Gehalt je Schale (in pg), ρ_b die Lagerungsdichte (g cm⁻³) und t die Mächtigkeit (in cm) des Bodenkompiments repräsentiert.

Für die Berechnung der Individuendichten und der Silicium-Pools der gesamten 5 cm wurden jeweils die Ergebnisse der beiden übereinanderliegenden Kompartimente addiert.

Zur Berechnung der jährlichen minimalen bzw. maximalen Biosilifikation (g ha⁻¹) durch Thekamöben wurden in Gleichung (7) lediglich die jeweiligen Individuendichten (Ind. g⁻¹ TM) lebender Thekamöben für N_i herangezogen, da nur diese zur Reproduktion durch Zellteilung in der Lage sind. Die Resultate aus Gleichung (7) wurden anschließend mit dem Faktor 13 bzw. 90 (mögliche Anzahl von Generationen pro Jahr; siehe Foissner 1999; Lousier & Parkinson 1984) multipliziert, um die minimale bzw. maximale Biosilifikation zu berechnen. Mittels Division des Silicium-Flusses (F; minimale jährliche Biosilifikation in g ha⁻¹) durch den entsprechenden Silicium-Pool (P; in g ha⁻¹) wurde ein sogenanntes F/P-Verhältnis als Maß für die Dynamik (oder Reaktivität) protozoischer Silicium-Pools berechnet.

2.5 Rasterelektronen- und Laserscanningmikroskopie

Für die Erstellung von Aufnahmen mit dem Rasterelektronenmikroskop (REM) wurden einzelne Thekamöben-Schalen aus der Bodensuspension mittels Mikromanipulation unter dem inversen Lichtmikroskop entnommen und zur Säuberung in destilliertes Wasser überführt. Im Anschluss wurden die Schalen auf saubere Deckgläschen überführt, wo sie

luftgetrocknet wurden. Nach Trocknung der Schalen wurden die Deckgläschen auf Aluminium-Stubs (Stiftprobensteller), die mit beidseitig klebenden Leit-Tabs präpariert wurden, platziert. Die Proben wurden mit Gold besputtert und anschließend am REM (Zeiss DSM 962) im Zentralen Analytischen Labor (ZAL) der BTU Cottbus-Senftenberg untersucht. Für die Elementanalyse einer Thekamöben-Schale wurde zusätzlich eine Energiedispersive Röntgenfluoreszenzanalyse (energy dispersive X-ray analysis, EDX) mittels EDX-System (Oxford Instruments) durchgeführt. Die Präparation der Probe erfolgte hierbei analog zur eben beschriebenen Prozedur, wobei jedoch ein Kunststoff-Deckgläschen (NUNC Thermanox) genutzt wurde, um ein verfälschendes Erfassen der Elementzusammensetzung eines Glas-Deckgläschens (SiO_2) auszuschließen. Die REM-Aufnahmen und die EDX-Analyse wurden von Herrn Dr. Wolfgang Wiehe durchgeführt.

Für die Anfertigung von Aufnahmen mittels Laserscanningmikroskop (LSM) wurden einzelne Thekamöben-Schalen unter dem inversen Lichtmikroskop durch Mikromanipulation entnommen, in destilliertem Wasser gereinigt und anschließend auf saubere Objektträger überführt. Nach erfolgter Lufttrocknung wurden die Proben mit dem LSM (Keyence, Mikroskop VK-X110 und Steuereinheit VK-X100K) am ZALF in Müncheberg untersucht. Das eingesetzte LSM bietet dabei durch die Verwendung einer konfokalen Laseroptik die Darstellung hochauflösender Bilder mit großer Tiefenschärfe bei einer 200- bis 2000-fachen Vergrößerung (Vergrößerung der Objektivlinsen: 10x, 20x, 50x und 100x). Streulicht wird nahezu vollständig reduziert, wodurch im Vergleich zu herkömmlichen optischen Mikroskopen ein wesentlich besserer Kontrast erreicht wird. Darüber hinaus wird das von einer zusätzlich enthaltenen Weißlichtquelle ausgesandte Licht von der Probe reflektiert und anschließend von einer integrierten CCD-Farbkamera aufgezeichnet. Dies erlaubt eine farbgetreue Darstellung der Untersuchungsobjekte. Die dazugehörige Analysesoftware vereinigt diese Informationen zu REM-ähnlichen Farb-Aufnahmen.

2.6 Statistische Auswertung

Die Datensätze wurden zunächst auf Normalverteilung überprüft, wozu - der Empfehlung von Yap & Sim (2011) folgend - der Shapiro-Wilk-Test genutzt wurde. Da nicht alle Daten normalverteilt waren, wurden nicht-parametrische Verfahren zur weiteren Auswertung herangezogen.

Der Mann-Whitney-U-Test bzw. der Kruskal-Wallis-Test wurden für den Vergleich zwischen zwei ($n = 2$) bzw. mehreren ($n > 2$) unabhängigen Stichprobenverteilungen eingesetzt. Für den paarweisen Vergleich von mehreren Stichprobenverteilungen wurde im Anschluss an den

Kruskal-Wallis-Test die SPSS-integrierte Methode (pairwise multiple comparisons) nach Dunn (1964) verwendet. Als Maß für Beziehungen innerhalb des Datensatzes wurden Spearmans Rangkorrelationskoeffizienten (r_s) ermittelt. Ähnlichkeitsstrukturen innerhalb der Daten wurden mittels hierarchischer Clusteranalyse ermittelt, wobei die quadrierte euklidische Distanz mit der Fusionierungsmethode nach Ward kombiniert wurde. Das Ward-Verfahren unterteilt dabei den Datensatz in mehrere größere, recht homogene Cluster. Bei der Clusteranalyse wurden die verwendeten Daten (mit Ausnahme der Angaben für pH) vorher einer logarithmischen Transformation ($\log(x)$ bzw. $\log(x+1)$ bei Thekamöben-Daten) unterzogen. Die bisher genannten statistischen Verfahren wurden mit der Software SPSS Statistics (Version 21.0, IBM Corp.) durchgeführt.

Zusätzlich wurden die erhobenen Daten durch multivariate statistische Analysen mit dem Programm CANOCO (Version 4.51, Biometris - Plant Research International, Wageningen, The Netherlands) ausgewertet. Hierbei wurden unimodale Ordinationsverfahren genutzt, die eine Vielzahl von Variablen auf wenige Dimensionen einschränken und dabei die erklärbare Variabilität maximieren (Ter Braak 1987, Lepš & Šmilauer 2003). Es wurden indirekte (detrended correspondence analysis, DCA) und direkte (canonical correspondence analysis, CCA) Korrespondenzanalysen durchgeführt. Während bei der DCA die Variabilität in den Thekamöben-Daten also indirekt in Verbindung zu den Umweltparametern gesetzt werden musste, erlaubte die CCA die direkte Analyse dieser Beziehungen. Darüber hinaus wurden bei der CCA die untersuchten Flächen bei der graphischen Darstellung nach den eingesetzten Umweltparametern geordnet. Weiter wurden marginale (d.h. unabhängige Effekte jeder Variablen; Eigenwert λ_1) und konditionale Effekte (d.h. Effekte, die jede weitere Variable zu den bereits ausgewählten Variablen beiträgt; Eigenwert λ_a) der Umweltparameter auf die Ordination der Thekamöben-Daten angegeben. Die konditionalen Effekte wurden hierbei mit Hilfe von Monte-Carlo-Permutationstests (499 Permutationen) auf ihre Signifikanz getestet.

Sowohl bei der DCA, als auch bei der CCA wurden in CANOCO logarithmisch transformierte ($\log(x+1)$, Programminterne Einstellung) Individuendichten (leere plus gefüllte Schalen) genutzt. Die eingesetzten Umweltparameter (mit Ausnahme der Angaben für pH) wurden vor dem Einlesen in CANOCO logarithmisch transformiert ($\log(x)$ bzw. $\log(x+1)$ bei den Regenwurmbiomassen). Eine Zentrierung und Standardisierung der Umweltparameter wird von CANOCO automatisch durchgeführt (Lepš & Šmilauer 2003). Bei dieser Transformation werden die Mittelwerte auf null und die Standardabweichungen auf eins normiert, so dass die Parameter untereinander vergleichbar werden. Außerdem wird dadurch eine Dominanz großwertiger Parameter innerhalb des Datensatzes vermieden.

3 Ergebnisse

3.1 Initiale Flächen

3.1.1 Physikalisch-chemische Bodenparameter und Thekamöben-Individuendichten

Die aus der Laboranalytik gewonnenen physikalisch-chemischen Bodenparameter, sowie die erfassten Individuendichten der Thekamöben in den übereinanderliegenden Kompartimenten der Initialflächen lassen sich Tab. 3.1 entnehmen. Die Individuendichten schwanken dabei zwischen etwa 200 bis 3.200 Individuen pro Gramm Trockenmasse und nehmen mit dem Flächenalter zu. Die Individuendichte im oberen Bodenkompartment ist stets höher, als im darunterliegenden Kompartiment, wobei der Unterschied lediglich am Standort 5 cov statistisch signifikant ist. Bei den drei- und fünfjährigen Flächen sind die Individuendichten jeweils an den bewachsenen Beprobungspunkten höher, als an den unbewachsenen Stellen.

Die erfassten Bodenparameter sind in den jeweils übereinanderliegenden Kompartimenten recht ähnlich, statistisch signifikante Unterschiede sind selten. Während die physikalischen Bodenparameter (Lagerungsdichte: 1,1 g bis 1,4 g cm⁻³ und Skelettgehalt: 8,8 % bis 24,3 %) lediglich in einem Fall (Skelettgehalt Fläche 3 unc) statistisch signifikante Differenzen zwischen den Kompartimenten zeigen, nehmen die vertikalen Unterschiede – wenn auch nur geringfügig – unter den chemischen Parametern zu. Tendenziell nimmt dabei die Anzahl der Unterschiede mit dem Alter der Untersuchungsfläche zu, so dass 5 cov und 10 cov die meisten statistisch signifikanten Unterschiede aufweisen.

Der organische Kohlenstoffgehalt (600 mg bis 2.400 mg kg⁻¹) in den oberen Kompartimenten ist vergleichsweise höher, als in den darunterliegenden, mit signifikanten Unterschieden ($p < 0,1$) für die fünf- und zehnjährigen Flächen, und führt – in Verbindung mit relativ gleichbleibenden Gesamtstickstoffgehalten (200 mg bis 300 mg kg⁻¹) – zu ebenfalls höheren C/N-Gehalten (3 bis 11) in den aufliegenden Kompartimenten. Der Boden-pH (5,7 bis 7,5) ist in den oberen Bodenkompartmenten meist niedriger, als in den unteren Bodenkompartmenten. Diese Tendenz gilt meist ebenfalls für die Calciumchlorid- bzw. Tiron-extrahierbaren Silicium-Fractionen, wobei statistisch signifikante Unterschiede ($p < 0,1$) zwischen den übereinanderliegenden Bodenkompartmenten selten sind. Die mit Tiron extrahierte Silicium-Fraktion (1.000 mg bis 4.900 mg kg⁻¹) ist etwa 100-mal größer, als die mit Calciumchlorid extrahierte Silicium-Fraktion (12,0 mg bis 47,0 mg kg⁻¹). Zumindest bei der Tiron-extrahierbaren Silicium-Fraktion ist außerdem eine generelle Abnahme des Silicium-Gehaltes mit zunehmendem Flächenalter feststellbar.

Tab. 3.1: Physikalisch-chemische Bodenparameter und Thekamöben-Individuendichten in den übereinanderliegenden Bodenkompartimenten der beprobten Initialflächen. Gegeben sind jeweils Mittelwerte (MW, n = 4) und dazugehörige Standardabweichungen (SD). Signifikante Unterschiede zwischen zwei übereinanderliegenden Kompartimenten sind durch Sternchen gekennzeichnet (* = p < 0,05; (*) = p < 0,1).

Abkürzungen: LD = Lagerungsdichte, SC = Skelettdichte, SOC = organischer Kohlenstoff, N_i = Gesamtstickstoff, Si_{CaCl2} = leicht verfügbare Silicium-Fraktion, Si_{Iron} = amorphe Silicium-Fraktion, Ind. = Individuen (gesamte Thekamöben: Euglyphida + Arcellinida + gefüllte Schalen), TM = Trockenmasse.

Fläche	Alter (J.)	Tiefe (cm)	LD		SC		SOC		N _i		pH (CaCl ₂)		Si _{CaCl2}		Si _{Iron}		Thekamöben			
			Mg m ⁻³	SD	Gew.-%	SD	g kg ⁻¹	SD	MW	SD	MW	SD	mg kg ⁻¹	SD	g kg ⁻¹	SD	Ind. g ⁻¹	TM	SD	
3 unc	3	0 - 2,5	1,2	0,3	20,0*	1,9	1,9	0,4	0,2	0,10	11	4,6	7,5	0,1	37,8	4,4	4,9	1,2	266	379
		2,5 - 5,0	1,2	0,2	24,3	2,4	1,6	0,4	0,2	0,05	9	1,7	7,5	0,1	38,7	7,6	4,7	1,1	212	102
3 cov	3	0 - 2,5	1,4	0,5	16,1	3,7	1,9	0,9	0,2	0,10	11	3,4	7,2	0,3	33,0(*)	10,9	3,8	0,1	574	515
		2,5 - 5,0	1,4	0,3	18,9	4,2	1,4	0,4	0,2	0,09	9	4,2	7,4	0,2	47,0	13,3	3,8	0,3	557	412
5 unc	5	0 - 2,5	1,4	0,1	11,1	5,6	0,9(*)	0,2	0,3	0,09	4	2,0	6,1	0,3	15,6	6,1	1,8	0,8	930	652
		2,5 - 5,0	1,3	0,1	14,1	2,0	0,6	0,2	0,3	0,11	3	1,3	6,3	0,2	14,6	3,1	2,3	0,5	634	189
5 cov	5	0 - 2,5	1,3	0,2	10,0	4,1	2,0*	0,4	0,3	0,13	6*	1,6	6,0	0,2	12,0	3,3	1,3*	0,2	1956*	816
		2,5 - 5,0	1,1	0,1	11,7	2,3	0,7	0,1	0,3	0,09	3	0,8	6,2	0,3	12,0	3,5	1,9	0,3	880	589
10 cov	10	0 - 2,5	1,3	0,2	11,6	5,1	2,4*	0,8	0,3(*)	0,07	8	1,2	5,7*	0,4	28,8	10,7	1,0	0,2	3220	1955
		2,5 - 5,0	1,1	0,2	8,8	3,8	1,1	0,3	0,2	0,06	6	3,1	6,6	0,2	32,7	10,4	1,1	0,2	3003	1420

Bei den berechneten Bodenparametern und Individuendichten der oberen 5 cm (Tab. 3.2) zeigen sich vereinzelt Veränderungen auf den unterschiedlich alten Untersuchungsflächen. Die Individuendichten steigen mit dem Flächenalter signifikant, wobei an den bewachsenen Stellen etwa zwei- bis dreimal mehr Thekamöben gefunden wurden. Der Boden-pH und die amorphe Tiron-extrahierbare Silicium-Fraktion nehmen mit zunehmendem Flächenalter ab, während die Feinbodenmassen, die Gehalte organischen Kohlenstoffs und Gesamtstickstoffs, sowie die C/N-Gehalte keine statistisch signifikanten Unterschiede aufweisen. Tendenziell lassen sich an den bewachsenen Stellen höhere Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte feststellen. Die leicht-verfügbare Silicium-Fraktion zeigt signifikante Unterschiede zwischen den bewachsenen Stellen der drei- und fünfjährigen Fläche, alle weiteren Vergleiche sind statistisch unauffällig.

Neben den Silicium-Gehalten, nehmen auch die ermittelten Aluminium- und Eisen-Gehalte in den Tiron-Extrakten mit zunehmendem Flächenalter ab und liegen bei allen Untersuchungsflächen unterhalb der jeweiligen Silicium-Gehalte, wobei das Si/Al-Verhältnis bei allen Flächen annähernd gleich (1,6 bis 1,8) ist (Abb. 3.1). An den jüngsten Untersuchungsflächen (3 unc und 3 cov) ist der Gehalt an Eisen in den Extrakten geringer, als derjenige von Aluminium. Mit zunehmendem Flächenalter ändert sich dies dahingehend, dass hier (5 unc, 5 cov und 10 cov) jeweils die Aluminium-Gehalte niedriger, als die jeweiligen Eisen-Gehalte sind.

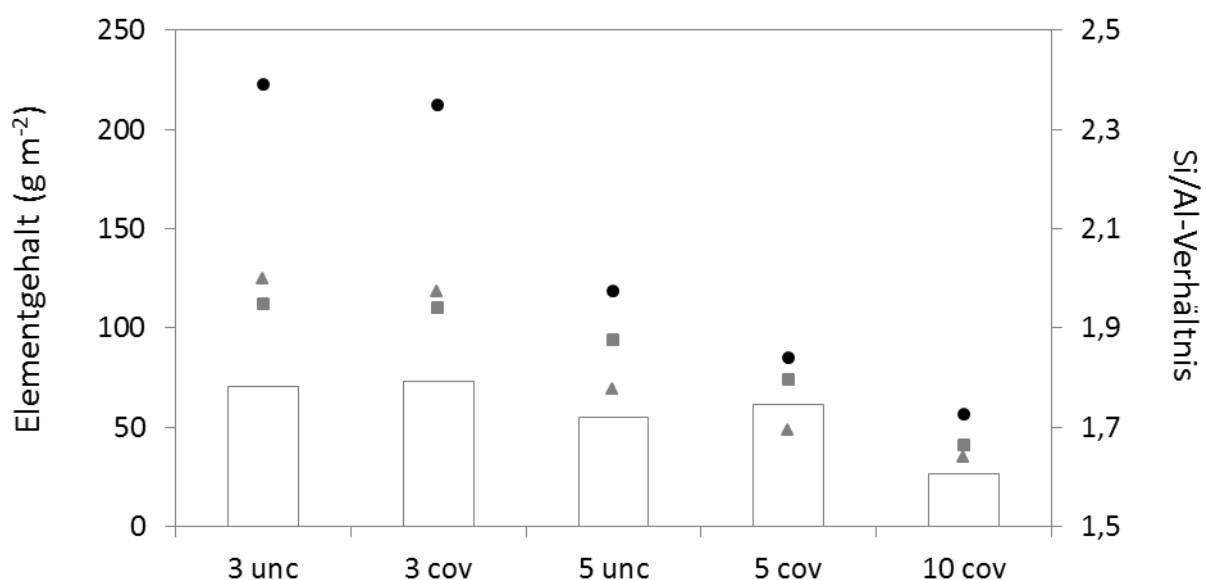


Abb. 3.1: Ermittelte Aluminium- (graue Dreiecke), Eisen- (graue Vierecke) und Silicium-Gehalte (schwarze Punkte) in den Tiron-Extrakten der beprobten Initialflächen. Das jeweilige Si/Al-Verhältnis (weiße Balken) der Untersuchungsflächen lässt sich an der rechten Ordinate ablesen.

Tab. 3.2: Berechnete physikalisch-chemische Bodenparameter und Thekamöben-Individuendichten in den oberen 5 cm der beprobten Initialflächen. Gegeben sind jeweils Mittelwerte (MW, n = 4) und dazugehörige Standardabweichungen (SD). Signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) zwischen den Flächen innerhalb einer Variablen werden durch verschiedene Buchstaben angezeigt.

Abkürzungen: FEM = Feinbodenmasse, SOC = organischer Kohlenstoff, N_t = Gesamtstickstoff, Si_{CaCl_2} = leicht verfügbare Silicium-Fraktion, Si_{Tiron} = amorphe Silicium-Fraktion, Ind. = Individuen (gesamte Thekamöben: Euglyphida + Arcellinida, leere + gefüllte Schalen).

Fläche	Alter (J.)	FEM		SOC		N_t		C/N		pH (CaCl ₂)		Si_{CaCl_2}		Si_{Tiron}		Thekamöben	
		kg m ⁻²	SD	g m ⁻²	SD	g m ⁻²	SD	MW	SD	MW	SD	g m ⁻²	SD	g m ⁻²	SD	Ind. x 10 ⁷ m ⁻²	SD
3 unc	3	47a	7,8	76,0a	12,9	8,5a	2,2	9a	2,2	7,5a	0,04	1,8ab	0,2	222a	27,7	1,5a	1,1
3 cov	3	56a	8,4	77,6a	20,0	9,8a	3,6	9a	3,3	7,3ab	0,2	2,3a	0,8	212a	28,4	4,2ab	2,0
5 unc	5	58a	4,7	59,3a	1,9	15,6a	4,3	4a	1,3	6,2ab	0,2	0,9ab	0,1	119ab	43,4	5,1ab	1,8
5 cov	5	55a	7,7	79,5a	12,5	16,9a	3,2	5a	0,8	6,1b	0,3	0,6b	0,1	84ab	13,4	9,0b	3,3
10 cov	10	54a	11,4	87,7a	31,4	13,2a	3,1	7a	2,4	6,1b	0,3	1,6ab	0,6	57b	16,5	19,6b	9,9

Das Ergebnis der Abschätzung des Anteils biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion in den oberen 5 cm Boden ist hier stellvertretend für die Untersuchungsfläche 3 cov dargestellt (Abb. 3.2). Dieser aus den Silicium- und Aluminium-Gehalten in den Tiron-Extrakten abgeleitete Wert liegt bei etwa 22 g m^{-2} . Die entsprechenden Diagramme der weiteren Initialflächen lassen sich im Anhang A3 (S. 111) finden.

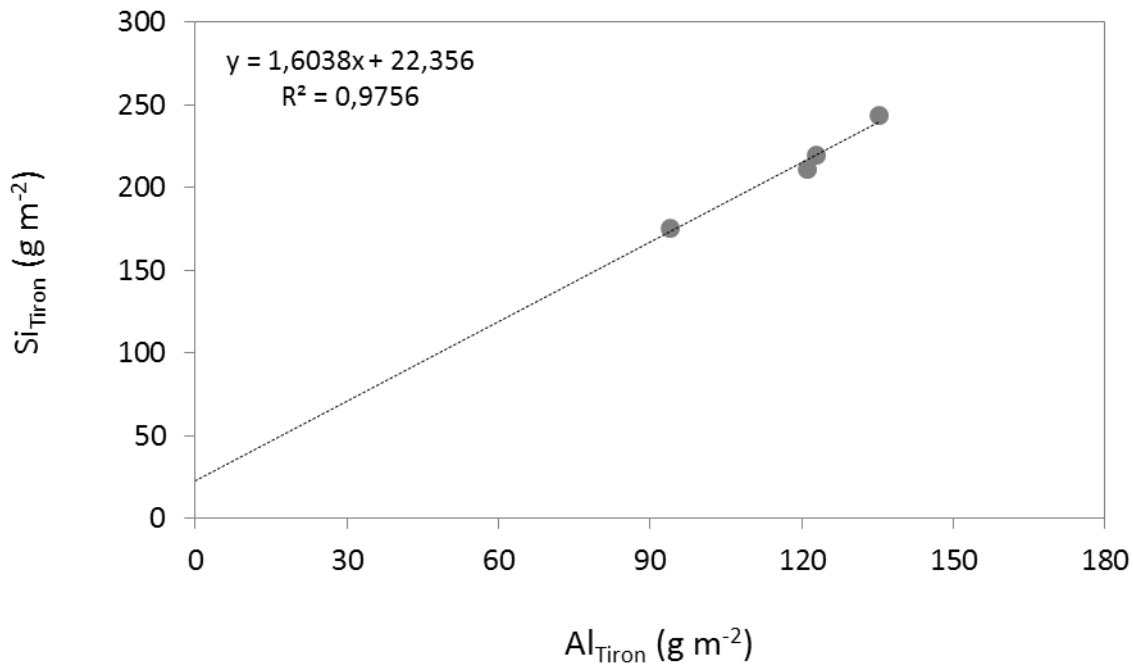


Abb. 3.2: Silicium-Gehalte (Si_{Tiron}) aufgetragen gegen Aluminium-Gehalte (Al_{Tiron}) in den oberen 5 cm des Bodens der dreijährigen, bewachsenen Initialfläche (3 cov). Gegeben sind die lineare Regressionsgerade und die entsprechende Gleichung. Am Ordinatenabschnitt lässt sich der jeweilige Anteil biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion ablesen.

Bei den beiden unbewachsenen Initialflächen ergeben sich für den Anteil biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion negative Werte (3 unc: -37 g m^{-2} ; 5 unc: $-1,2 \text{ g m}^{-2}$). Bei den bewachsenen Flächen betragen die Anteile biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion $22,4 \text{ g m}^{-2}$ (3 cov), $11,8 \text{ g m}^{-2}$ (5 cov) und $12,2 \text{ g m}^{-2}$ (10 cov). Der prozentuale Anteil biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion (siehe Tab. 3.2) nimmt dabei mit zunehmendem Flächenalter zu: er steigt von 10,6 % (3 cov) über 14 % (5 cov) auf 21,6 % (10 cov) (Abb. 3.3). Dementsprechend nimmt der pedogene Anteil an der amorphen Silicium-Fraktion mit zunehmendem Flächenalter ab: er sinkt von 89,4 % (3 cov) über 86 % (5 cov) auf 78,4 % (10 cov).

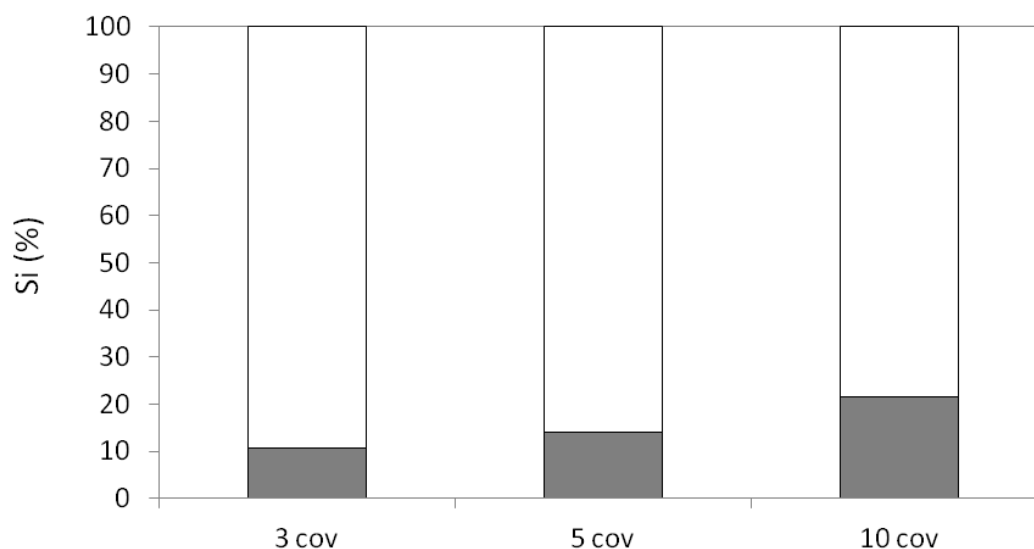


Abb. 3.3: Prozentuale Anteile biogenen (grau) und pedogenen (weiß) Siliciums an der Tiron-extrahierbaren amorphen Silicium-Fraktion in den oberen 5 cm des Bodens der bewachsenen Initialflächen.

Die ermittelten Thekamöben-Individuendichten lassen sich Abb. 3.4 entnehmen: Die Anzahl gefundener Individuen der Euglyphida steigt von etwa 80 (3 unc) bis auf knapp 12.000 (10 cov) pro Quadratzentimeter, die entsprechende Individuendichte der Arcellinida bewegt sich zwischen 1.400 und 8.000 Thekamöben pro Quadratzentimeter.

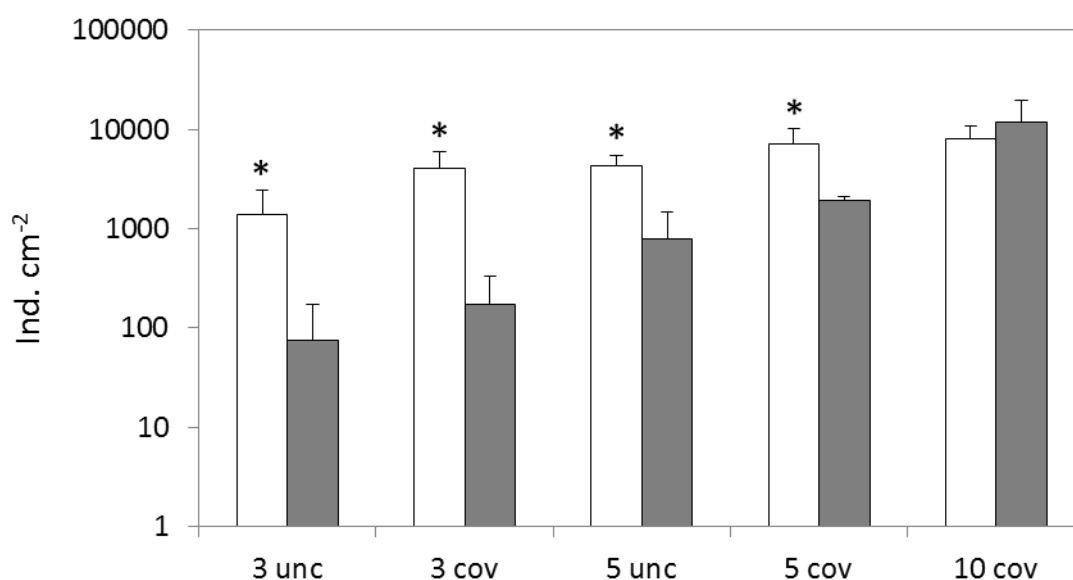


Abb. 3.4: Die Individuendichten (leere + gefüllte Schalen) der Thekamöben-Ordnungen Arcellinida (weiße Balken) und Euglyphida (graue Balken) an den initialen Flächen. Gegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen für die oberen 5 cm Boden. Signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) innerhalb eines Balkenpaares sind durch Sternchen gekennzeichnet.

Die Anzahl an Thekamöben ist jeweils an den bewachsenen Stellen höher und die Unterschiede zwischen den Individuendichten der beiden Ordnungen sind an allen Flächen des Hühnerwassers statistisch signifikant, wobei jeweils mehr Arcellinida gefunden wurden (Abb. 3.4). Am Neuen Lugteich ist ein umgekehrtes Verhältnis auszumachen, hier überwiegt – wenn auch nicht statistisch signifikant – die Anzahl der Euglyphida.

Eine Übersicht der gefundenen Thekamöben liefert Tab. 3.3, hier lassen sich die eben beschriebenen Beobachtungen nochmals detaillierter nachvollziehen. Mit zunehmendem Flächenalter steigt dabei nicht nur die jeweilige Individuendichte, sondern es lässt sich auch ein genereller Anstieg vorkommender Thekamöben-Taxa feststellen. Auch beim Vergleich bewachsener und unbewachsener Flächen lässt sich feststellen, dass an den bewachsenen Flächen generell mehr Individuen und mehr Taxa zu finden sind. Auf den jüngsten Flächen (3 unc und 3 cov) sind neben relativ wenigen Individuen der Gattungen *Trinema* und *Euglypha* etwa zwanzigmal so viele Arcellinida gefunden worden. Bei den fünfjährigen Flächen sinkt dieses Verhältnis, hier lassen sich etwa fünfmal so viele Arcellinida im Vergleich zu den Euglyphida finden. Die Euglyphida wiederum werden auch hier hauptsächlich durch Individuen der Gattungen *Trinema* und *Euglypha* vertreten, es lassen sich aber auch z.B. Schalen des Taxons *Assulina muscorum* auffinden (5 cov). Auf der ältesten Fläche dagegen sind etwa eineinhalbmals so viele Euglyphida im Vergleich zu den Arcellinida gefunden worden.

Einige REM-Aufnahmen ausgesuchter Thekamöben-Taxa finden sich in Abb. 3.5. Neben ubiquitären Idiosomen- und Xenosomenformen (Idiosomenformen: *Euglypha rotunda*-Typ und *Corythion dubium*; Xenosomenform: *Centropyxis sphagnicola*), ist dort auch eine Schale des Taxons *Puytoracia bonneti* (Idiosomenform) abgebildet, bislang der erste Nachweis dieser Thekamöbe für eine Untersuchungsfläche in Deutschland. Bei den Idiosomenformen lassen sich die charakteristischen Siliciumdioxid-Plättchen gut erkennen, die eines der Merkmale zur Bestimmung des jeweiligen Taxons darstellen (vgl. Tab. 2.2, S. 17). Während die Schalen des Taxons *Euglypha rotunda* aus sich an den Rändern überlappenden, regelmäßig angeordneten, elliptischen Idiosomen aufgebaut sind, die durch ihre Anordnung sechseckig erscheinen, sind die Plättchen von *Corythion dubium* länglich oval und erscheinen unregelmäßig angeordnet. Die Schalen von *Puytoracia bonneti* sind im Vergleich zu den Schalen von *Trinema complanatum* (runde Idiosomen, vgl. Abb. 3.16a, S. 48) u.a. durch länglich ovale Idiosomen gekennzeichnet. Dieser Unterschied ist unter dem Lichtmikroskop nicht eindeutig erkennbar, Schalen von *Puytoracia bonneti* sind deshalb als Individuen des Taxons *Trinema complanatum* erfasst und in den Pool-Berechnungen berücksichtigt worden.

Tab. 3.3: Individuendichten gefundener Thekamöben (leere plus gefüllte Schalen; Ind. cm⁻²) in den Bodenproben (obere 5 cm) der Initialflächen. Gegeben sind Mittelwerte (MW) und Standardabweichungen (SD).

Thekamöben	3 unc		3 cov		5 unc		5 cov		10 cov	
	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD
<i>Assulina muscorum</i>	0	0	0	0	0	0	102	203	800	559
<i>Corythion dubium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	749	592
<i>Euglypha spec.</i>	0	0	89	135	231	109	552	273	1342	1795
<i>Euglypha rotunda</i> -Typ	0	0	84	167	0	0	226	261	2002	1276
<i>Euglypha strigosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	28	56
<i>Tracheleuglypha dentata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	295	590
<i>Trinema complanatum</i>	0	0	0	0	30	60	296	204	1070	956
<i>Trinema enchelys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	904	897
<i>Trinema lineare</i>	76	95	0	0	424	572	667	532	1810	1719
Idiosomenformen	0	0	0	0	108	148	102	203	2674	1465
Arcellinida	1396	1051	4048	1985	4315	1152	7053	3201	7928	2915

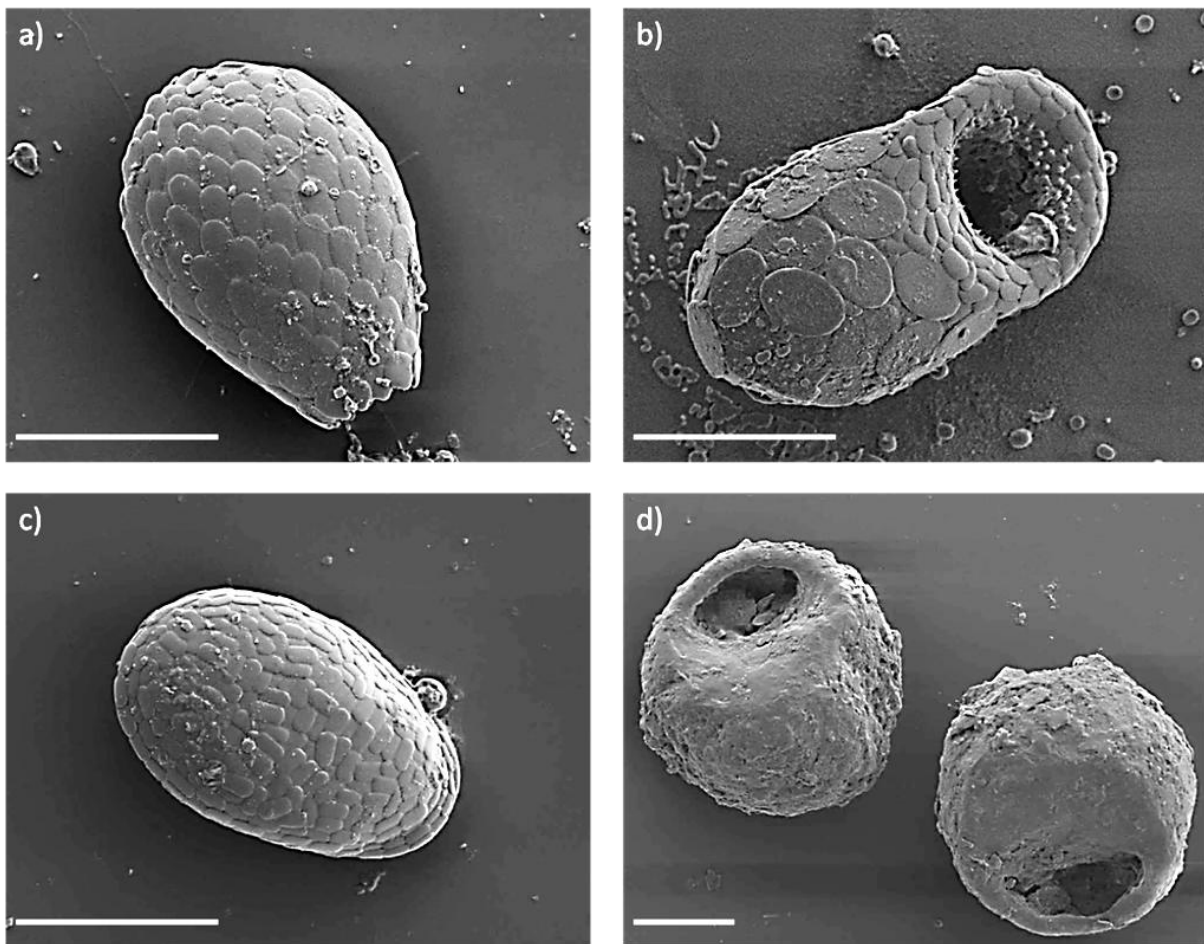


Abb. 3.5: REM-Aufnahmen verschiedener Thekamöbenschalen. Gezeigt sind ausgesuchte, an den initialen Flächen vorkommende Taxa: a) *Euglypha rotunda*-Typ, b) *Puytoracia bonneti* (Erstnachweis für Deutschland), c) *Corythion dubium* und d) zwei Individuen des Taxons *Centropyxis sphagnicola*. Bei den Idiosomenformen (a, b und c) sind die einzelnen Plättchen aus Siliciumdioxid gut zu erkennen, die bei den Xenosomenformen (d) nicht vorhanden sind. Die Maßstabsbalken haben jeweils eine Länge von 20 μm . Aufnahmen: W. Wiehe.

Die in Tab. 3.3 gegebenen Thekamöben-Daten wurden weiter für die multivariate Auswertung herangezogen (CCA, siehe Abb. 3.6). Die Auftrennung der Thekamöben-Daten ist dabei recht deutlich: Die erklärte Varianz der Thekamöben-Daten beträgt 77,5 % (kumulativ über beide kanonische Achsen). Die erste Achse steht in sehr enger Beziehung zur amorphen Silicium-Fraktion, die zweite Achse steht in enger Beziehung zu der leichtverfügbaren Silicium-Fraktion, sowie zu den C/N-Gehalten. Die Anordnung der Untersuchungsflächen ist bezogen auf das Flächenalter recht eindeutig, und auch die Trennung zwischen bewachsenen und unbewachsenen Stellen ist deutlich. Außerdem ist das im Vergleich zu Individuen der Euglyphida häufigere Auftreten von Individuen der Arcellinida insbesondere auf den drei- und fünfjährigen Flächen ersichtlich.

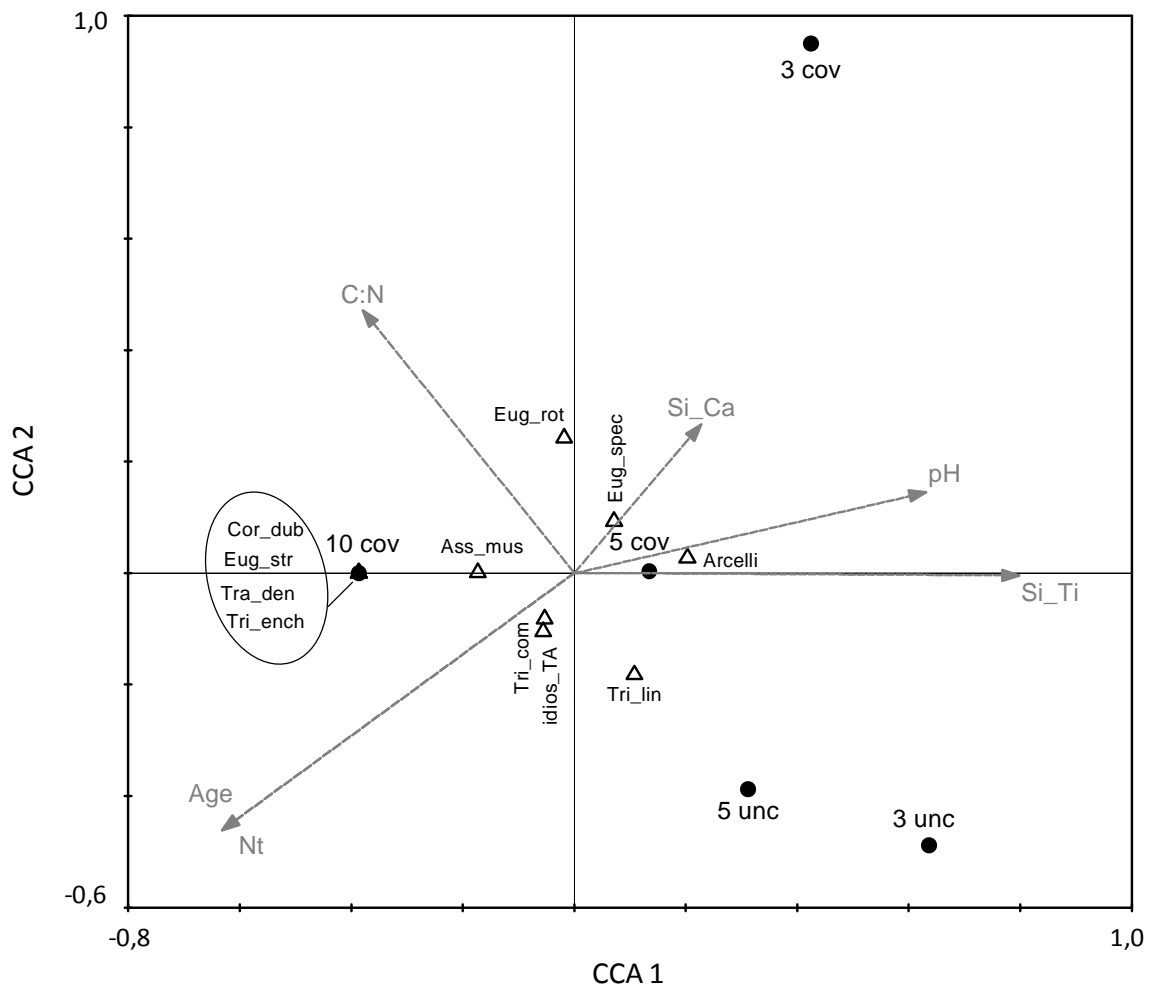


Abb. 3.6: CCA-Tri-Plot von Thekamöben-Daten (leere plus gefüllte Schalen, Ind. cm⁻²; Dreiecke), Umweltvariablen (physikalisch-chemische Bodenparameter und Flächenalter; Pfeile) und Untersuchungsflächen (Initialflächen; Kreise). Verwendete Abkürzungen für Umweltvariablen und Thekamöben: Si_Ti = Tiron-extrahierbares Si, Age = Alter der Untersuchungsfläche, Nt = Gesamtstickstoffgehalt, pH = Boden-pH (CaCl₂), C:N = C/N-Gehalt, Si_Ca = Calciumchlorid-extrahierbares Si, Ass_mus = *Assulina muscorum*, Cor_dub = *Corythion dubium*, Eug_spec = *Euglypha spec.*, Eug_rot = *Euglypha rotunda*, Eug_str = *Euglypha strigosa*, Tra_den = *Tracheleuglypha dentata*, Tri_com = *Trinema complanatum*, Tri_ench = *Trinema enchelys*, Tri_lin = *Trinema lineare*, idios_TA = Idiosomenformen und Arcelli = Arcellinida.

Die größten marginalen Effekte ($\lambda_1 > 0,1$) auf die Ordination der Thekamöben-Daten weisen die amorphe Silicium-Fraktion, das Flächenalter, der Gesamtstickstoffgehalt und der Boden-pH auf (Tab. 3.4). Die C:N-Gehalte und die leicht verfügbare, Calciumchlorid-extrahierbare Silicium-Fraktion dagegen weisen geringere ($\lambda_1 < 0,1$) marginale Effekte auf. Als statistisch signifikanter ($p < 0,05$) konditionaler Effekt ist die amorphe, Tiron-extrahierbare Silicium-Fraktion zu nennen.

Tab. 3.4: Marginale (Eigenwert λ_1) und konditionale Effekte (Eigenwert λ_a) der Umweltvariablen auf die Ordination der Thekamöben-Daten im CCA-Tri-Plot (Abb. 3.6; Abkürzungen ebenfalls dort). P zeigt die Überschreitungswahrscheinlichkeit der konditionalen Effekte.

Marginale Effekte		Konditionale Effekte		
Variable	λ_1	Variable	λ_a	P
Si_Ti	0,18	Si_Ti	0,18	0,002
Age	0,16	Si_Ca	0,11	0,448
N_t	0,16	Age	0,09	0,424
pH	0,15	pH	0,09	1,000
C:N	0,08			
Si_Ca	0,08			

3.1.2 Silicium-Pools und jährliche Biosilifikation

Die von Thekamöben gebildeten Silicium-Pools schwanken zwischen knapp drei Gramm (3 unc) und 680 Gramm pro Hektar (10 cov) (Abb. 3.7), wobei der Anteil der von lebenden Thekamöben gebildeten Silicium-Pools 74 % (3 cov) bis 26 % (10 cov) ausmacht. Dieser Anteil ist jeweils an den bewachsenen Stellen höher als an den unbewachsenen. Während die Differenzen zwischen bewachsenen und unbewachsenen Flächen jedoch statistisch nicht als signifikant ausgemacht werden können, ist der Unterschied zwischen den Silicium-Pools in Bezug auf das Flächenalter deutlicher. Sowohl die Gesamt-Pools, als auch die lediglich von lebenden Amöben gebildeten Silicium-Pools erhöhen sich signifikant mit zunehmendem Alter. Die Gesamt-Pools sind dabei an den bewachsenen Stellen drei- bis viermal größer als an den unbewachsenen. Der Anteil des Gesamt-Pools an der amorphen Silicium-Fraktion (vgl. Tab. 3.2, S. 25) ist relativ gering: Er bewegt sich im Bereich zwischen lediglich 0,001 ‰ (3 unc) und 1,2 ‰ (10 cov). Der Anteil des durch Thekamöben gebildeten protozoischen Silicium-Pools am ermittelten biogenen Silicium-Pool (vgl. Abb. 3.2, S. 26 und Anhang A3, S. 111) lässt sich auf 0,04 ‰ (3 cov), 1 ‰ (5 cov) und 6 ‰ (10 cov) beziffern.

Der Vergleich der protozoischen Gesamt-Pools in den übereinanderliegenden Bodenkompartmenten zeigt keine statistisch signifikanten Unterschiede (Abb. 3.8). Auffällig ist hier jedoch, dass auf den jüngsten Flächen (3 unc und 3 cov) die Silicium-Pools in den oberen Kompartimenten jeweils kleiner sind, als in den darunterliegenden. Dies kehrt sich mit zunehmendem Flächenalter um: Die älteren Flächen zeichnen sich durch jeweils größere protozoische Silicium-Pools in den oberen Bodenkompartmenten aus.

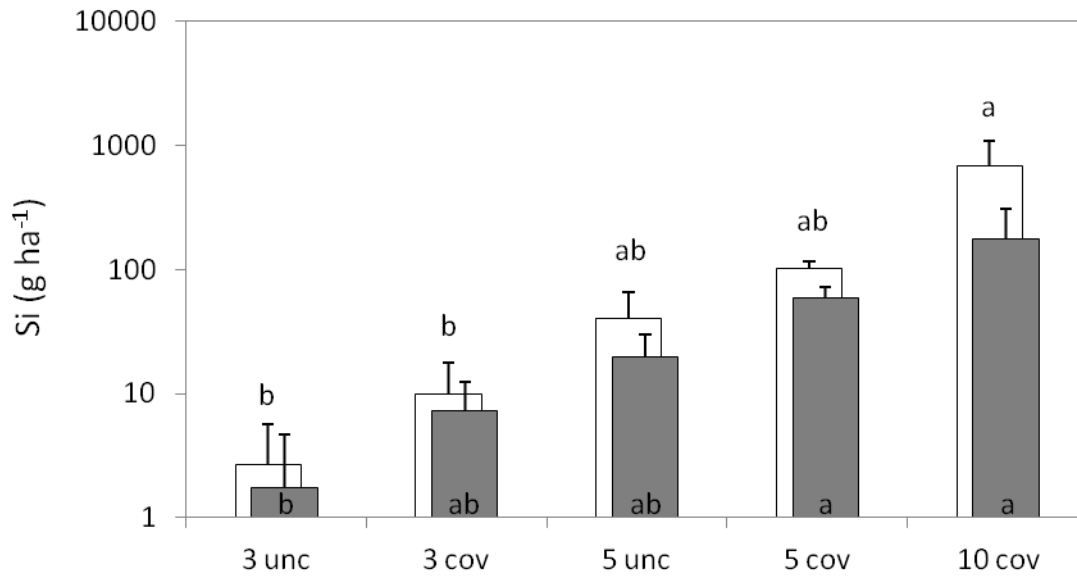


Abb. 3.7: Biogene, von Thekamöben gebildete Silicium-Pools (g ha^{-1}) in den oberen 5 cm Boden an den untersuchten Initialflächen. Dargestellt sind je Fläche die Gesamt-Pools (gefüllte plus leere Schalen; weiße Balken) und die nur von gefüllten Schalen gebildeten Silicium-Pools (graue Balken). Gegeben sind Mittelwerte plus Standardabweichungen. Signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) innerhalb der weißen bzw. grauen Balken sind durch verschiedene Buchstaben gekennzeichnet.

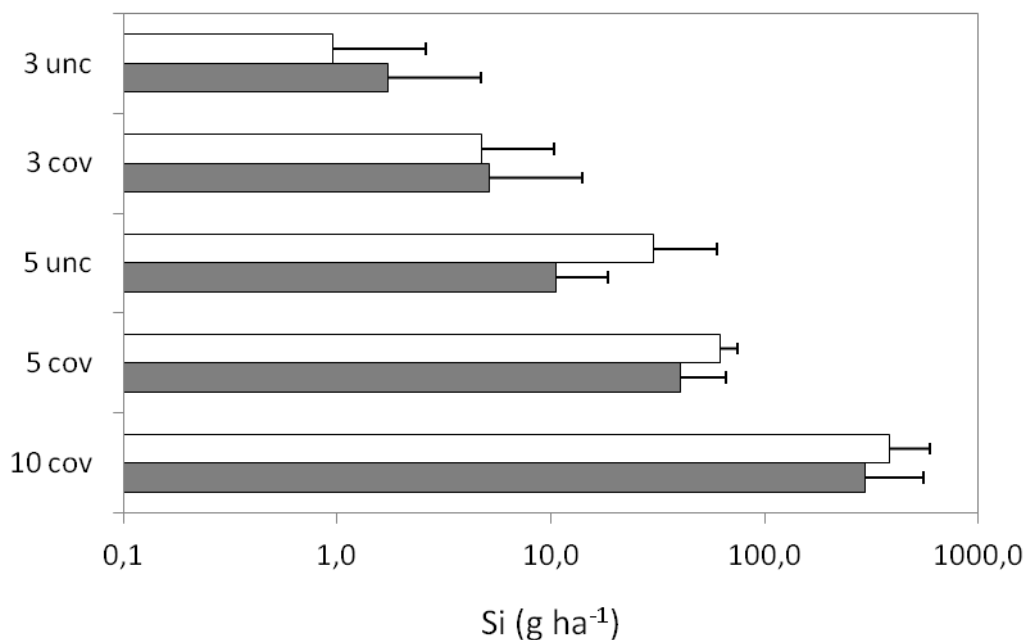


Abb. 3.8: Von Thekamöben (leere plus gefüllte Schalen) gebildete Silicium-Pools (g ha^{-1}) in den oberen (weiße Balken) und unteren Bodenkompartimenten (graue Balken). Gegeben sind Mittelwerte plus Standardabweichungen. Die Unterschiede zwischen den übereinanderliegenden Kompartimenten sind auf keiner Fläche signifikant ($p > 0,1$).

Die jährliche minimale bzw. maximale Biosilifikationsleistung lebender Thekamöben bewegt sich zwischen 23 g (3 unc) und 2.300 g pro Hektar (10 cov) bzw. 160 g (3 unc) und 16.000 g pro Hektar (10 cov) (Abb. 3.9). Das F/P-Verhältnis nimmt dabei mit zunehmendem Flächenalter ab, wobei das Verhältnis an den bewachsenen Stellen jeweils etwas höher ist, als an den unbewachsenen Beprobungspunkten der gleichaltrigen Flächen.

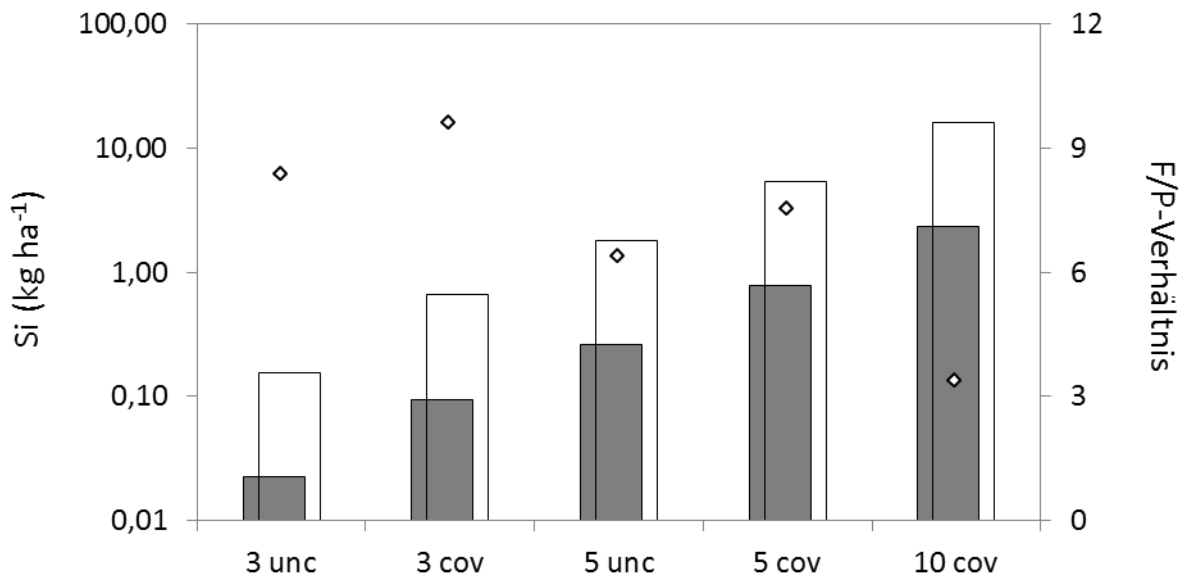


Abb. 3.9: Berechnete minimale (graue Balken) und maximale (weiße Balken) jährliche Biosilifikationsraten lebender Thekamöben in den oberen 5 cm Boden. Das F/P-Verhältnis (weiße Rauten) lässt sich an der rechten Ordinate ablesen.

3.1.3 Rangkorrelationen

Die erhobenen physikalisch-chemischen Bodenparameter, das Flächenalter und die von Thekamöben gebildeten Silicium-Pools zeigen zahlreiche statistisch signifikante Beziehungen untereinander (Tab. 3.5). Die Silicium-Pools stehen dabei sehr stark mit dem Flächenalter (positive Korrelation), dem Boden-pH und der amorphen Silicium-Fraktion (jeweils negative Korrelationen) in Verbindung. Der Boden-pH und die amorphe Silicium-Fraktion nehmen mit zunehmendem Flächenalter ab, wobei pH und Si_{Tiron} sehr stark miteinander korrelieren. Weiter ist der Gesamtstickstoffgehalt stark negativ mit der leicht verfügbaren Silicium-Fraktion, sowie dem C/N-Gehalt korreliert. Eine statistisch signifikante Beziehung zwischen Si_{CaCl_2} und dem Silicium-Pool ist an den Initialflächen nicht auszumachen. Eine ausführlichere Korrelationsmatrix ist im Anhang A4 (S. 112) zu finden.

Tab. 3.5: Korrelationen zwischen physikalisch-chemischen Bodenparametern (obere 5 cm), Flächenalter und dem durch Thekamöben (TA) gebildeten Silicium-Pool (leere plus gefüllte Schalen, obere 5 cm). Gegeben sind Spearmans Rangkorrelationskoeffizienten, signifikante Beziehungen ($p < 0,05$; $N = 5$) sind fett hervorgehoben.

	pH (CaCl ₂)	Alter	FEM	Si _{CaCl2}	Si _{Tiron}	N _t	SOC	C/N
Alter	-0,949	-	-	-	-	-	-	-
FEM	-0,100	0,053	-	-	-	-	-	-
Si _{CaCl2}	0,600	-0,632	-0,200	-	-	-	-	-
Si _{Tiron}	1,000	-0,949	-0,100	0,600	-	-	-	-
N _t	-0,700	0,632	0,500	-0,900	-0,700	-	-	-
SOC	-0,700	0,527	-0,400	-0,100	-0,700	0,200	-	-
C/N	0,600	-0,632	-0,700	0,800	0,600	-0,900	0,100	-
Si-Pool (TA)	-1,000	0,949	0,100	-0,600	-1,000	0,700	0,700	-0,600

3.2 Waldstandorte

3.2.1 Bodenparameter, Thekamöben-Individuendichten und Regenwurmbiomassen

Die statistisch überprüften Unterschiede der physikalisch-chemischen Bodenparameter und der Thekamöben-Individuendichten in den übereinanderliegenden Bodenkompartmenten der bewaldeten Untersuchungsflächen können Tab. 3.6 entnommen werden. Die Kompartimente der beiden Nadelwälder (HS und HK) sind dabei recht homogen und weisen lediglich beim pH Unterschiede auf. Die Werte des Boden-pHs sind hier jeweils im unteren Kompartiment signifikant kleiner. Misch- und Laubwald-Standorte zeigen ein heterogeneres Bild, hier sind insgesamt mehr Unterschiede zwischen den Kompartimenten auszumachen.

Tendenziell nehmen an allen Waldstandorten die Werte der physikalischen Bodenparameter (Lagerungsdichte und Skelettgehalt) in den unteren Kompartimenten zu, während die Werte der chemischen Parameter abnehmen. Hier sind insbesondere der Gehalt an organischem Kohlenstoff und der pH als Parameter zu nennen, die an 80 % der Standorte signifikante Unterschiede zwischen den Kompartimenten aufweisen. Beim Gesamtstickstoffgehalt trifft dies auf 70 % der Standorte zu, bei den beiden Silicium-Fractionen sind bei 40 % (Si_{Tiron}) bis 50 % (Si_{CaCl2}) der Standorte Unterschiede auszumachen.

Die Individuendichten der Thekamöben sind in den tieferliegenden Kompartimenten geringer als in den darüberliegenden. Als Ausnahme ist hier der Standort HS zu nennen, wobei der Unterschied der in den Kompartimenten gefundenen Thekamöben nicht statistisch signifikant ist.

Die berechneten physikalisch-chemischen Bodenparameter in den oberen 5 cm Boden zeigen deutliche Unterschiede beim Vergleich von Mull- mit Nicht-Mull-Standorten (Tab. 3.7).

Tab. 3.6: Physikalisch-chemische Bodenparameter und Thekamöben-Individuendichten in den übereinanderliegenden Bodenkompartimenten der beprobten Waldstandorte. Gegeben sind jeweils Mittelwerte (MW, n = 4) und dazugehörige Standardabweichungen (SD). Signifikante Unterschiede zwischen zwei übereinanderliegenden Kompartimenten sind durch Sternchen gekennzeichnet (* = p < 0,05; **) = p < 0,1). Abkürzungen: LD = Lagerungsdichte, SC = Skeletthalt, SOC = organischer Kohlenstoff, N_t = Gesamtstickstoff, Si_{CaCl2} = leicht verfügbare Silicium-Fraktion, Si_{Tiron} = amorphe Silicium-Fraktion, Ind. = Individuen (gesamte Thekamöben: Euglyphida + Arcellinida, leere + gefüllte Schalen), TM = Trockenmasse.

Standort	LD		SC		SOC		N _t		pH (CaCl ₂)		Si _{CaCl2}		Si _{Tiron}		Thekamöben	
	in cm	Mg m ⁻³	Gew.-%	SD	g kg ⁻¹	SD	g kg ⁻¹	SD	MW	SD	mg kg ⁻¹	SD	g kg ⁻¹	SD	Ind. g ⁻¹ TM	SD
AB	0 - 2,5	0,33*	0,3*	0,7	75(*)	44	3,2(*)	1,2	4,1*	0,2	9,4	2,5	2,9*	0,3	7285	1000
	2,5 - 5	0,66	5,6	2,1	36	12	2,1	0,5	3,9	0,1	8,2	0,8	2,2	0,1	5365	2065
EG	0 - 2,6	0,19*	0*	0	217*	40	7,6*	1,2	5,2*	0,2	31,6*	4,3	3,8	1,0	9729*	3226
	2,6 - 5	0,28	35,3	20,6	108	22	5,0	0,7	4,6	0,2	27,1	2,3	3,3	0,5	4311	1239
HE	0 - 2,6	0,50*	13,5	6,2	59*	6	3,2*	0,3	5,2	0,2	40,2(*)	4,4	6,0	1,4	7271(*)	2654
	2,6 - 5	0,65	8,6	6,0	41	6	2,5	0,3	5,0	0,3	34,4	2,8	6,6	2,1	4033	2302
MR	0 - 2,5	0,50	0,4	0,5	53(*)	13	2,7(*)	0,5	4,3	0,2	16,1*	2,0	5,9	0,3	13673*	6605
	2,5 - 5	0,64	0,5	0,5	34	15	1,8	0,7	4,1	0,3	11,1	2,8	5,3	1,1	2459	758
PP	0 - 2,1	0,30*	0*	0	170*	40	5,4*	1,1	4,3*	0,2	18,0*	7,2	6,6*	1,0	21134(*)	13142
	2,1 - 5	0,73	3,2	1,0	35	3	1,9	0,2	3,8	0,1	8,5	1,2	4,3	0,4	9172	4653
ZE	0 - 2,6	0,60(*)	7,1	8,2	86*	30	4,3	0,8	4,6*	0,1	15,5	3,7	4,0*	0,8	5056(*)	1174
	2,6 - 5	0,76	20,5	20,9	52	13	3,3	0,3	4,2	0,1	15,4	4,4	5,5	0,7	3289	1301
HS	0 - 3,3	0,05	0	0	507	51	12,3	1,7	3,0*	0,1	11,1	1,1	7,7	2,7	197482	76632
	3,3 - 5	0,06	0	0	492	76	13,0	1,9	2,7	0,1	14,0	13,2	7,7	2,2	253895	52706
RO	0 - 3	0,15	0	0	453(*)	42	15,8*	1,1	3,3*	0,1	10,6	1,9	10,5	4,9	200422(*)	38444
	3 - 5	0,22	1,5	1,8	328	121	11,3	2,8	2,9	0,1	8,9	2,7	7,2	2,1	116952	68380
SL	0 - 2,5	0,25*	0*	0	315*	92	10,7*	2,6	3,9*	0,3	13,7*	7,0	10,4*	3,8	51297	14663
	2,5 - 5	0,60	0,6	0,3	55	18	2,7	0,9	3,5	0,1	6,6	1,3	5,4	1,1	34090	11114
HK	0 - 2,5	0,09	0	0	402	161	11,6	5,8	3,5*	0,1	8,3	1,4	3,0	2,7	365820	56022
	2,5 - 5	0,10	0	0	466	78	13,8	4,2	3,0	0,1	9,8	3,0	2,5	1,5	289825	73246

Tab. 3.7: Physikalisch-chemische Bodenparameter in den Bodenproben (obere 5 cm) der bewaldeten Untersuchungsflächen. Gegeben sind je Standort Mittelwerte (MW, n = 4) und dazugehörige Standardabweichungen (SD). Die jeweils für Mull- (n = 6) und Nicht-Mull-Standorte (n = 4) berechneten MW und SD sind grau unterlegt, signifikante Unterschiede zwischen Mull- und Nicht-Mull-Standorten sind durch Sternchen gekennzeichnet (* = p < 0,05; **) = p < 0,1). Abkürzungen: FEM = Feinbodenmasse, SOC = organischer Kohlenstoff, N_t = Gesamtstickstoff.

Standort	FEM		SOC		N _t		C/N		pH (CaCl ₂)		CaCl ₂ extraction		Tiron extraction	
	kg m ⁻²	SD	kg m ⁻²	SD	g m ⁻²	SD	MW	SD	MW	SD	Si (mg m ⁻²)	SD	Si (g m ⁻²)	SD
AB	23,9	5,8	1,1	0,11	56	3	19	3	3,9	0,1	209	43	58	13
EG	9,4	1,5	1,6	0,30	61	9	26	1	4,9	0,2	275	14	34	4
HE	25,5	3,2	1,2	0,20	71	13	17	1	5,1	0,2	938	64	161	37
MR	28,0	9,2	1,1	0,04	58	4	19	2	4,2	0,2	360	76	153	36
PP	26,5	6,7	1,7	0,42	71	17	24	2	3,9	0,1	275	72	126	22
ZE	28,9	5,0	1,9	0,33	107	19	18	3	4,4	0,1	429	49	139	33
MW Mull-Standorte	23,7*	7,2	1,4(*)	0,35	71	19	21*	4	4,4*	0,5	414*	268	112	53
MW Nicht-Mull-Standorte	9,0	7,8	2,3	0,84	76	37	32	6	3,2	0,3	81	57	60	55
HS	2,6	1,2	1,3	0,65	33	18	40	2	2,9	0,1	37	34	19	12
RO	8,9	2,5	3,3	0,42	116	19	29	2	3,1	0,1	82	4	76	16
SL	20,1	3,9	2,5	0,46	97	15	26	1	3,6	0,1	160	21	131	21
HK	4,7	1,0	2,1	0,20	59	5	35	6	3,2	0,1	44	11	13	6

Während die Werte für die Feinbodenmasse, den Boden-pH und die leicht verfügbare Silicium-Fraktion an den Mull-Standorten deutlich über den entsprechenden Werten der Nicht-Mull-Standorte liegen, sind die organischen Kohlenstoffgehalte und die C/N-Gehalte an den Mull-Standorten signifikant niedriger. Ebenfalls geringer, wenn auch nicht signifikant, sind die Gesamtstickstoffgehalte der Mull-Standorte. Die amorphe Silicium-Fraktion zeigt keine statistisch signifikanten Unterschiede, ist aber an den Mull Standorten im Mittel etwa zweimal größer als an den Nicht-Mull-Standorten.

Bei der Betrachtung der Tiron-extrahierbaren Aluminium-, Eisen- und Silicium-Gehalte in den oberen 5 cm des Bodens fällt auf, dass an den Mull-Standorten die Silicium-Gehalte meist unterhalb der Eisen-Gehalte liegen, während die Aluminium-Gehalte an fünf von sechs Standorten am geringsten sind (Abb. 3.10). Das Si/Al-Verhältnis schwankt hier zwischen 0,7 (EG) und 2,2 (MR und PP). An den Nicht-Mull-Standorten dagegen sind jeweils die Silicium-Gehalte am höchsten, das Si/Al-Verhältnis steigt hier auf Werte zwischen 2,6 (SL) und 12,5 (HS). Die Elementgehalte in den Extrakten aller Standorte (N = 10) sind jeweils miteinander stark korreliert (siehe Anhang A5, S. 113 f.).

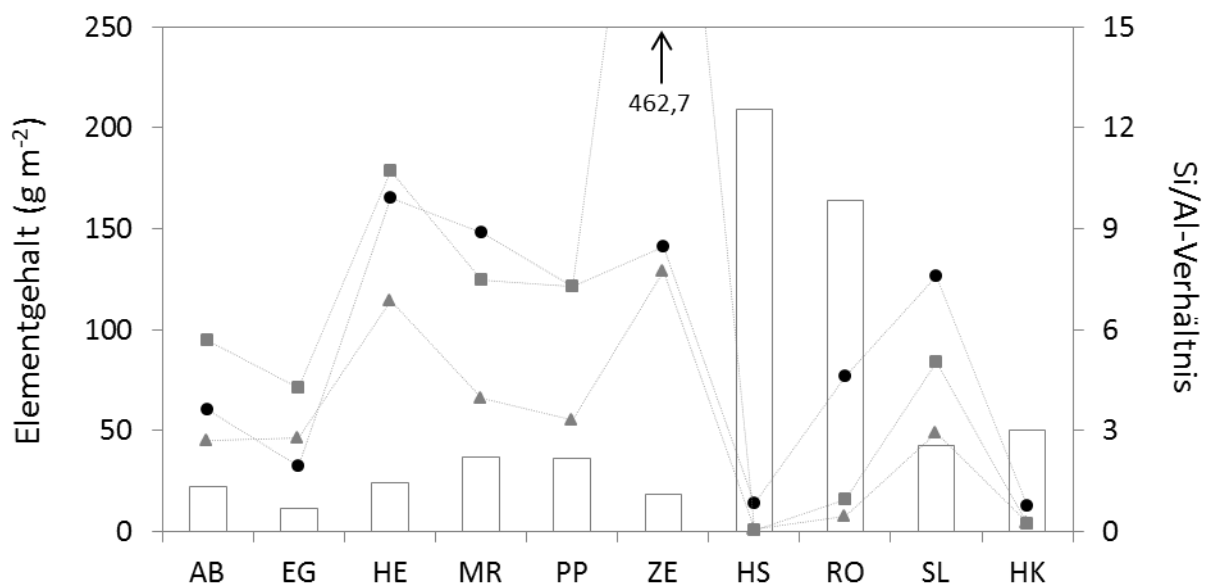


Abb. 3.10: Ermittelte Aluminium- (graue Dreiecke), Eisen- (graue Vierecke) und Silicium-Gehalte (schwarze Punkte) in den Tiron-Extrakten der beprobten Waldstandorte. Zur besseren Ablesbarkeit der jeweiligen Elementgehalte sind zusätzliche Verbindungslinien dargestellt. Das Si/Al-Verhältnis (weiße Balken) lässt sich an der rechten Ordinate ablesen.

Der Anteil biogenen Siliciums an der amorphen Tiron-extrahierbaren Silicium-Fraktion ist hier für den Standort AB gegeben (etwa $21,9 \text{ g m}^{-2}$, Abb. 3.11). Die entsprechenden Diagramme für die weiteren Waldstandorte lassen sich im Anhang A6 (S. 115) finden. Die

Anteile biogenen Siliciums schwanken dabei in den oberen 5 cm des Bodens zwischen $17,1 \text{ g m}^{-2}$ und $61,6 \text{ g m}^{-2}$ (Mull-Standorte) bzw. zwischen $12,8 \text{ g m}^{-2}$ und $106,2 \text{ g m}^{-2}$ (Nicht-Mull-Standorte). Für den Standort HS hat sich ein negativer Ordinatenabschnitt (-0,9) ergeben, für den Standort RO ist eine negative Steigung ermittelt worden, wodurch der Anteil biogenen Siliciums die Menge extrahierten amorphen Siliciums übersteigt (siehe Anhang A6, S. 115).

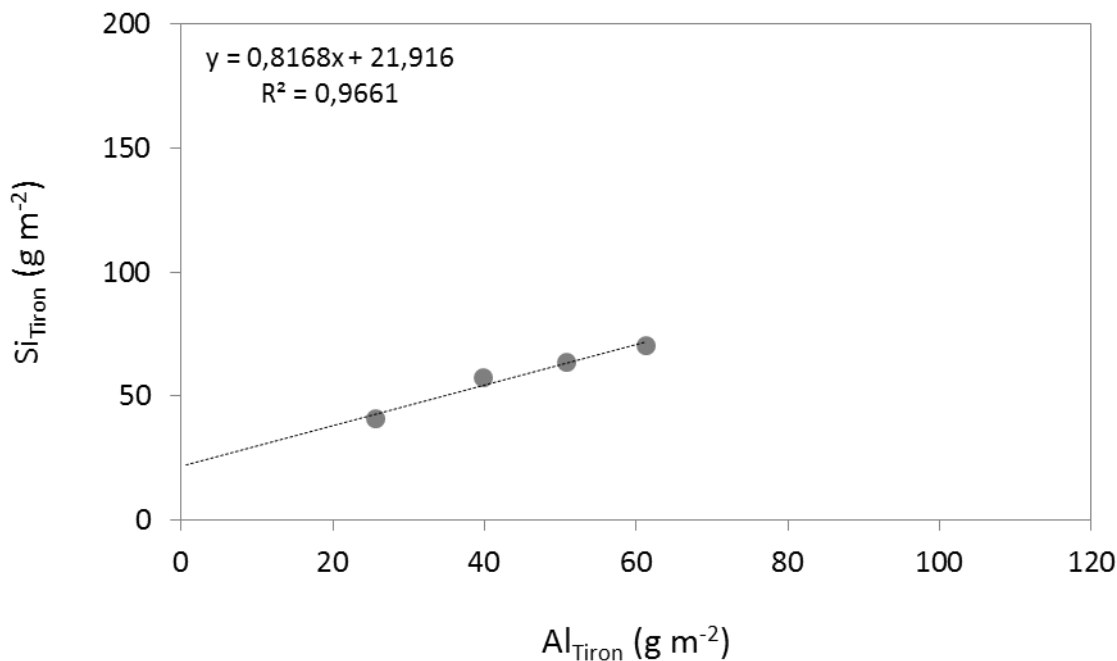


Abb. 3.11: Silicium-Gehalte (Si_{Tiron}) aufgetragen gegen Aluminium-Gehalte (Al_{Tiron}) in den oberen 5 cm des Bodens der bewaldeten Untersuchungsflächen AB (Mull-Standort). Gegeben sind die lineare Regressionsgerade und die entsprechende Gleichung. Am Ordinatenabschnitt lässt sich der jeweilige Anteil biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion ablesen.

In Bezug auf die amorphe Silicium-Fraktion (siehe Tab. 3.7) lässt sich feststellen, dass an den Mull-Standorten etwa 15 % bis 50 % des mit Tiron extrahierten amorphen Siliciums biogenen Ursprungs sind (Abb. 3.12). Dementsprechend ist der Anteil amorphen Siliciums pedogenen Ursprungs mit 50 % bis 85 % zu beziffern. An den Nicht-Mull-Standorten lässt sich das mit Tiron extrahierte Silicium fast vollständig auf einen biogenen Ursprung zurückführen. Für den Standort HS lässt sich aufgrund des negativen Ordinatenabschnitts (Anhang A6, S. 115) kein prozentuales Verhältnis angeben. Beim Standort RO wird von einem vollständig biogenen Ursprung (100 %) des extrahierten amorphen Siliciums ausgegangen. Bei den Standorten SL und HK lassen sich die Anteile des extrahierten Siliciums zu 81 % bzw. 99,8 % auf einen biogenen Ursprung zurückführen (Abb. 3.12).

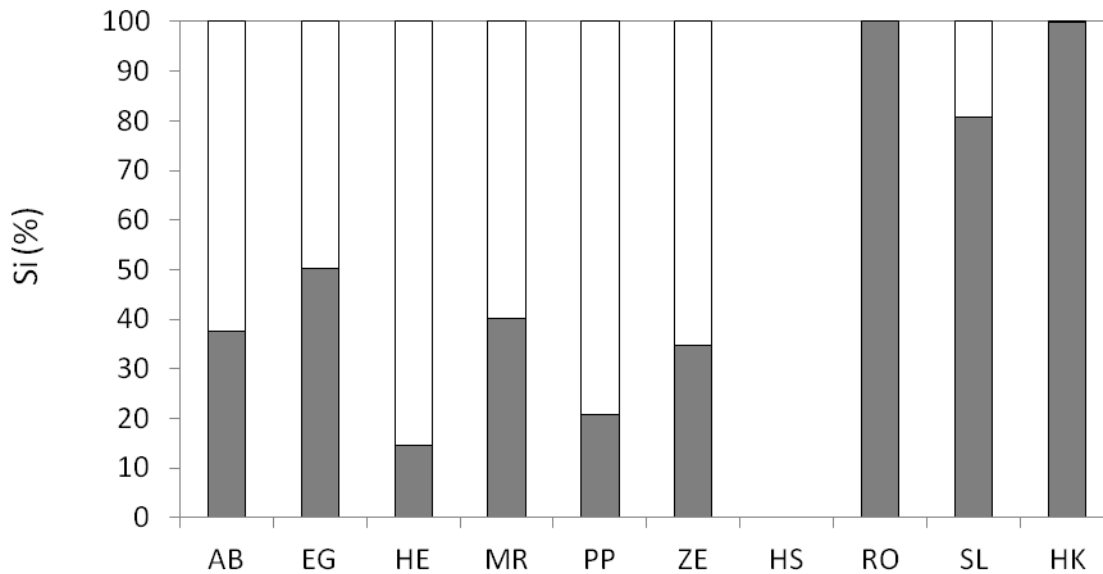


Abb. 3.12: Prozentuale Anteile biogenen (grau) und pedogenen (weiß) Siliciums an der Tiron-extrahierbaren amorphen Silicium-Fraktion in den oberen 5 cm des Bodens der Waldstandorte.

Die mittleren Individuendichten der ausgezählten Euglyphida, Arcellinida und gesamten Thekamöben, sowie die Biomassen anezischer, endo- und epigäischer Regenwürmer und die errechneten Porenvolumina sind in Tab. 3.8 angeführt. Die jeweiligen Thekamöben-Individuendichten sind dabei an den Mull-Standorten etwa sechsmal kleiner als an den Nicht-Mull-Standorten. Auch der berechnete prozentuale Anteil an Poren (73 % bis 96,6 %) ist im Mittel an den Mull-Standorten deutlich geringer als an den Nicht-Mull-Standorten.

Bei den Regenwürmern bietet sich ein gegenteiliges Bild: Die Biomassen anezischer, endo- und epigäischer Arten sind im Mittel an den Mull-Standorten deutlich höher. Speziell an den Nicht-Mull-Standorten wurden dabei weder anezische, noch endogäische Regenwürmer gefunden.

Ein detaillierter Überblick der Individuendichten aller Thekamöben findet sich in Tab. 3.9. Die in Tab. 3.9 präsentierten Daten wurden als Grundlage für strukturentdeckende Statistikanalysen genutzt. Eine durchgeführte DCA zeigt dabei – nur anhand der Thekamöben-Daten – keine eindeutige Trennung zwischen Mull- und Nicht-Mull-Standorten (Abb. 3.13, S. 43).

Die Ordination der Standorte kann dennoch einen Großteil der Varianz in den Individuendichten der aufgefundenen Thekamöben erklären (61,3 %), die durch die physikalisch-chemischen Bodenparameter (vgl. Tab. 3.7, S. 37), biotischen Faktoren (vgl. Tab. 3.8) und klimatischen Bedingungen (vgl. Tab. 2.1, S. 12) beeinflusst wird.

Tab. 3.8: Thekamöben-Individuendichten (leere plus gefüllte Schalen) in den oberen 5 cm Boden der beprobten Waldstandorte. Gegeben sind jeweils Mittelwerte (MW, n = 4) und dazugehörige Standardabweichungen (SD). Zusätzlich sind die errechneten Porenvolumina (SPV), sowie die Biomassen (RBM) anezischer, endo- und epigäischer Regenwürmer dargestellt. Die jeweils für Mull- (n = 6) und Nicht-Mull-Standorte (n = 4) berechneten MW und SD sind grau unterlegt, signifikante Unterschiede zwischen Mull- und Nicht-Mull-Standorten sind dabei durch Sternchen gekennzeichnet (* = p < 0,05). Abkürzungen: Ind. = Individuen.

Standort	Euglyphida		Arcellinida		Thekamöben gesamt		SPV		RBM (g m ⁻²)		
	Ind. x 10 ⁸ m ⁻²	SD	Ind. x 10 ⁸ m ⁻²	SD	Ind. x 10 ⁸ m ⁻²	SD	in %	epigäisch	endogäisch	anezisch	
AB	1,1	0,2	0,4	0,1	1,5	0,4	80	18	15	26	
EG	0,4	0,1	0,3	0,04	0,8	0,1	90	0	70	47	
HE	1,0	0,5	0,6	0,1	1,6	0,6	78	0	26	0	
MR	1,4	0,9	0,7	0,4	2,2	1,3	78	3	6	0	
PP	1,7	0,8	1,5	0,9	3,1	1,7	78	4	0	0	
ZE	0,5	0,1	0,8	0,2	1,4	0,3	73	17	120	60	
MW Mull-Standorte	1,0*	0,5	0,7*	0,4	1,7*	0,8	80*	7	40*	22	
MW Nicht-Mull-Standorte	6,0	3,1	4,4	1,6	10,4	4,5	91	4	0	0	
HS	2,3	1,1	3,3	1,7	5,6	2,7	97	1	0	0	
RO	8,8	0,8	4,2	1,2	13,1	1,9	90	7	0	0	
SL	4,6	1,9	3,2	1,1	7,8	2,9	82	2	0	0	
HK	8,4	0,8	6,8	0,6	15,2	0,6	95	6	0	0	

Tab. 3.9: Individuendichten gefundener Thekamöben (leere plus gefüllte Schalen; Ind. cm⁻²) in den Bodenproben (obere 5 cm) der Waldstandorte. Gegeben sind jeweils Mittelwerte (MW) und Standardabweichungen (SD).

Thekamöben	AB		EG		HE		MR		PP		ZE		HS		RO		SL		HK	
	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD
<i>Assulina muscorum</i>	0	0	527	171	0	0	0	0	124	143	64	43	846	498	1612	426	0	0	2828	351
<i>Corythion albidum</i>	101	86	393	176	181	131	380	333	561	310	45	52	5001	2514	5263	1912	1055	556	16909	1288
<i>Euglypha spec.</i>	163	112	104	86	733	414	661	511	1508	959	48	56	4567	2279	3489	675	1013	352	6206	1540
<i>Euglypha rotunda</i> -Typ	3228	708	1139	448	1768	825	2063	1323	2932	1855	1217	580	1848	1066	15170	5221	4779	1535	9812	2004
<i>Euglypha strigosa</i>	59	46	30	35	38	45	42	42	98	151	48	56	179	92	893	341	74	94	0	0
<i>Tracheleuglypha dentata</i>	172	77	109	99	333	174	900	823	719	342	0	0	0	0	2804	2112	894	254	0	0
<i>Trinema complanatum</i>	3982	1676	698	228	626	333	1749	1120	4261	1477	1212	349	1523	857	21780	4773	17697	6981	16384	2102
<i>Trinema enchelys</i>	281	138	305	51	698	484	744	566	619	354	64	43	103	138	86	173	2145	1760	209	203
<i>Trinema lineare</i>	2531	287	1191	274	3727	2781	5386	3303	3787	1669	1604	375	2603	1277	19046	1173	13839	7546	14457	6746
Idiosomenformen	158	117	0	0	1571	1077	2327	1619	2042	1346	991	642	6469	3293	18354	2832	4015	2286	17236	3907
Arcellinida	4062	1464	3379	381	5985	1274	7293	4201	14754	9421	8282	1593	32793	16820	42287	12367	32452	10527	67546	6386

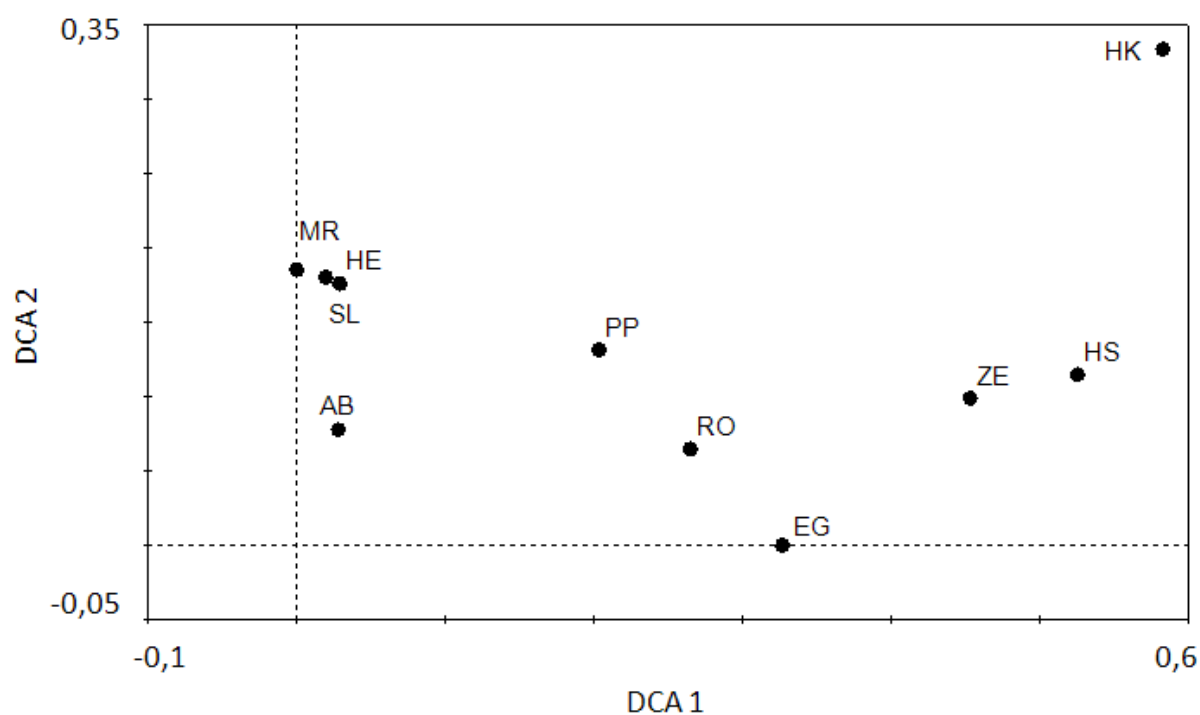


Abb. 3.13: DCA-Ordination der bewaldeten Untersuchungsflächen auf Grundlage der erhobenen Thekamöben-Daten (leere plus gefüllte Schalen). Die erklärte Varianz beträgt 61,3 % (kumulativ über beide Achsen).

Unter Einbeziehung der physikalisch-chemischen Bodenparameter, der Klimadaten und der Höhe der Waldstandorte bei einer CCA wird die Ordination der Untersuchungsflächen nicht wesentlich deutlicher, es erhöht sich jedoch insgesamt der Erklärungsanteil der ersten beiden kanonischen Achsen (Abb. 3.14).

Die erste kanonische Achse, die in enger Beziehung zur amorphen Silicium-Fraktion steht, erklärt dabei 59,1 % der Varianz in den Thekamöben-Daten. In Verbindung mit der zweiten Achse (enge Beziehung zum Niederschlag und zur Biomasse endogäischer Regenwürmer) erhöht sich dieser Wert kumulativ auf 79,9 %. Die Auftrennung der meisten Thekamöben-Daten – sowohl Arcellinida, als auch Euglyphida – ist dabei recht unscharf, was sich in der Anordnung dieser in unmittelbarer Nähe des Ursprungs ausdrückt. Lediglich die Ordination der Taxa *Assulina muscorum* und *Tracheleuglypha dentata* der Ordnung Euglyphida bildet hier eine Ausnahme. Während *Assulina muscorum* relativ kleine ovale Plättchen aus Siliciumdioxid ausbildet, ist *Tracheleuglypha dentata* durch die Synthese großer runder Idiosomen charakterisiert. LSM-Aufnahmen beider Taxa lassen sich im Unterkapitel 3.2.2 finden (Abb. 3.16, S. 48). Dort sind außerdem LSM-Aufnahmen einiger Taxa der Ordnung Arcellinida zum Vergleich abgebildet (Abb. 3.17, S. 49).

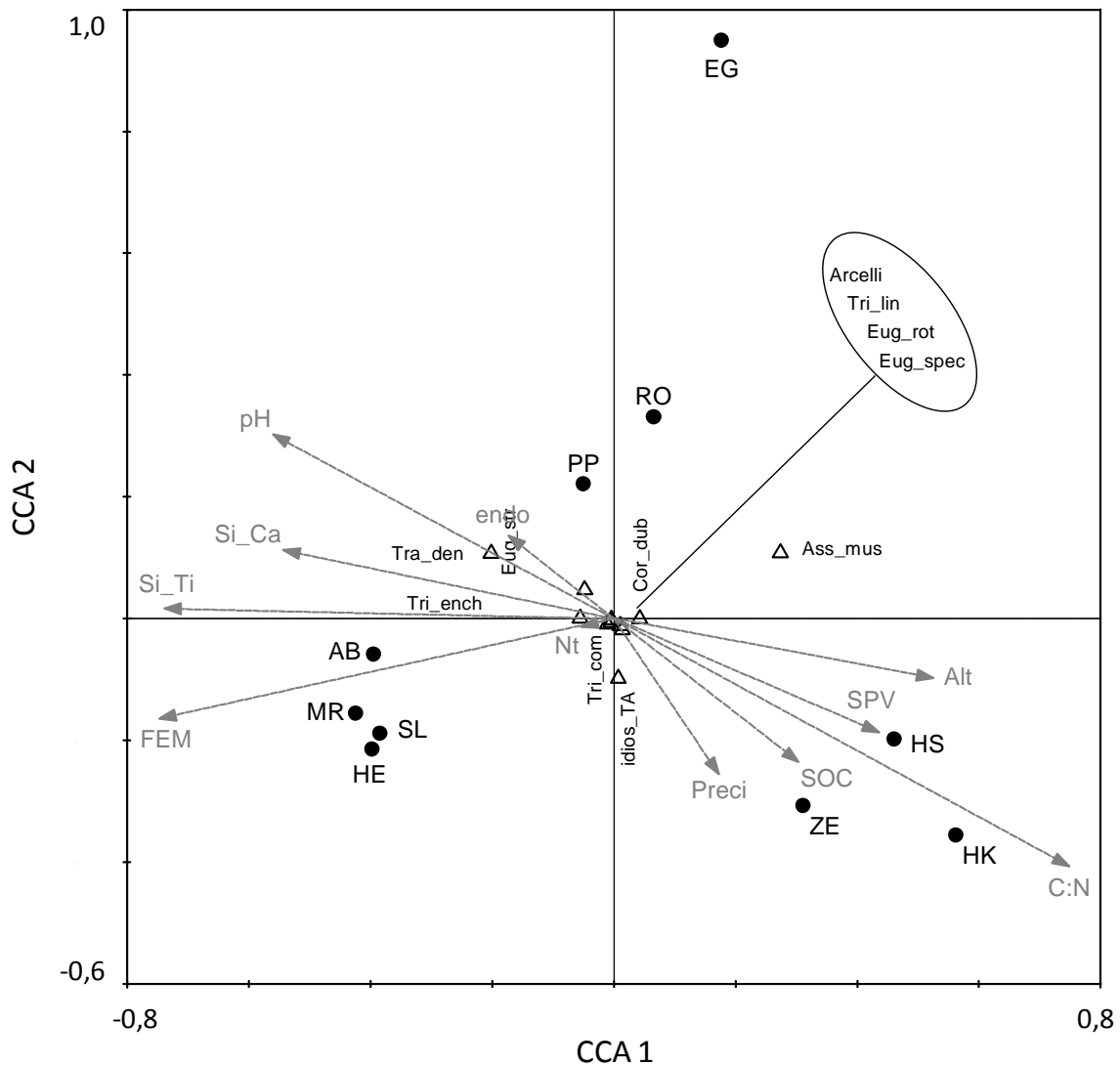


Abb. 3.14: CCA-Tri-Plot von Thekamöben-Daten (leere plus gefüllte Schalen, Ind. cm⁻²; Dreiecke), Umweltvariablen (physikalisch-chemische Bodenparameter, Klimadaten und Höhe; Pfeile) und Untersuchungsflächen (Waldstandorte; Kreise). Die erklärte Varianz der Thekamöben-Daten beträgt 79,9 % (kumulativ über beide Achsen). Verwendete Abkürzungen für Umweltvariablen und Thekamöben: C:N = C/N-Gehalt, FEM = Feinbodenmasse, Si_Ti = Tiron-extrahierbares Si, pH = Boden-pH (CaCl₂), Si_Ca = Calciumchlorid-extrahierbares Si, Alt = Höhe, SPV = Porenvolumen, SOC = organischer Kohlenstoffgehalt, endo = Biomasse endogäischer Regenwürmer, Preci = Niederschlag, Nt = Gesamtstickstoffgehalt, Ass_mus = *Assulina muscorum*, Cor_dub = *Corythion dubium*, Eug_spec = *Euglypha spec.*, Eug_rot = *Euglypha rotunda*, Eug_str = *Euglypha strigosa*, Tra_den = *Tracheleuglypha dentata*, Tri_com = *Trinema complanatum*, Tri_ench = *Trinema enchelys*, Tri_lin = *Trinema lineare*, idios_TA = Idiosomenformen und Arcelli = Arcellinida.

Die größten marginalen Effekte auf die Ordination der Thekamöben-Daten weisen C/N-Gehalte, die Feinbodenmasse und die amorphe Si-Fraktion auf (Tab. 3.10). Signifikante ($p < 0,01$) konditionale Effekte haben C/N-Gehalte und die Feinbodenmasse. Insgesamt fallen die Eigenwerte sowohl bei den marginalen (Eigenwert λ_1), als auch bei den konditionalen

Effekten (Eigenwert λ_a) vergleichsweise gering aus (vgl. Tab. 3.4, S. 32 für initiale Flächen), d.h., dass die Anteile der eingesetzten Umweltvariablen an der Erklärung der Varianz in den Thekamöben-Daten für sich genommen jeweils gering sind. Zusammenwirkend jedoch können sie knapp 80 % dieser Varianz erklären.

Tab. 3.10: Marginale (Eigenwert λ_1) und konditionale Effekte (Eigenwert λ_a) der Umweltvariablen auf die Ordination der Thekamöben-Daten im CCA-Tri-Plot (Abb. 3.14; Abkürzungen ebenfalls dort). P zeigt die Überschreitungswahrscheinlichkeit der konditionalen Effekte.

Marginale Effekte		Konditionale Effekte		
Variable	λ_1	Variable	λ_a	P
C:N	0,03	C:N	0,03	0,002
FEM	0,03	FEM	0,02	0,056
Si_Ti	0,03	SPV	0,01	0,298
pH	0,02	endo	0,00	0,330
Si_Ca	0,02	SOC	0,01	0,294
Alt	0,02	Alt	0,00	0,616
SPV	0,01	pH	0,01	0,224
SOC	0,01	Si_Ca	0,01	0,226
endo	0,01	Si_Ti	0,00	1,000
Preci	0,01			
Nt	0,00			

3.2.2 Mikroskopie

Eine für die EDX-Analyse genutzte Schale der Gattung *Euglypha* (Idiosomenform) ist in Abb. 3.15 gezeigt, wobei die Bereiche markiert sind, in denen die Elementzusammensetzung ermittelt worden ist. Die entsprechenden Ergebnisse der EDX-Analyse können Tab. 3.11 entnommen werden. Die Elementgehalte der Flächenbereiche x_1 bis x_3 liegen dabei zwischen 30,1 % und 41,1 % für Kohlenstoff, zwischen 50,1 % und 54,4 % für Sauerstoff und zwischen 8,9 % und 15,9 % für Silicium. Für die lokalen Bereiche x_5 bis x_9 liegen die Gehalte an Kohlenstoff zwischen 36,6 % und 42,1 %, für Sauerstoff zwischen 48,4 % und 51,9 % und für Silicium zwischen 9,5 % und 11,5 %. Ein Vergleich der Elementgehalte der lokalen Bereiche mit den jeweiligen Elementgehalten der Flächenbereiche (siehe Tab. 3.11) ergab keine statistisch signifikanten Unterschiede. Dies verdeutlicht den homogenen Aufbau der aus synthetisierten Idiosomen aufgebauten Schale.

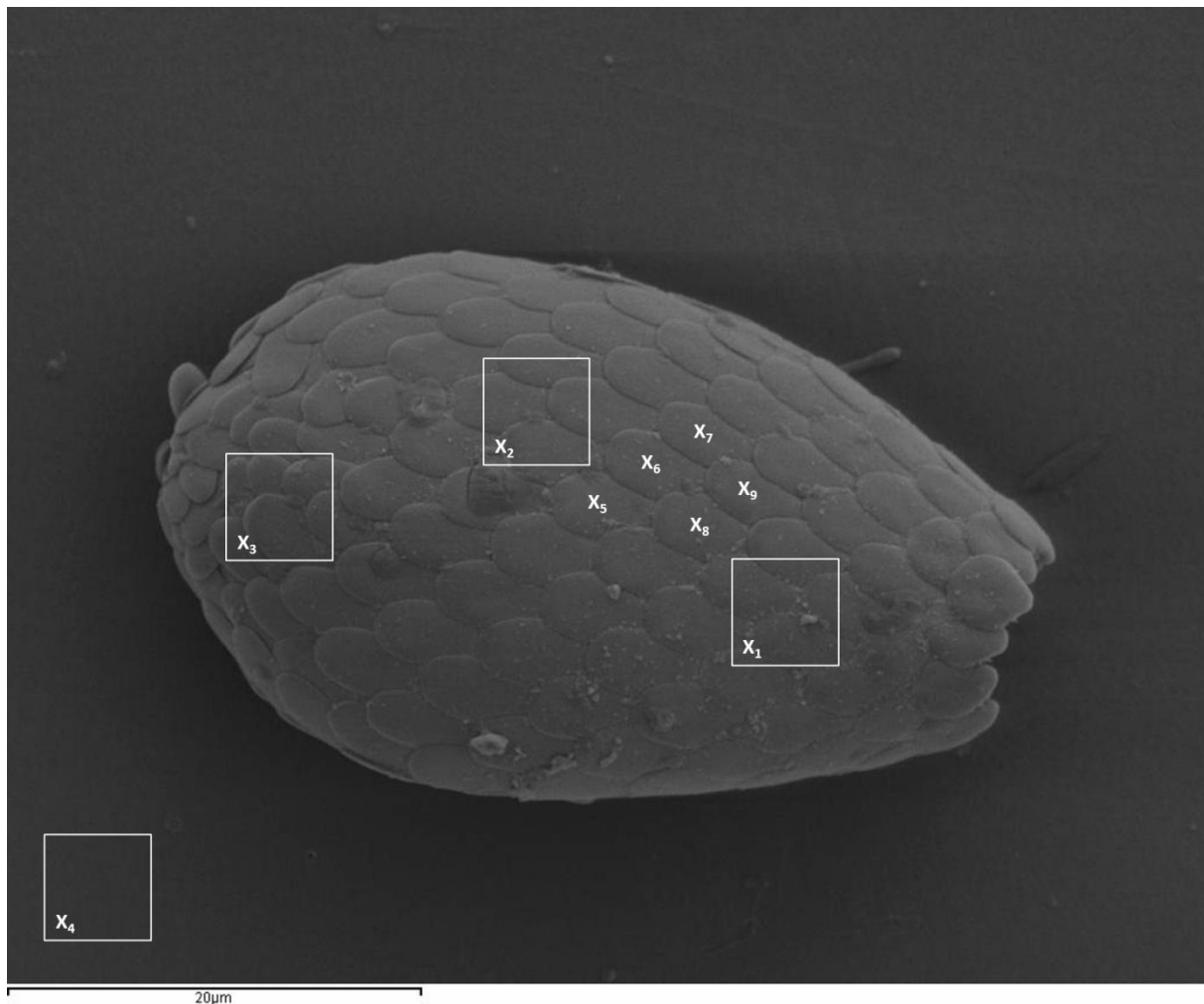


Abb. 3.15: REM-Aufnahme (bearbeitet) einer Schale der Gattung *Euglypha*. Gezeigt sind die neun ausgesuchten Bereiche (x_1 bis x_9), in denen eine EDX-Analyse durchgeführt worden ist. Die Bereiche x_1 bis x_3 umfassen analysierte Flächen, die Teile nebeneinanderliegender Idiosomen enthalten, während in den Bereichen x_5 bis x_9 der Fokus auf einen einzelnen Punkt eines Plättchens gerichtet ist. Der Bereich der Fläche x_4 ist zur Analyse des verwendeten Kunststoff-Deckgläschens gewählt worden. Aufnahme: W. Wiehe.

Die EDX-Analyse hat weiterhin ergeben, dass fast ausschließlich die Elemente Silicium, Sauerstoff und Kohlenstoff in der gereinigten Thekamöben-Schale nachweisbar sind. Lediglich einmal ist im Bereich x_3 mit Calcium (Ca) ein weiteres Element – allerdings in sehr geringer Ausprägung ($< 1\%$) – detektiert worden.

Für den Bereich x_4 , der das Deckgläschen repräsentiert, ist ein Elementgehalt von 65 % an Kohlenstoff und 35 % an Sauerstoff ermittelt worden, Silicium konnte erwartungsgemäß nicht in dem eingesetzten Kunststoff-Deckgläschen (Polyolefin Thermanox) detektiert werden.

Tab. 3.11: Mittels EDX-Analyse ermittelte Elementgehalte einer aus synthetisierten Idiosomen aufgebauten Schale. Die REM-Aufnahme der entsprechenden Schale (Abb. 3.15) zeigt die analysierten Bereiche (Beschreibung siehe Abbildungsunterschrift). Für die Bereiche x_1 bis x_3 bzw. x_5 bis x_9 sind – grau hervorgehoben – jeweils Mittelwerte (MW) und Standardabweichungen (in Klammern) für Silicium (Si), Sauer- (O) und Kohlenstoff (C) gegeben.

Bereich	Elementgehalt (in Massen-%)			
	C	O	Si	Ca
x_1	41,1	50,1	8,9	-
x_2	32,9	54,4	12,7	-
x_3	30,1	53,3	15,9	0,7
MW	34,7 (5,7)	52,6 (2,3)	12,5 (3,5)	-
x_4	64,6	35,4	-	-
x_5	36,6	51,9	11,5	-
x_6	37,9	51,1	11,0	-
x_7	42,1	48,4	9,5	-
x_8	38,3	51,1	10,7	-
x_9	40,9	49,3	9,9	-
MW	39,1 (2,3)	50,4 (1,4)	10,5 (0,8)	-

Einige der mit dem Laserscanningmikroskop gemachten Aufnahmen finden sich in Abb. 3.16 (Ordnung Euglyphida) und Abb. 3.17 (Ordnung Arcellinida). Weitere ausgewählte Aufnahmen einiger Taxa beider Ordnungen lassen sich im Anhang A7 (S. 116) finden. Die LSM-Aufnahmen kombinieren die REM-ähnliche Auflösung der konfokalen Laseroptik mit der Darstellung der vom menschlichen Auge wahrnehmbaren Farben der Untersuchungsobjekte. Während die Schalen der Individuen der Ordnung Euglyphida dabei silbern bis farbig-schillernd (Prismenwirkung der einzelnen Siliciumdioxid-Plättchen) erscheinen, sind die Schalen derjenigen der Ordnung Arcellinida eher bräunlich. Als Ausnahmen erscheinen hier beispielsweise die Schalen der Gattungen *Nebela* (Abb. 3.17 a, d, Schalenaufbau z.B. aus erbeuteten Euglyphida-Idiosomen) und *Schoenbornia* (Abb. 3.17 b, Schale aus gesammelten mineralischen Quarzplättchen und amorphen Silicium-Bausteinen, wie z.B. Euglyphida-Idiosomen, aufgebaut). Die fragilen Schalen der Idiosomen-synthetisierenden Euglyphida sind häufiger zusammengedrückt. Zum Teil sind die Schalen in diesem Zustand bereits in den Bodenproben auffindbar, zum Teil sind sie bei der Präparation für die Mikroskopie während der Lufttrocknung kollabiert.

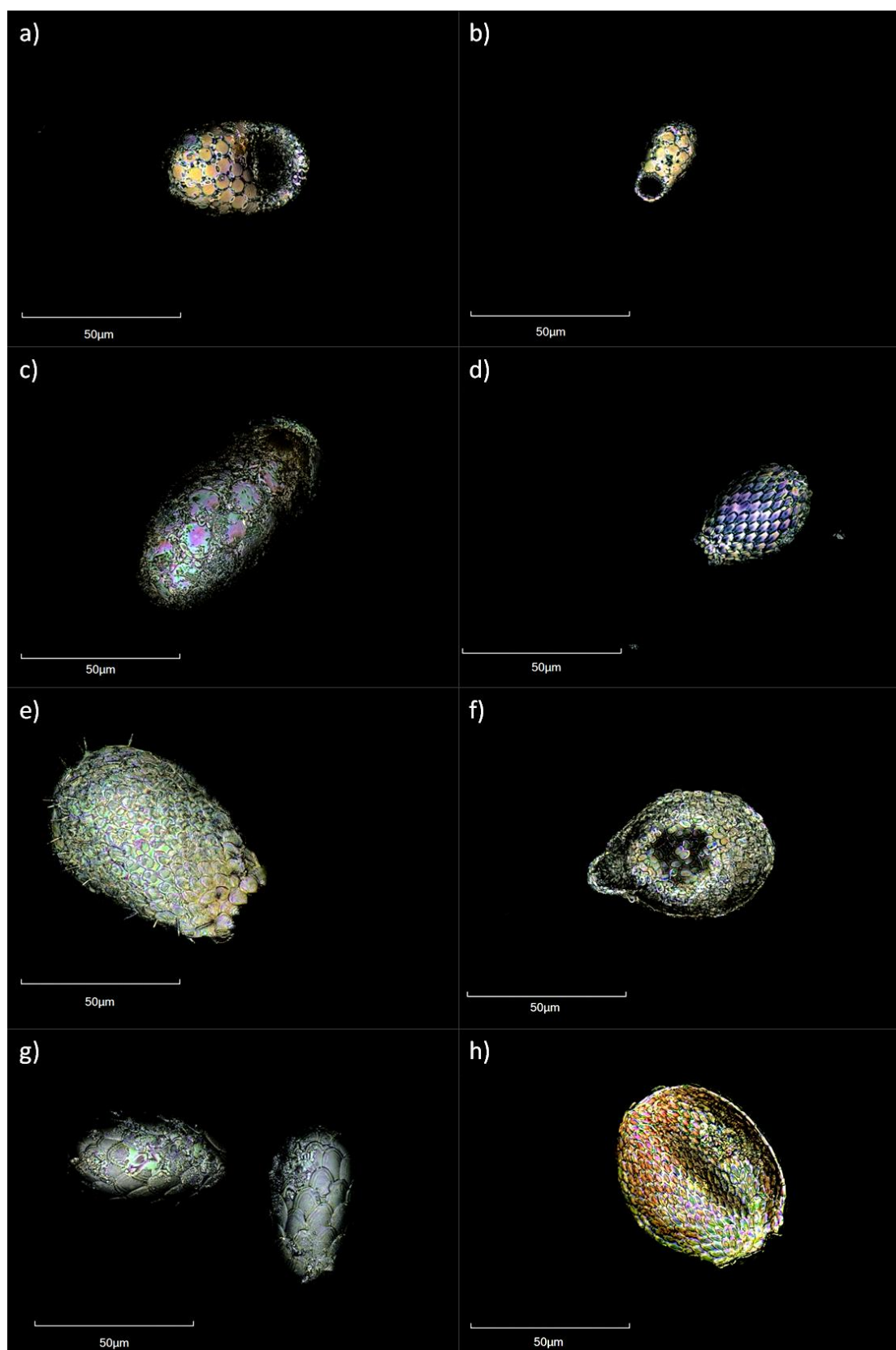


Abb. 3.16: Ausgewählte LSM-Aufnahmen einiger an den Waldstandorten vorkommender Taxa der Ordnung Euglyphida. Die Aufnahmen zeigen: a) *Trinema complanatum*, b) *Trinema lineare*, c) *Trinema enchelys*, d) *Euglypha rotunda*-Typ, e) *Euglypha strigosa*-Typ f) *Corythion dubium* (Schale kollabiert), g) *Tracheleuglypha dentata* und h) *Assulina muscorum* (Schale kollabiert). Aufnahmen: D. Puppe.

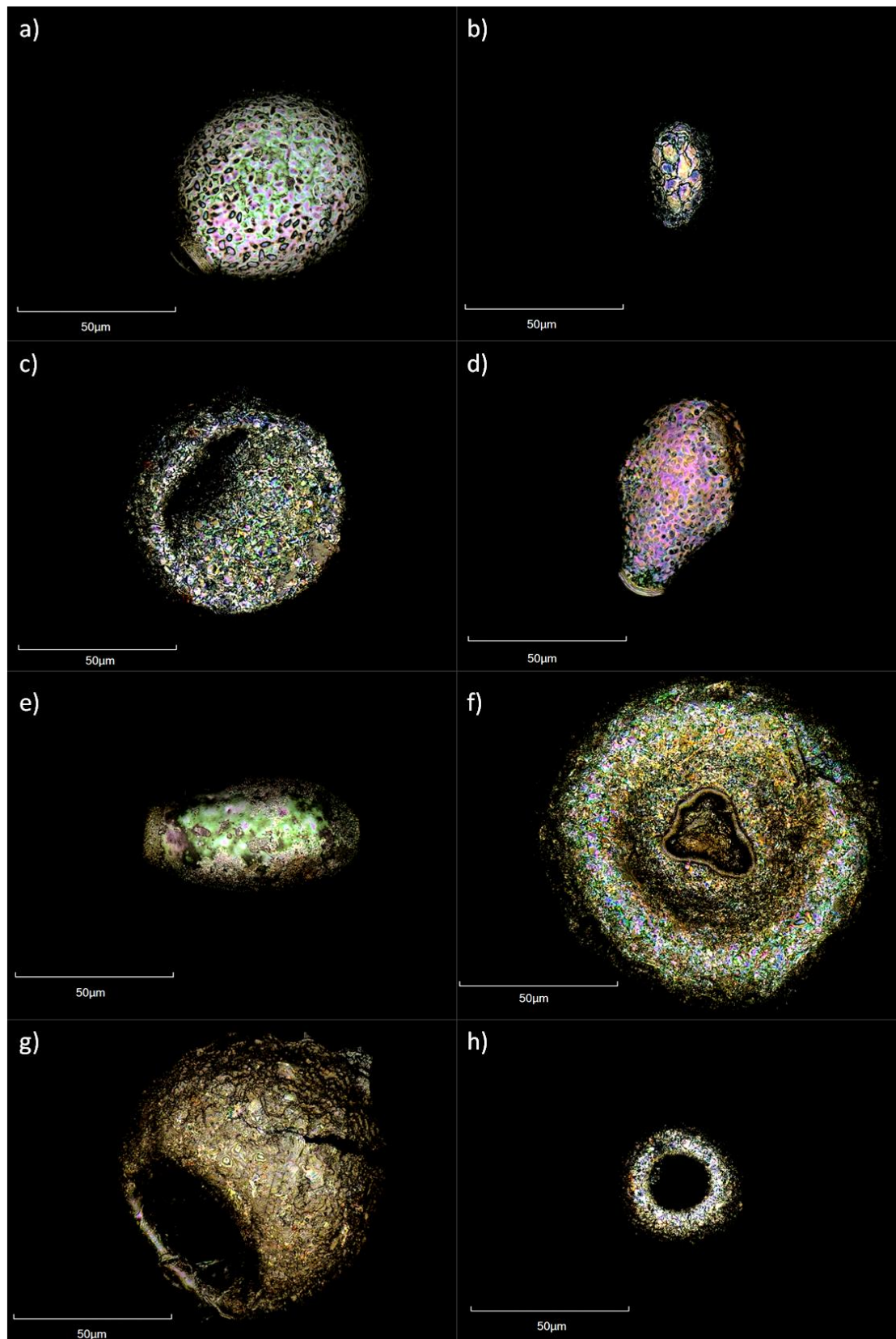


Abb. 3.17: Ausgewählte LSM-Aufnahmen einiger an den Waldstandorten vorkommender Taxa der Ordnung Arcellinida. Die Aufnahmen zeigen: a) *Nebela* spec., b) *Schoenbornia humicola*, c) *Plagiopyxis declivis*, d) *Nebela militaris*, e) *Hyalosphenia* spec., f) *Trigonopyxix arcula*, g) *Centropyxis* spec. und h) *Phryganella acropodia*. Aufnahmen: D. Puppe.

3.2.3 Silicium-Pools und jährliche Biosilifikation

Die von Thekamöben gebildeten Silicium-Pools in den oberen 5 cm Boden schwanken an den Mull-Standorten zwischen 0,2 kg und 0,9 kg pro Hektar (Abb. 3.18). Bei den Nicht-Mull-Standorten sind die Silicium-Pools mit 1,4 kg bis 4,7 kg ha⁻¹ deutlich (Faktor 5 bis 7) größer. Dies spiegelt sich auch in den jährlichen Biosilifikationsraten wider: Die minimale jährliche Biosilifikation durch lebende Thekamöben schwankt zwischen 0,5 kg und 2,4 kg pro Hektar an den Mull-Standorten, während sie an den Nicht-Mull-Standorten zwischen 2,4 kg und 11,6 kg ha⁻¹ liegt. Die maximale jährliche Biosilifikation bewegt sich in einem Bereich zwischen 3,4 kg und 16,5 kg pro Hektar (Mull-Standorte) bzw. zwischen 16,5 kg und 80,4 kg ha⁻¹ (Nicht-Mull-Standorte). Die höchsten (minimalen bzw. maximalen) Biosilifikationsraten der Mull-Standorte liegen somit jeweils in der Größenordnung der niedrigsten (minimalen bzw. maximalen) Biosilifikationsraten der Nicht-Mull-Standorte.

Das F/P-Verhältnis bewegt sich unter Berücksichtigung aller Untersuchungsflächen zwischen 1,6 und 3,1. Bei den Mull-Standorten ist dieses bei fünf (EG, HE, MR, PP und ZE) von sechs Flächen größer als zwei (> 2), was bei den Nicht-Mull-Standorten lediglich für den Torf-Boden (HK) zutrifft (Abb. 3.18).

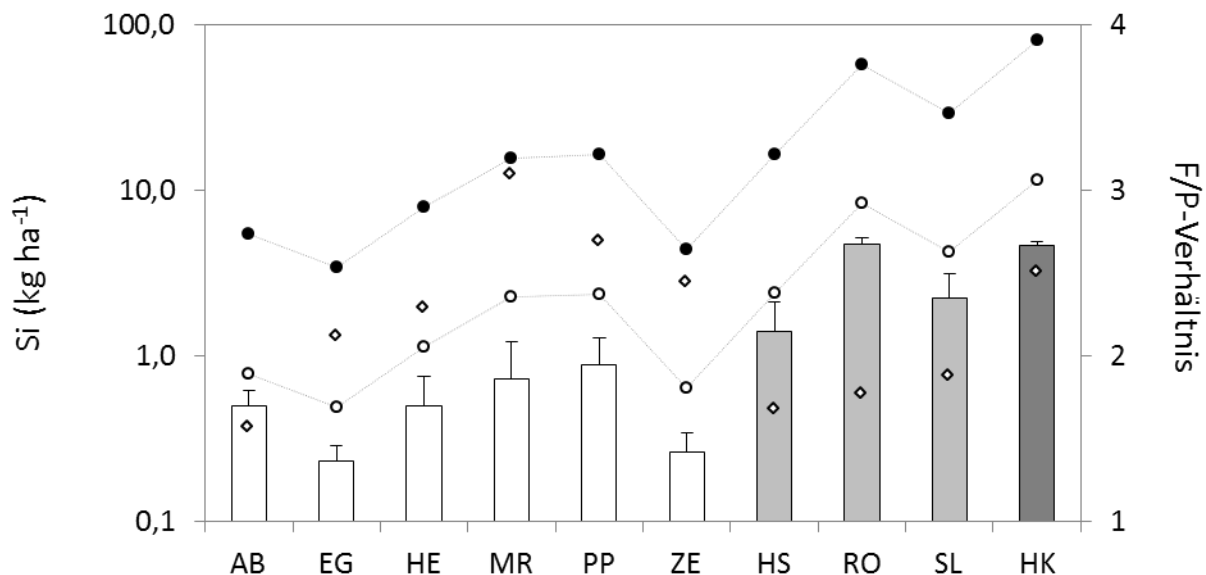


Abb. 3.18: Von Thekamöben gebildete Silicium-Pools (kg ha⁻¹; gefüllte plus leere Schalen) in den oberen 5 cm Boden der bewaldeten Mull- (weiße Balken) bzw. Nicht-Mull-Standorte (graue Balken: Moder; dunkelgrau: Torf). Dargestellt sind Mittelwerte plus Standardabweichungen. Berechnete minimale (weiße Kreise) und maximale (schwarze Kreise) jährliche Biosilifikationsraten lebender Thekamöben in den oberen 5 cm Boden sind gegeben. Zur besseren Ablesbarkeit sind zusätzliche Verbindungslinien dargestellt. Das F/P-Verhältnis (weiße Rauten) lässt sich an der rechten Ordinate ablesen.

Die Anteile der protozoischen Silicium-Pools an der amorphen Silicium-Fraktion (vgl. Tab. 3.7, S. 37) bewegen sich dabei zwischen 0,2 ‰ und 0,8 ‰ (Mull-Standorte) bzw. zwischen 1,7 ‰ und 37,3 ‰ (Nicht-Mull-Standorte). Bezogen auf die biogene Silicium-Fraktion (vgl. Abb. 3.11, S. 39 und Anhang A6, S. 115) verändern sich die Anteile der durch Thekamöben gebildeten Silicium-Pools und erreichen Werte von 0,5 ‰ bis 3,4 ‰ (Mull-Standorte) bzw. von 2,1 ‰ bis 36 ‰ (Nicht-Mull-Standorte) (Abb. 3.19). Für den Standort HS ist kein Anteil angegeben, da hier bei der Abschätzung des Anteils biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion ein negativer Wert ermittelt worden ist (siehe Anhang A6, S. 115).

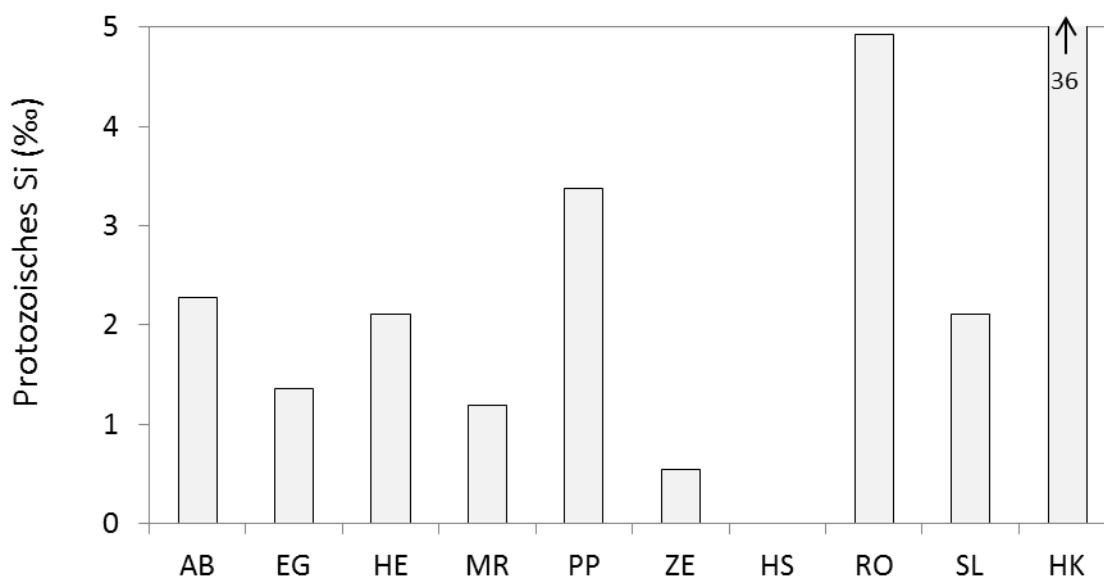


Abb. 3.19: Anteile (‰) der protozoischen Silicium-Pools an den biogenen Silicium-Pools in den oberen 5 cm Boden der Waldstandorte.

Beim Vergleich der protozoischen Silicium-Pools der beiden jeweils übereinanderliegenden Bodenkompimente lassen sich lediglich bei einem (MR) von sechs Mull-Standorten statistisch signifikante ($p < 0,1$) Unterschiede in der Pool-Größe finden (Abb. 3.20). Bei den Nicht-Mull-Standorten sind bei allen Moder Standorten (HS, RO, SL) die Pool-Größen der Kompimente signifikant verschieden, beim Torf-Standort HK ist kein signifikanter Unterschied auffindbar. Tendenziell sind die Silicium-Pools jeweils in den oberen Bodenkompimenten größer, dies trifft auf 70 % aller Untersuchungsflächen zu. Die Ausnahmen bilden hierbei die Standorte AB, PP und SL, wobei der Unterschied lediglich am Standort SL statistisch signifikant ist (Abb. 3.20).

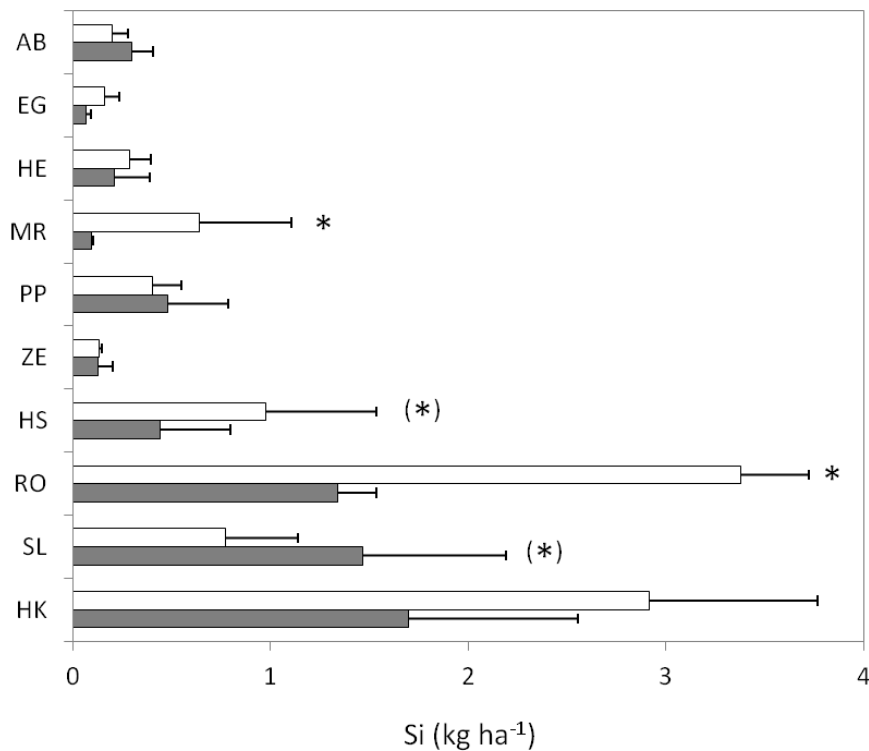


Abb. 3.20: Von Thekamöben (leere plus gefüllte Schalen) gebildete Silicium-Pools (g ha^{-1}) in den oberen (weiße Balken) und unteren Bodenkompartmenten (graue Balken) bewaldeter Untersuchungsflächen. Gegeben sind Mittelwerte plus Standardabweichungen. Unterschiede zwischen den übereinanderliegenden Kompartimenten sind durch Sternchen gekennzeichnet (* = $p < 0,05$; (*) = $p < 0,1$).

3.2.4 Rangkorrelationen

Die erhobenen Daten der bewaldeten Untersuchungsflächen weisen untereinander vielfältige Beziehungen auf. Eine alle Daten umfassende Korrelationsmatrix kann im Anhang A5 (S. 113 f.) eingesehen werden. Ausgewählte Beziehungen lassen sich in Tab. 3.12 finden. Die Silicium-Pools der oberen 5 cm Boden sind dabei mit dem Boden-pH, der leicht verfügbaren Silicium-Fraktion und der Biomasse endogäischer Regenwürmer negativ korreliert. Die Beziehung zur Biomasse endogäischer Regenwürmer weist dabei den höchsten Korrelationskoeffizienten auf. Das Vorkommen endogäischer Regenwürmer zeigt signifikante Beziehungen zum Boden-pH und der leicht verfügbaren Silicium-Fraktion (jeweils positive Koeffizienten), darüber hinaus gibt es negative Beziehungen zu den C/N-Gehalten und dem Porenvolumen. Das berechnete Porenvolumen ist stark positiv mit dem C/N-Gehalt korreliert und zeigt darüber hinaus negative Korrelationen mit der Feinbodenmasse, dem Boden-pH und den beiden Silicium-Fraktionen. $\text{Si}_{\text{CaCl}_2}$ und Si_{Tiron} stehen weiter in enger Beziehung zueinander, zur Feinbodenmasse (jeweils positive Koeffizienten) und dem C/N-Gehalt

(negative Koeffizienten). Die leicht verfügbare Silicium-Fraktion ist außerdem stark positiv mit dem pH des Bodens korreliert. Mit höherer Feinbodenmasse wird ein höherer pH gemessen und mit steigendem Boden-pH nimmt der C/N-Gehalt ab, der wiederum in Verbindung zur Feinbodenmasse steht. Der Gesamt-Stickstoffgehalt ist positiv mit den Gehalten organischen Kohlenstoffs korreliert (Tab. 3.12).

Tab. 3.12: Korrelationen zwischen physikalisch-chemischen Bodenparametern (obere 5 cm), Biomassen endogäischer Regenwürmer (RBM) und dem durch Thekamöben (TA) gebildeten Silicium-Pool (leere plus gefüllte Schalen, obere 5 cm). Gegeben sind Spearmans Rangkorrelationskoeffizienten, signifikante Beziehungen ($p < 0,05$; $N = 10$) sind fett hervorgehoben.

	FEM	SOC	N _t	C:N	pH	Si (CaCl ₂)	Si (Tiron)	SPV	RBM (endogäisch)
SOC	-0,297	-	-	-	-	-	-	-	-
N _t	0,273	0,709	-	-	-	-	-	-	-
C/N	-0,903	0,430	-0,261	-	-	-	-	-	-
pH	0,673	-0,455	0,152	-0,806	-	-	-	-	-
Si (CaCl ₂)	0,842	-0,382	0,297	-0,915	0,939	-	-	-	-
Si (Tiron)	0,806	-0,176	0,455	-0,867	0,588	0,794	-	-	-
SPV	-0,964	0,321	-0,333	0,976	-0,770	-0,915	-0,867	-	-
RBM (endogäisch)	0,550	-0,433	0,097	-0,666	0,873	0,795	0,381	-0,640	-
Si-Pool (TA)	-0,552	0,576	0,091	0,624	-0,879	-0,782	-0,333	0,612	-0,925

Die Individuendichten der insgesamt erfassten Thekamöben (Summe Euglyphida und Arcellinida) sind stark negativ mit den aufsummierten Biomassen anezischer, epi- und endogäischer Regenwurmartens korreliert (Abb. 3.21).

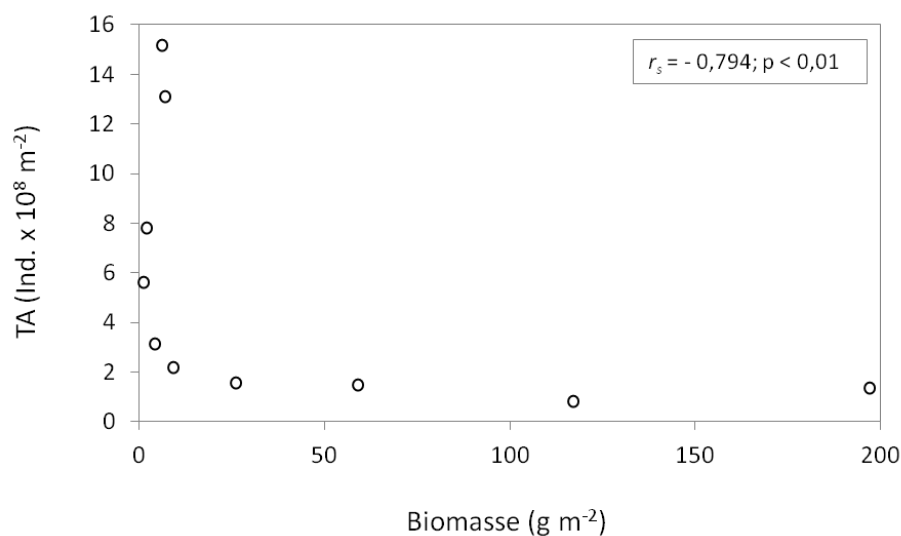


Abb. 3.21: Beziehung zwischen der Individuendichte (Ind. $\times 10^8 \text{ m}^{-2}$) aller erfassten Thekamöben (Euglyphida plus Arcellinida) und den Regenwurmbiomassen (Summe anezischer, epi- und endogäischer Arten) an den untersuchten Waldstandorten ($N = 10$).

3.3 Gesamter Datensatz (Initialflächen und Waldstandorte)

3.3.1 Multivariate Analysen

Bei der Clusteranalyse der gesamten 15 Untersuchungsflächen (Datensatz siehe Anhang A8, S. 117 ff.) sind diese zunächst auf Grundlage der Thekamöben-Daten gruppiert worden (Abb. 3.22). In einem ersten Schritt ergeben sich dabei folgende vier Gruppen: i) HE, MR, AB und SL, ii) HS und HK, iii) 10 cov, PP und RO und iv) 5 unc und 5 cov. Die Fusionierungen auf der zweiten Stufe gruppieren EG mit ZE, sowie 3 cov mit 3 unc. Bei weiteren Gruppierungen werden in den folgenden Schritten schließlich alle Standorte zusammengefügt. Der letzte Schritt weist dabei einen Fusionswert von 25 auf, d.h. die zuletzt vereinigten Gruppen (1. Gruppe: 3 unc, 3 cov, 5 cov und 5 unc, 2. Gruppe: übrige Standorte) weisen eine besonders große Unähnlichkeit zueinander auf, was sich außerdem in der Länge der vereinigenden Klammer widerspiegelt. Während die initialen Flächen 5 unc, 5 cov, 3 cov und 3 unc aufgrund der erhobenen Thekamöben-Daten klar von den Waldstandorten getrennt werden, ist dies bei 10 cov nicht der Fall.

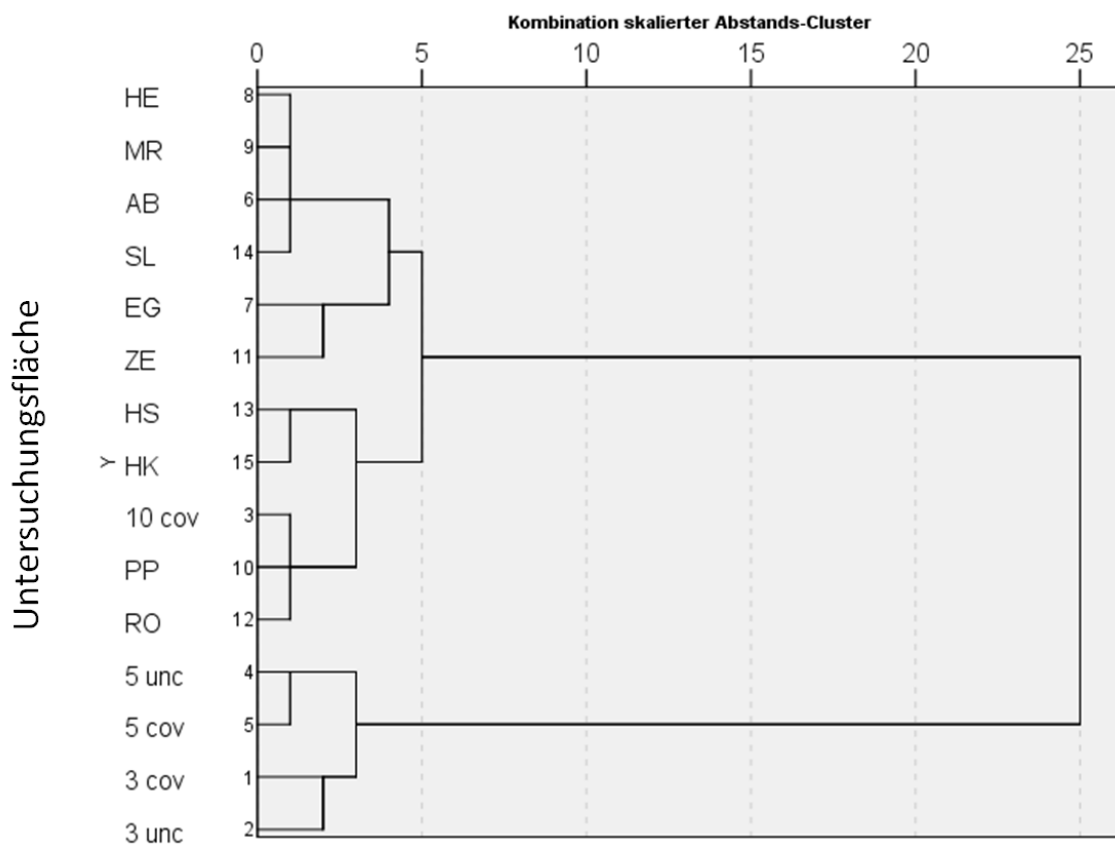


Abb. 3.22: Dendrogramm (mit Ward-Verknüpfung) aller Untersuchungsflächen auf Grundlage der Thekamöben-Daten. Der Datensatz kombiniert die Daten initialer und bewaldeter Standorte.

Eine anschließend mit dem kombinierten Thekamöben-Datensatz durchgeführte DCA (Abb. 3.23) bestätigt das Ergebnis der Clusteranalyse. Die Waldstandorte können hier in die aus der Clusteranalyse abgeleiteten Gruppen eingeteilt werden. Auch hier ist die Trennung zwischen Initialflächen und Waldstandorten nur für die jüngeren drei- und fünfjährigen Flächen (3 unc, 3 cov, 5 unc und 5 cov) gegeben, für die ältere zehnjährige Fläche (10 cov) gilt dies nicht.

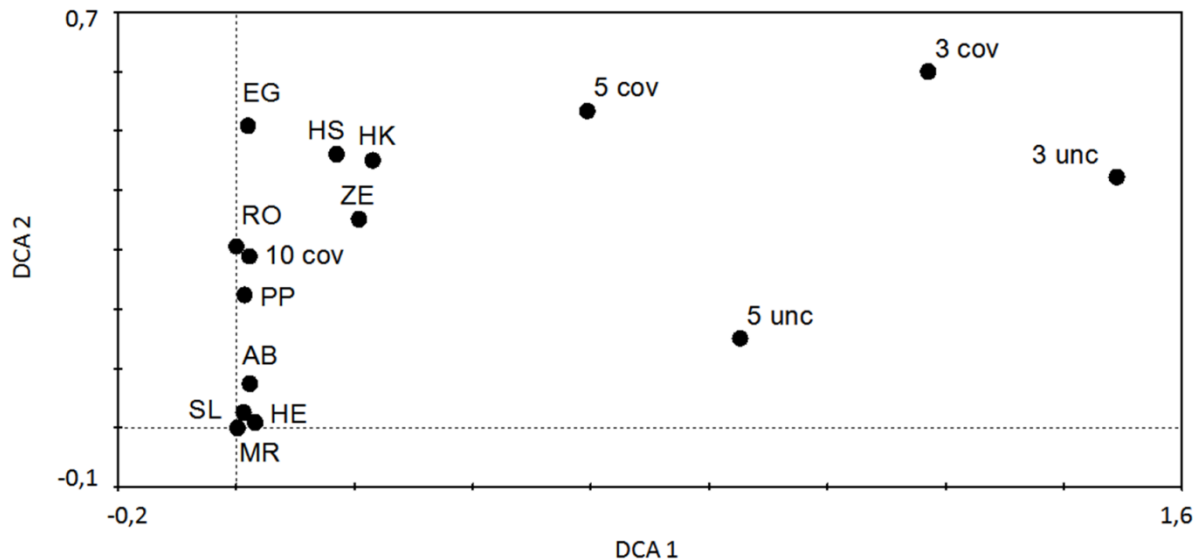


Abb. 3.23: DCA-Ordination auf Grundlage der kombinierten Thekamöben-Daten (leere plus gefüllte Schalen) aller Untersuchungsflächen. Die erklärte Varianz beträgt 54,2 % (kumulativ über beide Achsen).

Diese Trennung zwischen initialen und bewaldeten Standorten wird deutlicher bei der Gruppierung auf Grundlage der untersuchten Bodenparameter. Das entsprechende Dendrogramm (Abb. 3.24) zeigt dies bereits im ersten Schritt, bei welchem folgende fünf Gruppen entstehen: i) 3 cov und 3 unc, ii) 5 unc, 5 cov und 10 cov, iii) HS und HK, iv) RO und SL und v) MR, PP, ZE, AB, HE und EG. Bei der folgenden Fusionierung werden dann jeweils alle Initialflächen, sowie die Gruppen fünf (Mull-Standorte) und vier (Nicht-Mull-Standorte, Laub- und Mischwälder) vereinigt. Die beiden Nicht-Mull-Nadelwald-Standorte (HS und HK) werden beim darauffolgenden Schritt mit einem vergleichsweise hohen Fusionswert (etwa sechs) mit den anderen Waldstandorten gruppiert. In einem letzten Schritt werden schließlich die beiden Gruppen (1. Gruppe: Initialflächen, 2. Gruppe: Waldstandorte) mit der größten Unähnlichkeit zueinander (Fusionswert 25) vereinigt.

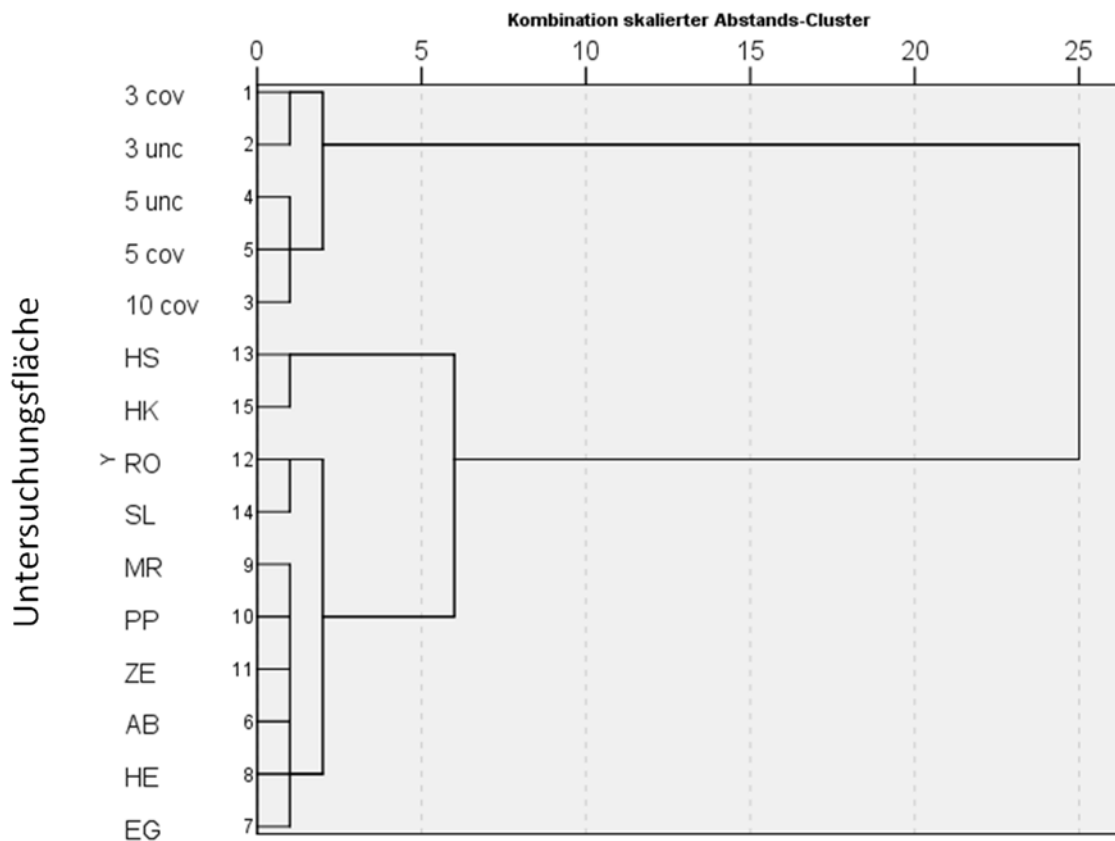


Abb. 3.24: Dendrogramm (mit Ward-Verknüpfung) aller Untersuchungsflächen auf Grundlage ausgesuchter Bodenparameter. Als Variablen wurden die kombinierten Bodenparameter (pH, FEM, $\text{Si}_{\text{CaCl}_2}$, Si_{Tiron} , N_t , SOC und C/N) initialer und bewaldeter Standorte eingesetzt.

Die Ordination der 15 Untersuchungsflächen bei der nachfolgend durchgeführten CCA (Abb. 3.25), die die für alle Untersuchungsflächen verfügbaren physikalisch-chemischen Bodenparameter und die entsprechenden Thekamöben-Daten berücksichtigt, untermauert im Wesentlichen das Ergebnis der Clusteranalyse. Die drei- und fünfjährigen initialen Flächen sind deutlich abgegrenzt von den Waldstandorten im Diagramm angeordnet, während diese Abgrenzung für die Initialfläche 10 cov weniger deutlich ist. Bei den Waldstandorten ist die Trennung zwischen HS und HK (Nadelwälder) und den übrigen Untersuchungsflächen (Misch- und Laubwälder) deutlich. Die Auftrennung in Mull- und Nicht-Mull-Standorte ist weniger scharf. Bei der Auftrennung der Thekamöben-Daten ist die Ordination der Taxa *Assulina muscorum* und *Tracheleuglypha dentata* wiederum (vgl. Abb. 3.14, S. 44) auffällig. Die erste kanonische Achse, die in enger Beziehung zum Gesamtstickstoffgehalt steht, erklärt dabei 29,8 % der Varianz in den Thekamöben-Daten. In Verbindung mit der zweiten Achse (enge Beziehung zur Si_{Tiron} -Fraktion) erhöht sich dieser Wert kumulativ auf 47,9 %.

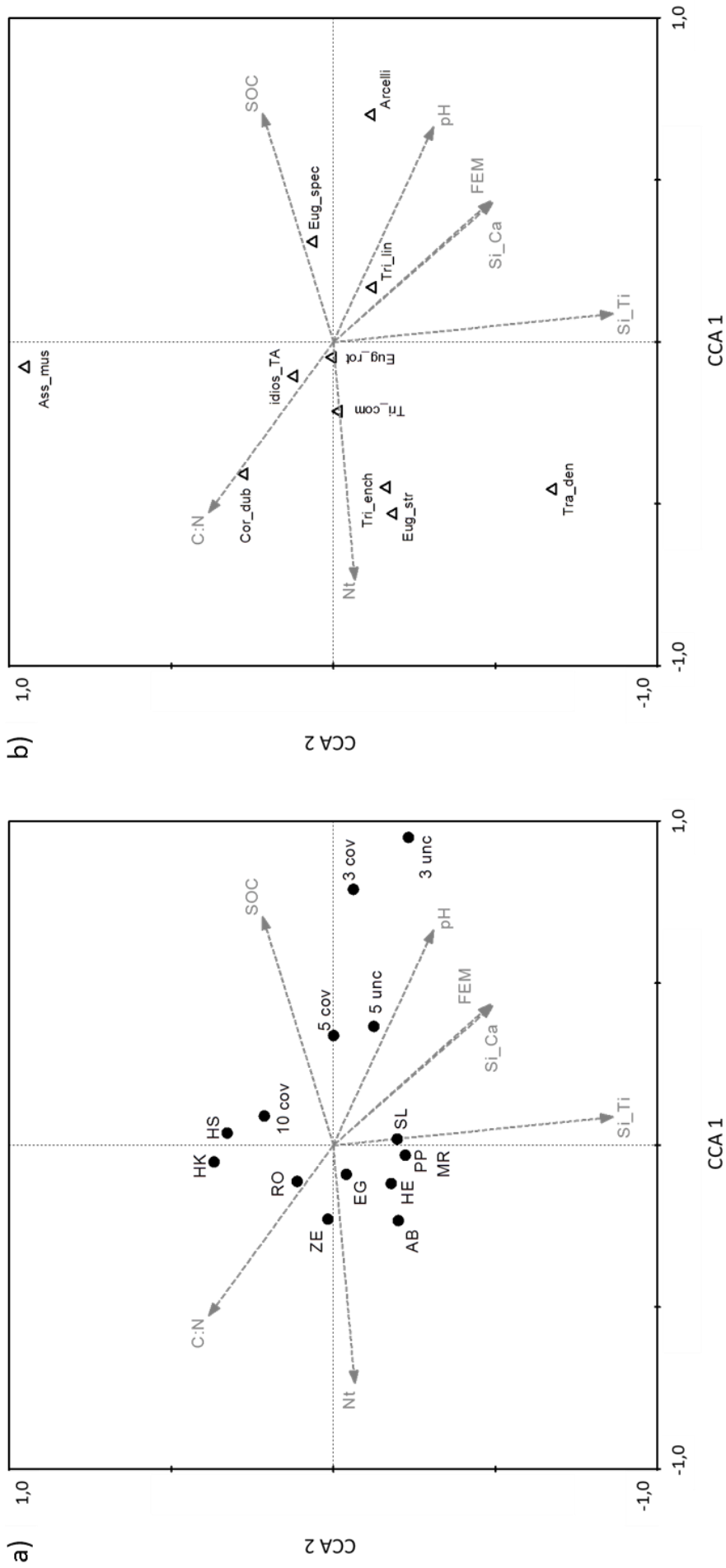


Abb. 3.25: CCA-Bi-Plots von a) Umweltvariablen (physikalisch-chemische Bodenparameter; Pfeile) und Untersuchungsflächen (alle Standorte; Kreise), sowie b) Thekamöben-Daten (leere plus gefüllte Schalen, Ind. cm^{-2} ; Dreiecke) und Umweltvariablen (wie bei a)). Die erklärte Varianz der Thekamöben-Daten beträgt 47,9 % (kumulativ über beide Achsen). Abkürzungen: SOC = organischer Kohlenstoff, Nt = Gesamtstickstoffgehalt, pH = Boden-pH (CaCl_2), Si_Ti = Tiron-extrahierbares Si, C:N = C/N-Gehalt, FEM = Feinbodenmasse, Si_Ca = Calciumchlorid-extrahierbares Si, Ass_mus = *Assulina muscorum*, Cor_dub = *Corythion dubium*, Eug_spec = *Euglypha spec.*, Eug_rot = *Euglypha rotunda*, Eug_str = *Euglypha strigosa*, Tra_den = *Tracheleuglypha dentata*, Tri_com = *Trinema complanatum*, Tri_ench = *Trinema enchelys*, Tri_lin = *Trinema lineare*, idios_TA = Idiosomenformen und Arcelli = Arcellinida.

Die größten marginalen Effekte auf die Ordination der Thekamöben-Daten weisen die organischen Kohlenstoffgehalte, die Gesamtstickstoffgehalte, der Boden-pH und die amorphe Silicium-Fraktion auf (Tab. 3.13). Signifikante ($p < 0,01$) konditionale Effekte lassen sich für den Gehalt organischen Kohlenstoffs und die Feinbodenmasse feststellen. Insgesamt fallen die Eigenwerte bei den marginalen (Eigenwert λ_1) und konditionalen Effekten (Eigenwert λ_a) relativ gering aus. Auch hier, wie bei der vorherigen Analyse der zehn Waldstandorte allein (vgl. Abb. 3.14, S. 44; Tab. 3.10, S. 45), sind die Anteile der eingesetzten Umweltvariablen an der Erklärung der Varianz in den Thekamöben-Daten für sich genommen eher gering, erreichen aber zusammengenommen ein recht hohes Erklärungspotential der ersten beiden kanonischen Achsen von fast 50 %.

Tab. 3.13: Marginale (Eigenwert λ_1) und konditionale Effekte (Eigenwert λ_a) der Umweltvariablen auf die Ordination der Thekamöben-Daten im CCA-Tri-Plot (Abb. 3.25, Abkürzungen ebenfalls dort). P zeigt die Überschreitungswahrscheinlichkeit der konditionalen Effekte.

Marginale Effekte		Konditionale Effekte		
Variable	λ_1	Variable	λ_a	P
SOC	0,03	SOC	0,03	0,024
Nt	0,03	FEM	0,03	0,016
pH	0,03	pH	0,01	0,198
Si_Ti	0,03	C:N	0,01	0,504
C:N	0,02	Si_Ti	0,01	0,714
FEM	0,02	Nt	0,01	0,356
Si_Ca	0,02	Si_Ca	0,02	0,344

3.3.2 Rangkorrelationen

Bei der statistischen Auswertung des gesamten, alle 15 Untersuchungsflächen umfassenden, Datensatzes sind verschiedene signifikante Beziehungen aufgezeigt worden. Eine alle Daten umfassende Korrelationsmatrix ist im Anhang A9 (S. 135) gegeben, ausgewählte Korrelationen sind in Tab. 3.14 dargestellt.

Der durch Thekamöben gebildete Silicium-Pool ist negativ mit dem Boden-pH, der Feinbodenmasse und der leicht verfügbaren Silicium-Fraktion korreliert. Eine positive Korrelation besteht zum organischen Kohlenstoffgehalt, sowie zum C/N-Verhältnis.

Darüber hinaus bestehen unter den Bodenparametern verschiedene signifikante Beziehungen, genannt seien hier nur die sehr stark ausgeprägten Korrelationen (Korrelationskoeffizient

$r_s > 0,7$). Es bestehen in dieser Hinsicht jeweils Beziehungen zwischen dem Boden-pH, der Feinbodenmasse und der leicht verfügbaren Silicium-Fraktion (positive Koeffizienten). Der Boden-pH ist darüber hinaus negativ mit dem organischen Kohlenstoff und dem C/N-Gehalt korreliert. Die Feinbodenmasse steht in Verbindung zum leicht verfügbaren Silicium (positiver Koeffizient) und dem C/N-Gehalt, sowie dem Gehalt organischen Kohlenstoffs (negative Koeffizienten).

Mit zunehmendem C/N-Gehalt und steigenden Gehalten organischen Kohlenstoffs nimmt die leicht verfügbare Silicium-Fraktion ab, der Anteil organischen Kohlenstoffs steigt mit zunehmenden Gesamtstickstoff- und C/N-Gehalten des Bodens (Tab. 3.14).

Tab. 3.14: Korrelationen zwischen physikalisch-chemischen Bodenparametern (obere 5 cm) und dem durch Thekamöben (TA) gebildeten Silicium-Pool (leere plus gefüllte Schalen, obere 5 cm). Gegeben sind Spearmans Rangkorrelationskoeffizienten, signifikante Beziehungen ($p < 0,01$; $N = 15$) sind fett hervorgehoben.

	pH	FEM	Si (CaCl ₂)	Si (Tiron)	N _t	SOC	C/N
FEM	0,864	-	-	-	-	-	-
Si (CaCl ₂)	0,950	0,861	-	-	-	-	-
Si (Tiron)	0,550	0,554	0,654	-	-	-	-
N _t	-0,650	-0,571	-0,561	-0,096	-	-	-
SOC	-0,829	-0,771	-0,746	-0,329	0,886	-	-
C/N	-0,886	-0,961	-0,879	-0,504	0,561	0,800	-
Si-Pool (TA)	-0,893	-0,743	-0,782	-0,518	0,589	0,800	0,729

3.3.3 Vergleich mit phytogenen Silicium-Pools

Die durch Thekamöben gebildeten protozoischen Silicium-Pools sind auf den drei- und fünfjährigen Initialflächen relativ klein (3 g bis 100 g ha⁻¹), erreichen aber auf der zehnjährigen Fläche eine Größe (680 g ha⁻¹) (siehe Abb. 3.7, S. 33), die vergleichbar ist mit derjenigen an den Mull-Standorten (siehe Abb. 3.18, S. 50). Der Anteil der protozoischen Silicium-Pools am ermittelten biogenen Silicium-Pool (siehe Abb. 3.2, S. 26 und Anhang A3, S. 111) zeigt, dass auf den Initialflächen lediglich geringe Mengen von etwa 0,04 ‰ (3 cov), 1 ‰ (5 cov) und 6 ‰ (10 cov) durch von Thekamöben synthetisiertes Silicium gebildet werden (siehe 3.1.2, S. 32). Daraus lässt sich ableiten, dass die restlichen biogenen Silicium-

Pools (zum Großteil wahrscheinlich durch Phytolithe gebildet) etwa 170-fach (10 cov) bis 25.000-fach (3 Cov) größer sind, als die protozoischen Silicium-Pools.

Die protozoischen (Thekamöben) und phytogenen (Phytolithe) Silicium-Pools an den bewaldeten Mull- und Nicht-Mull-Standorten sind in Abb. 3.26 dargestellt.

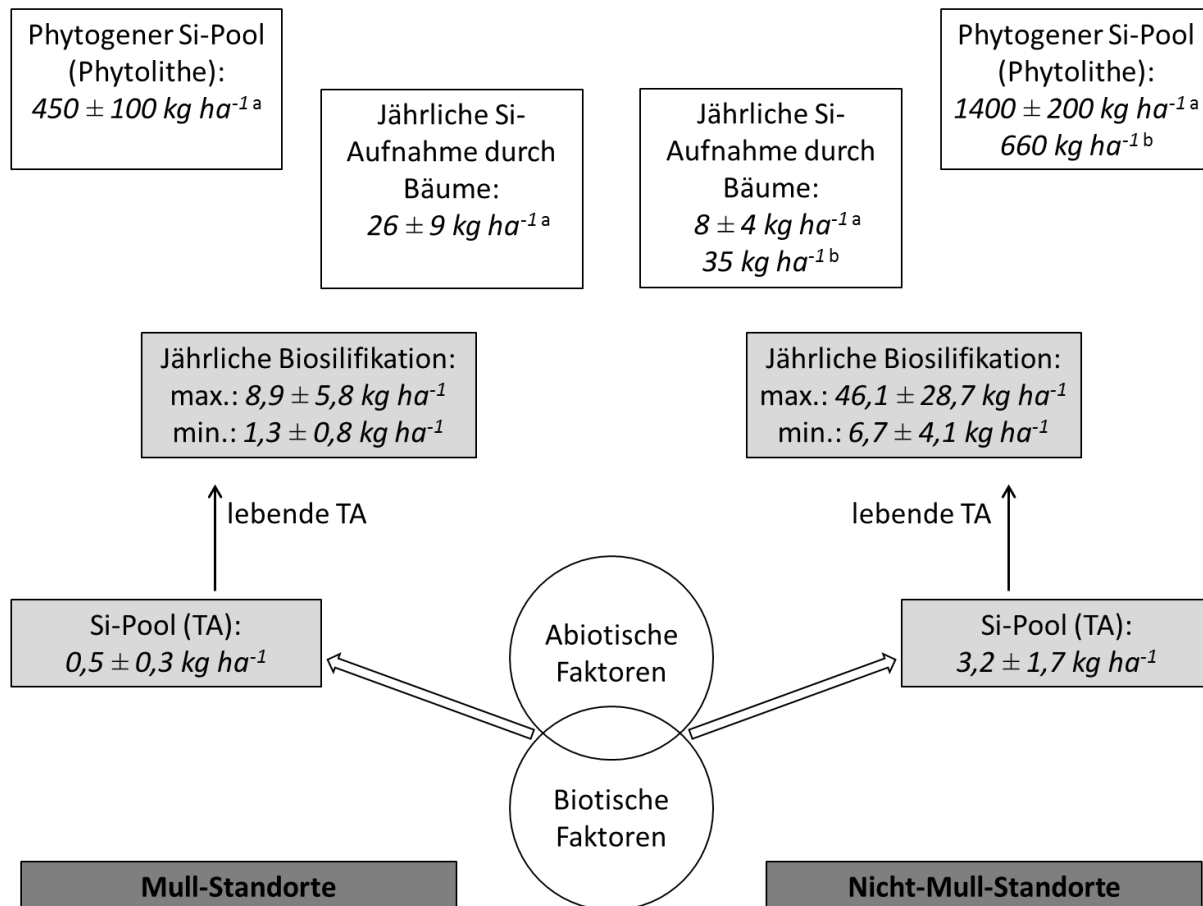


Abb. 3.26: Biogene Silicium-Pools an Mull (links, Mittelwerte \pm SD, $n = 6$) und Nicht-Mull-Standorten (rechts, Mittelwerte \pm SD, $n = 4$). Dargestellt sind durch Thekamöben gebildete Silicium-Pools (leere plus gefüllte Schalen, obere 5 cm), sowie minimale und maximale Biosilifikationsraten lebender Thekamöben (jeweils hellgrau hervorgehoben). Zum Vergleich ist die jährliche Silicium-Aufnahme durch Bäume, sowie die Größe phytogener Silicium-Pools gezeigt (Quellen: ^aBartoli 1983; ^bSommer et al. 2013). Beachte: Bei den phytogenen Pool-Angaben sind die oberen 50 cm (Bartoli 1983) bzw. 20 cm (Sommer et al. 2013) des untersuchten Waldbodens berücksichtigt worden.

Aus den dort angeführten Daten ergibt sich, dass die durch Thekamöben gebildeten Silicium-Pools etwa 50-fach (Nicht-Mull-Standorte) bis 90-fach (Mull-Standorte) kleiner sind, als die entsprechenden phytogenen Silicium-Pools (durch einfache proportionale Berechnung jeweils bezogen auf die oberen 5 cm Boden, d.h. für Mull-Standorte etwa $45\ kg\ ha^{-1}$, für Nicht-Mull-

Standorte 140 kg bzw. 165 kg ha^{-1}). Die aus den Anteilen des protozoischen Silicium-Pools am biogenen Silicium-Pool (siehe Abb. 3.19, S. 51) abgeleiteten Ergebnisse bestätigen zumindest für die Nicht-Mull-Standorte dieses Größenverhältnis: Der protozoische Silicium-Pool ist dabei durchschnittlich etwa 70-fach kleiner, als der restliche biogene – wahrscheinlich größtenteils durch Phytolithe gebildete – Silicium-Pool. Bei den Mull-Standorten dagegen ergibt sich ein Größenverhältnis von etwa 500:1 (restlicher biogener Si-Pool:protozoischer Si-Pool), womit das aus Abb. 3.26 abgeleitete Größenverhältnis um etwa den Faktor fünf bis sechs kleiner ist.

Die annuelle Biosilifikationsleistung der beschalten Amöben ist mit der jährlichen Silicium-Aufnahme durch Bäume vergleichbar. An den Nicht-Mull-Standorten kann die Biosilifikation der Einzeller unter für Thekamöben günstigen Bedingungen die Silicium-Aufnahme des Baumbestandes sogar übersteigen (Abb. 3.26).

Werden die Standorte getrennt nach Bewaldung betrachtet, ergibt sich ein vergleichbares Bild (Tab. 3.15). Im Vergleich zu den protozoischen Silicium-Pools sind die phytogenen Silicium-Pools in den Laubwäldern um einen Faktor von etwa 35 größer, in den Nadelwäldern steigt dieser Faktor auf knapp 47 (durch einfache proportionale Berechnung bezogen jeweils auf die oberen 5 cm Boden).

Tab. 3.15: Protozoische (Thekamöben, grau hervorgehoben) und phytogene Silicium-Pools und annuelle Biosilifikationsraten. Gegeben sind Mittelwerte (MW) und Standardabweichungen (SD). Die Angaben für Thekamöben sind aus den für die vorliegende Arbeit erhobenen Daten für Laub- (AB, EG, MR, ZE und RO; $n = 5$), Misch- (HE, PP und SL; $n = 3$) und Nadelwälder (HS und HK; $n = 2$) berechnet worden (siehe Abb. 3.18, S. 50). Für die Werte der phytogenen Silicium-Pools bzw. der annualen Biosilifikation gilt: ^a = Angaben aus Bartoli (1983), ^b = MW der Angaben aus Bartoli (1983) und Sommer et al. (2013). Beachte: Die Angaben in Bartoli (1983) beziehen sich dabei auf die oberen 50 cm des untersuchten Waldbodens.

Bewaldung	Si-Pool		Biosilifikation (kg ha^{-1})				Si-Pool		Biosilifikation	
	in kg ha^{-1}		minimal		maximal		in kg ha^{-1}		in kg ha^{-1}	
	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD
Laubwälder	1,3	1,9	2,5	3,4	17,4	23,3	450 ^a	100	31 ^b	6
Mischwälder	1,2	0,9	2,6	1,6	17,9	10,8	-	-	-	-
Nadelwälder	3,0	2,3	7,0	6,5	48,4	45,1	1400 ^a	200	8 ^a	4

Die annuelle Biosilifikation dagegen weist wiederum vergleichbare Größenordnungen auf und in den Nadelwäldern kann die jährliche Silicium-Aufnahme der Nadelbäume durch diejenige der Thekamöben deutlich übertroffen werden (Tab. 3.15). Für Mischwälder sind

keine vergleichbaren Angaben zur phytogenen Silicium-Pool-Größe oder Silicium-Aufnahme durch den Baumbestand in der Literatur aufgefunden worden. Durch einfache Interpolation (Mittelwertbildung aus den Angaben für Laub- und Nadelwälder in Tab. 3.15) jedoch kann von einem phytogenen Silicium-Pool von etwa 930 kg ha^{-1} und einer Biosilifikation von etwa 20 kg ha^{-1} pro Jahr ausgegangen werden.

Auf Grundlage der in Tab. 3.15 angegebenen Werte sind die durch Thekamöben und Phytolithe gebildeten Silicium-Pools und die annualen Biosilifikationsraten beschalter Amöben und des jeweiligen Baumbestandes auf die Fläche Europas (ohne GUS-Staaten) extrapoliert worden (Tab. 3.16). Diese Ergebnisse verdeutlichen noch einmal die Größenordnung des durch Thekamöben repräsentierten protozoischen Silicium-Pools auf makroskaliger Ebene. Dabei weist der protozoische Silicium-Pool eine Größe von knapp $380 \text{ kg} \times 10^6$ auf, die annuelle Biosilifikationsleistung beläuft sich auf etwa $850 \text{ kg} \times 10^6$ (minimal) bis $5.850 \text{ kg} \times 10^6$ (maximal). Insbesondere in Nadelwäldern, die in Europa den Großteil (etwa 53 %) des Waldbestandes bilden (United Nations 2000), liegt die jährliche Biosilifikationsleistung beschalter Amöben in der Größenordnung der Silicium-Aufnahme durch den Baumbestand oder kann diese um ein Vielfaches übertreffen.

Tab. 3.16: Extrapolation der protozoischen (Thekamöben, grau unterlegt) und phytogenen Silicium-Pools und annualen Biosilifikationsraten auf die Fläche Europas (ohne GUS-Staaten). Zur Berechnung sind die entsprechenden Werte (kg ha^{-1}) aus Tab. 3.15 herangezogen worden. Die Flächenangaben sind dem TBFRA (Temperate and boreal forest resources assessment) 2000-Bericht der Vereinten Nationen entnommen worden (United Nations 2000).

Bewaldung	Fläche in $\text{ha} \times 10^6$	Si-Pool in $\text{kg} \times 10^6$		Biosilifikation ($\text{kg} \times 10^6$)				Si-Pool in $\text{kg} \times 10^6$		Biosilifikation in $\text{kg} \times 10^6$	
		MW	SD	minimal		maximal		MW	SD	MW	SD
Laubwälder	57	73	110	143	192	992	1327	25650	5700	1739	363
Mischwälder	25	30	23	65	39	447	269	-	-	-	-
Nadelwälder	91	274	206	637	593	4409	4108	127400	18200	728	364

4 Diskussion

4.1 Standortauswahl und Thekamöben-Abundanzen

Generell reflektieren die erhobenen physikalisch-chemischen Bodenparameter den initialen Status der Ökosystementwicklung der Untersuchungsflächen Hühnerwasser und Neuer Lugteich und spiegeln die Eigenschaften der für die Flächenkonstruktion eingesetzten Substrate wider. Zu Beginn des Monitoring-Programms auf der Versuchsfläche Hühnerwasser im Jahre 2005 beliefen sich die Gesamtstickstoffgehalte im Durchschnitt auf $0,1 \text{ g kg}^{-1}$ und der Gehalt organischen Kohlenstoffs wurde mit $1,6 \text{ g kg}^{-1}$ beziffert, so dass ein C/N-Verhältnis von 16 vorlag (Gerwin et al. 2010). Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit erhobenen Daten weisen auf etwa zwei- bis dreifach höhere Gesamtstickstoffgehalte und vergleichbare Gehalte an organischem Kohlenstoff hin, so dass insgesamt deutlich niedrigere C/N-Verhältnisse ermittelt worden sind. Bei Fertigstellung der Versuchsfläche Hühnerwasser zeigte der Boden generell niedrige Gehalte an Gesamt-, anorganischem und organischem Kohlenstoff und wurde bezüglich des Boden-pHs (Durchschnittswert von etwa 8) als neutral bis schwach alkalisch eingestuft (Gerwin et al. 2010), der im Rahmen der vorliegenden Arbeit ermittelte pH der jüngsten Fläche bewegt sich ebenfalls in diesem Bereich. Die ermittelte Abnahme des Boden-pHs mit zunehmendem Flächenalter ist hauptsächlich auf die Verwitterung von Carbonaten und die Akkumulation organischen Materials zurückzuführen (vgl. Fischer et al. 2010; Frouz et al. 2001). Am Neuen Lugteich ist – zumindest im obersten Bodenkompartment – der Gehalt organischen Kohlenstoffs im Vergleich zum Hühnerwasser etwas höher, der Boden ist dementsprechend etwas saurer. Diese Ergebnisse sind mit denen von Lemnitz et al. (2008) vergleichbar.

Die im Rahmen der Rekultivierung von Bergbaufolgelandschaften künstlich geschaffenen Einzugsgebiete Neuer Lugteich und Hühnerwasser waren und sind Gegenstand zahlreicher wissenschaftlicher Untersuchungen, die sich mit der Dynamik physikalisch-chemischer, hydrologischer und biologischer Aspekte während der Initialphasen der Ökosystementwicklung und dazugehörigen Fragestellungen beschäftigen (z.B. Elmer et al. 2013; Gerwin et al. 2011; Kendzia et al. 2008; Lemnitz et al. 2008; Russell et al. 2010; Schaaf et al. 2011). Eingebettet in diesen wissenschaftlichen Kontext und aufgrund der Erfahrung mit Thekamöben-Gemeinschaften am Hühnerwasser (Wanner & Elmer 2009), sind die initialen Standorte besonders geeignet, um Aussagen über die Entwicklung des protozoischen Silicium-Pools und vorhandene Einflussfaktoren zu treffen.

Die Individuendichten sowohl der Euglyphida als auch der Arcellinida sind am ältesten Untersuchungsstandort (10 cov) der initialen Flächen am höchsten, wobei insgesamt mehr Idiosomenformen gefunden worden sind. Diese schließen unter anderem das Taxon *Puytoracia bonneti* ein, das hier erstmalig für eine Untersuchungsfläche in Deutschland nachgewiesen worden ist (bei Nicholls 2006 lassen sich detaillierte Informationen zur Gattung *Puytoracia* finden). Dies unterstreicht die Bedeutung künstlich geschaffener Ökosysteme nicht nur hinsichtlich der Monitoring-Möglichkeiten (z.B. Gerwin et al. 2011), sondern auch bezüglich der Biodiversität und deren Einfluss auf Ökosystemfunktionen (vgl. Benayas et al. 2009; Zedler 2005). Forschungsarbeiten zum Vorkommen von Protozoen (inkl. Thekamöben) an Standorten mit unwirtlichen Bedingungen (z.B. aride Gebiete) haben gezeigt, dass insbesondere Einzeller mit hohen Vermehrungsraten häufiger auftreten, da sie besser an die unbeständigen Lebensbedingungen angepasst sind (z.B. Bamforth 2004; Robinson et al. 2002).

Bei der Besiedlung initialer Flächen durch Thekamöben ist zum einen die Abhängigkeit derjenigen Taxa, die ihre Schalen aus Xenosomen aufbauen, von der Verfügbarkeit geeigneter Sedimentpartikel zu berücksichtigen (siehe z.B. Lousier 1982), zum anderen sind – für Individuen beider Ordnungen (Euglyphida und Arcellinida) – die vom Zufall gelenkte Immigration und der anschließende Besiedlungserfolg (gesteuert beispielsweise durch Nahrungsangebot, Bodenfeuchte oder vorhandene Fressfeinde) von Bedeutung (Wanner et al. 2008; Wanner & Elmer 2009).

Während aus Xenosomen aufgebaute Schalen als relativ stabil gelten, werden Schalen aus Idiosomen als unbeständiger angesehen (Lousier & Parkinson 1981; Mitchell et al. 2008b; Roe et al. 2002). Hierbei scheint es jedoch innerhalb einzelner Gattungen (z.B. *Assulina*) erhebliche Unterschiede in der Schalen-Stabilität – die wahrscheinlich u.a. von der Größe einzelner Idiosomen und der Menge an Kittsubstanz abhängig ist – zu geben, so dass generelle Aussagen zu dieser kritisch gesehen werden müssen (Swindles & Roe 2007). Dennoch kann eine erhöhte Schalen-Stabilität zu einer höheren Auffindungsrate bestimmter Taxa (an den Initialflächen insbesondere Xenosomenformen) führen.

Bei den Thekamöben gehören speziell kleinere Taxa (< 50 µm) der Ordnungen Euglyphida (z.B. *Trinema*) und Arcellinida (z.B. *Phryganella*) zu den Erstbesiedlern (Smith et al. 2008; Wanner & Dunger 2001; Wanner & Elmer 2009). Analysen von windtransportierten Thekamöben, die in Klebefallen für Pollenanalysen gefunden worden sind, haben gezeigt, dass auf dem Luftweg – neben den Idiosomenformen – hauptsächlich Xenosomenformen das Untersuchungsgebiet Hühnerwasser erreichen (Wanner et al. 2015). Bei diesen Analysen sind

insbesondere Individuen des Taxons *Phryganella acropodia* in den Klebefallen aufgefunden worden. Der Besiedlungserfolg der auf der Fläche hauptsächlich durch Wind eingetragenen Thekamöben – speziell der Xenosomenformen – lässt sich auch an den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit ablesen.

Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit analysierten Waldstandorte sind bereits in früheren Arbeiten Gegenstand ökologischer Untersuchungen gewesen (z.B. Friedel et al. 2006; Sommer et al. 2002). Die Standorte sind dahingehend ausgewählt worden, dass hier vor allem ausgeprägte Gradienten in Bodenparametern und Regenwurmbiomassen vorhanden sind. Die ausgewählten Flächen repräsentieren demnach Mull- und Nicht-Mull-Standorte, die verschiedene Bodengruppen, Bewaldungen, geographische Positionen, Klimadaten, physikalisch-chemische Bodenparameter und Regenwurmbiomassen aufweisen. Bezüglich der Regenwurmbiomassen ist zu berücksichtigen, dass diese intra- und interannuellen Schwankungen unterworfen sein können (z.B. Monroy et al. 2006; Scheu 1992). Um dennoch vergleichbare Daten für alle Standorte zu erhalten, sind die Beprobungen jeweils im Frühjahr und bei ähnlicher Witterung durchgeführt worden. Es kann generell davon ausgegangen werden, dass die erhobenen Regenwurmbiomassen mit der jeweiligen Humusform und abhängigen Bodeneigenschaften der Standorte korrespondieren (vgl. Ehrmann et al. 2002; Ponge 2003; Römbke et al. 2005). Da die Ergebnisse der in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Bodenanalytik mit den entsprechenden Resultaten älterer Arbeiten an diesen Standorten vergleichbar sind (vgl. Sommer et al. 2002), lässt sich folgern, dass die Bodeneigenschaften hier als relativ konstant angesehen werden können. Es wird deshalb davon ausgegangen, dass auch die zu einem früheren Zeitpunkt (vgl. 2.3, S. 16) erhobenen Regenwurmbiomassen an den ausgewählten, relativ alten und ungestörten Wäldern vergleichsweise stabil sind und somit repräsentative Angaben für die ausgewählten Mull- bzw. Nicht-Mull-Standorte darstellen. Die Einteilung der Untersuchungsgebiete in Mull- und Nicht-Mull-Standorte spiegelt sich auch im Ergebnis der auf Grundlage der erhobenen Bodenparameter durchgeführten Clusteranalyse wider, so dass generell von Standorten mit ausgeprägten Humusformen und korrespondierenden, charakteristischen Biomassen anezischer, epi- und endogäischer Regenwürmer ausgegangen werden kann.

Die vorkommenden Thekamöben an den Waldstandorten sind insbesondere vom Boden-pH und der Biomasse endogäischer Regenwürmer abhängig (siehe 4.4, S. 75 ff.). Die Ordination der Thekamöben-Daten der untersuchten Waldstandorte im CCA-Diagramm ist signifikant abhängig vom C/N-Gehalt – einem Indikator für die Humusform – und den entsprechenden FEM-Werten. Sowohl C/N ($r_s = 0,976$), als auch FEM ($r_s = -0,964$) sind dabei sehr stark mit

dem Porenvolumen (SPV) korreliert. Die Ordination der Thekamöben-Daten um den Koordinatenursprung ist wenig überraschend, da viele Indikator-Taxa für Humusformen (siehe z.B. Foissner 1999) – insbesondere Xenosomenformen, die nicht im Fokus der vorliegenden Arbeit lagen – zusammengefasst in der Ordnung Arcellinida verzeichnet worden sind. Innerhalb der Ordnung Euglyphida gehören die meisten verzeichneten Taxa nicht zu den typischen Humusform-Indikatoren, sondern sind ubiquitär und in den meisten Böden und Humusformen auffindbar. Darüber hinaus sind auch hier Thekamöben zusammengefasst worden (als „Idiosomenformen“ oder *Euglypha spec.*), da eine genauere Bestimmung nur mit Hilfe von REM-Aufnahmen möglich gewesen wäre. Auf solch eine zeitintensive Bestimmung der Thekamöben ist allerdings zugunsten eines großen Datensatzes, der eine Vielzahl von Standorten (vgl. Tab. 2.1, S. 12) und möglichen abiotischen und biotischen Einflüssen (vgl. z.B. Tab. 3.7, S. 37) abdeckt, verzichtet worden. Trotz dieser Beschränkung auf die Idiosomen-synthetisierenden ubiquitären Taxa der Euglyphida, lassen sich zwei Taxa außerhalb der unmittelbaren Nähe des Koordinatenursprungs finden – *Tracheleuglypha dentata* und *Assulina muscorum*. Zumindest das Taxon *Assulina spp.* gilt dabei als typischer Humusform-Indikator (siehe Foissner 1999).

Die Resultate der durchgeführten multivariaten Analyseverfahren unter Berücksichtigung aller Versuchsflächen (Waldstandorte plus Initialflächen) bestätigen generell die eben diskutierten Ergebnisse. Bei der CCA ist die (insgesamt deutlichere) Ordination der Thekamöben-Daten signifikant abhängig von den Gehalten organischen Kohlenstoffs und den FEM-Werten. Außerdem zeigen auch die DCA und die Clusteranalyse auf Grundlage der Thekamöben-Daten bedingt durch die Taxa-Zusammenfassung keine eindeutige Trennung von Mull- und Nicht-Mull-Standorten. Eine Unterscheidung zwischen Waldstandorten und Initialstandorten ist hierbei zumindest für die jüngsten Flächen (drei- und fünfjährig) möglich. Die hier ermittelten physikalisch-chemischen Bodenparameter, sowie die erhobenen Individuendichten von Thekamöben sind vergleichbar mit den Ergebnissen anderer Arbeiten, die Waldökosysteme und Thekamöben-Populationen in Deutschland analysiert haben (z.B. Ehrmann et al. 2012; Rauenbusch 1987). Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit erhobenen Daten stellen demnach einen repräsentativen Datensatz dar, der sich gut für die Überprüfung der eingangs formulierten Hypothesen mittels uni- und multivariater statistischer Tests eignet.

4.2 Protozoische Silicium-Pools und Biosilifikationsraten

4.2.1 Größenordnung

Für Initialflächen gibt es bislang keine vergleichbaren Untersuchungen des durch Thekamöben repräsentierten Silicium-Pools und der jährlichen Biosilifikationsleistung lebender Thekamöben. Sommer et al. (2013) haben bei der Analyse eines 120 Jahre alten Buchenbestandes im Nordosten Deutschlands einen von Idiosomenformen gebildeten Silicium-Pool in der Größenordnung von 2 kg ha^{-1} und eine Biosilifikationsleistung von $17 \text{ kg Silicium pro Hektar lebender Individuen}$ (bei einer Annahme von 15 Generationen pro Jahr) ermittelt. Im Vergleich dazu ist die jährliche Silicium-Aufnahme durch den Baumbestand (Buche) auf 35 kg ha^{-1} beziffert worden, wobei $34 \text{ kg Silicium pro Hektar}$ durch Laubabwurf dem Boden wieder zugeführt werden. Auf den Initialflächen macht der größte ermittelte Silicium-Pool rund $0,7 \text{ kg ha}^{-1}$ (10 cov) aus, wobei lebende Idiosomenformen eine jährliche Biosilifikationsleistung von etwa $2 \text{ kg bis } 16 \text{ kg Silicium pro Hektar}$ aufweisen. Die jährliche Biosilifikationsleistung der Einzeller ist also in der Größenordnung anzusiedeln, in der Bäume Silicium aufnehmen und verdeutlicht somit die Bedeutung von Thekamöben für den Silicium-Stoffkreislauf an jungen, künstlich geschaffenen Standorten. Zusammen mit den Ergebnissen weiterer Publikationen (z.B. Carey & Fulweiler 2012; Clymans et al. 2011; Conley et al. 2008; Struyf et al. 2010) unterstreicht dies auch die Bedeutung anthropogener Einflüsse (z.B. durch Ackerbau und Waldnutzung) auf Silicium-Pools und Silicium-Flüsse.

Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit errechneten F/P-Verhältnisse der Idiosomenformen bewegen sich zwischen einem Wert von zehn (Fläche 3 cov) und drei (Fläche 10 cov), was eine Zunahme bzw. Akkumulation der entsprechenden Silicium-Pools auf den älteren Flächen anzeigt. Eine signifikante Akkumulation protozoischen Siliciums im Laufe der Zeit allerdings, die sich auch in steigenden Werten der Tiron-extrahierbaren Silicium-Fraktion widerspiegelt, ist erst bei sehr kleinen F/P-Verhältnissen ($F/P < 1$) wahrscheinlich. Hierbei ist neben der jeweiligen Biosilifikationsleistung die Löslichkeit des protozoischen Silicium-Pools zu berücksichtigen (siehe 4.2.4, S. 69 ff.).

Die für die Waldstandorte ermittelten Größen der protozoischen Silicium-Pools (Mull-Standorte: $0,2 \text{ kg bis } 0,9 \text{ kg ha}^{-1}$; Nicht-Mull-Standorte: $1,4 \text{ kg bis } 4,7 \text{ kg ha}^{-1}$) und jährlichen Biosilifikationsraten (Mull-Standorte: $0,5 \text{ kg bis } 16,5 \text{ kg ha}^{-1}$; Nicht-Mull-Standorte: $2,4 \text{ kg bis } 80,4 \text{ kg ha}^{-1}$) sind vergleichbar mit denjenigen der wenigen, vorherigen Arbeiten (Aoki et al. 2007; Sommer et al. 2013). Während die Silicium-Pools relativ klein sind (im Vergleich zu den phytogenen Silicium-Pools), ist die jährliche maximale Biosilifikationsleistung mit derjenigen von Bäumen vergleichbar. Daraus resultieren die errechneten F/P-Verhältnisse, die

sich zwischen 1,6 und 3,1 bewegen. Auch an den Waldstandorten ist demnach eine längerfristige Akkumulation – in Abhängigkeit von der Löslichkeit bzw. Stabilität der Schalen – von Thekamöben-Schalen nicht auszumachen, die Biosilifikationsleistung der Idiosomen-synthetisierenden Taxa ist allerdings beachtlich. Daraus folgt, dass Thekamöben einen sehr dynamischen Bestandteil des biogenen Silicium-Filters bilden. Insbesondere an Nicht-Mull-Standorten können die Biosilifikationsraten der Thekamöben diejenigen der hauptsächlich auftretenden Nadelbäume übertreffen (weitere Angaben zu phytogenen Silicium-Pools und Biosilifikationsraten lassen sich beispielsweise bei Conley 2002 oder Cornelis et al. 2010 finden). Die Tatsache, dass der Bestand an Nadelwäldern etwa 53 % der Waldfläche Europas (ohne GUS-Staaten) ausmacht (United Nations 2000), unterstreicht dabei die Bedeutung der Thekamöben für den (globalen) Silicium-Stoffkreislauf.

Zur Quantifizierung des protozoischen Silicium-Pools sind in der vorliegenden Arbeit lediglich intakte Schalen herangezogen worden, es liegen somit keine Informationen zur Quantität des aus einzelnen Idiosomen gebildeten Silicium-Pools in den Böden der Untersuchungsgebiete vor. Zukünftige Untersuchungen sollten diesen bislang nicht erfassten Silicium-Pool einzelner Idiosomen ebenfalls berücksichtigen, um das gesamte Spektrum des durch Thekamöben synthetisierten Siliciumdioxids zu erfassen. Es ist davon auszugehen, dass einzelne Idiosomen in Böden relativ häufig zu finden sind, da einige Thekamöben (z.B. *Schoenbornia*, *Heleopera*) diese aus dem Boden aufnehmen, um sie wiederum für den Bau der eigenen Schale zu nutzen (Meisterfeld 2002a; Schönborn et al. 1987).

Ein weiterer Punkt, der in weiterführenden Untersuchungen berücksichtigt werden sollte, ist die Verwendung erbeuteter Idiosomen durch räuberische Taxa (z.B. *Nebela*, *Heleopera*), die diese zum Aufbau ihrer Schalen verwenden (Meisterfeld 2002a; Rauenbusch 1987). Es liegen keinerlei Angaben zur Größenordnung dieses „versteckten“, durch recycelte Idiosomen gebildeten Silicium-Pools vor. Diese Aspekte deuten darauf hin, dass der durch Thekamöben repräsentierte Silicium-Pool in Böden insgesamt also größer sein muss, als in der vorliegenden Arbeit berechnet.

4.2.2 Vergleich bewachsener und unbewachsener Beprobungspunkte

Die protozoischen Silicium-Pools sind jeweils an den bewachsenen Beprobungspunkten größer als an den unbewachsenen. Die Akkumulation biogenen Siliciums (hier bezogen auf die Schalen der Idiosomenformen) ist insbesondere an den unbewachsenen Stellen der untersuchten Initialflächen z.B. durch Wetterphänomene erschwert. Speziell leere Schalen können hier von schweren Regenschauern fortgespült oder durch starke Winde verweht

werden. Bewachsene Stellen bieten in dieser Hinsicht nicht nur Schutz vor den eben genannten Wetterphänomenen, sondern bieten darüber hinaus günstige Lebensbedingungen für die Thekamöben. Die Vegetation bietet dabei vermehrt Mikrohabitate in der Rhizosphäre, die sich durch ein erhöhtes Angebot an Nahrungsquellen (z.B. Bakterien und Pilze) auszeichnet. Pflanzen können demnach „Inseln des Lebens“ in einer sonst eher unwirtlichen Umgebung darstellen, wie frühere Untersuchungen gezeigt haben (z.B. Carlson et al. 2010; Verhoeven 2002; Wanner & Elmer 2009).

4.2.3 Unterschiede in der vertikalen Verteilung

Während die Individuendichten der Thekamöben lediglich auf einer der initialen Untersuchungsflächen (5 cov) statistisch signifikante Unterschiede zwischen den analysierten oberen und unteren Bodenkompartmenten zeigen, ist für die von Thekamöben gebildeten Silicium-Pools ein solcher Unterschied nicht auszumachen. Dies deutet auf eine relativ gleichmäßige Verteilung der Thekamöben und der entsprechenden Silicium-Pools hin, so dass eine altersabhängige Differenzierung der Mikrohabitate in den verschiedenen Lagen des Bodens (noch) nicht feststellbar ist.

Eine Abhängigkeit der Thekamöben von der jeweiligen Bodenhorizontierung in älteren, „entwickelten“ Ökosystemen ist bereits in früheren Arbeiten dokumentiert worden (siehe z.B. Ehrmann et al. 2012; Krashevskaja et al. 2007; Lousier & Parkinson 1984) und ist auch für die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Waldstandorte feststellbar. An 70 % der analysierten bewaldeten Flächen übertrifft die Größe protozoischer Silicium-Pools der oberen Bodenkompimente diejenige in den unteren Bodenkompimenten und folgt so der typischen Thekamöben-Verteilung (Abnahme mit zunehmender Tiefe) in Böden (z.B. Bamforth 1971; Finlay et al. 2000; Ehrmann et al. 2012). Dabei scheint die vertikale Verteilung von Mikro-Habitaten und den darin vorkommenden Thekamöben – und somit protozoischer Silicium-Pools – auch durch die Aktivität von Regenwürmern, speziell endogäischen Arten beeinflusst zu werden (siehe 4.4, S. 75 ff.).

4.2.4 Zur Stabilität biogener Silicium-Pools

Während Phytolithe einige Jahre bis Jahrzehnte im Boden überdauern können (z.B. Fraysse et al. 2009), zerfallen Thekamöben-Schalen in der Regel bereits nach wenigen Wochen bis Monaten – abhängig von den jeweiligen Umweltbedingungen (z.B. Coûteaux & Ogden 1988; Lousier & Parkinson 1981). Aufgrund der unterschiedlichen Löslichkeit fungieren

protozoische und phytogene Silicium-Pools somit kurz- (Thekamöben) bis mittelfristig (Phytolithe) als Bestandteile des biogenen Silicium-Filters.

Laboruntersuchungen zur Abbaurate leerer Thekamöbenschalen haben zu gegensätzlichen Ergebnissen geführt: Während Coûteaux (1992) auch nach fünf Wochen keine statistisch signifikante Abnahme leerer Schalen beobachtet hat, haben Lousier & Parkinson (1981) eine solche Abnahme bereits innerhalb von ein bis zwei Wochen festgestellt. Die Abbaurate scheint dabei temperaturabhängig zu sein (Meisterfeld & Heisterbaum 1983). Allen Untersuchungen gemeinsam ist, dass jeweils nur ganze Schalen beobachtet worden sind, so dass keinerlei Informationen zur Auflösung einzelner Idiosomen vorliegen.

Beispielsweise sind einzelne Idiosomen in den Sedimenten von Süßwasser-Gewässern in großer Zahl auffindbar, wie Untersuchungen von Douglas & Smol (1987) und Pienitz et al. (1995) gezeigt haben. Douglas & Smol (1987) haben dabei aus der vertikalen Verteilung der synthetisierten Silicium-Strukturen in den Sedimenten folgende Reihenfolge bezüglich deren Stabilität abgeleitet: i) Schuppen der Goldbraunen Algen (Chrysophyceae), geringe Stabilität, ii) Zellhüllen der Diatomeen (Bacillariophyta), mittlere Stabilität und iii) Idiosomen der Thekamöben, hohe Stabilität.

Die Silicium-Gehalte von gleich großen Diatomeen-Zellhüllen und Thekamöben-Schalen sind in etwa vergleichbar. Paasche (1973) hat die Silicium-Gehalte von Diatomeen-Zellhüllen fünf verschiedener Taxa ermittelt. Der Silicium-Gehalt richtet sich dabei nach der Zellhüllengröße und schwankt zwischen 1,8 pg und 900 pg pro Zellhülle (Größe: 3 µm bis 52 µm).

Schwamm-Spicula (zoogener Silicium-Pool) verbleiben aufgrund ihrer Größe (bis zu 450 µm; Schröder et al. 2008) relativ lang in den Sedimenten verglichen zu den Zellhüllen von Diatomeen (Conley & Schelske 1993; Maldonado et al. 2005, 2010). Demgegenüber stellen die sehr dünnen Siliciumdioxid-Krusten (im Nanometer-Bereich) von Bakterien und Pilzen (mikrobieller Silicium-Pool) eine relativ kurzlebige Form biogenen Siliciums dar (Westall et al. 1995).

Die Auflösung amorphes Siliciumdioxids wird durch verschiedene Faktoren beeinflusst. Nach Bartoli & Wilding (1980), die die Auflösung von Phytolithen untersucht haben, sind hier z.B. die spezifische Oberfläche, Aluminium- und Wasser-Gehalte, Alter und die biologische Abbaubarkeit des die Phytolithe umgebenden organischen Materials zu nennen. Wilding & Drees (1974) z.B. haben gezeigt, dass die von Bäumen synthetisierten Phytolithe aufgrund ihrer größeren spezifischen Oberfläche eine etwa zehn- bis fünfzehnmal höhere Löslichkeit als Gras-Phytolithe aufweisen.

Phytolithe, die von Laubbäumen stammen, besitzen höhere Wasser- (11 %) und niedrigere Aluminium-Gehalte (2 %), als die von Nadelbäumen synthetisierten Phytolithe (Aluminium-Gehalte 3 % bis 4 %), und weisen laut Bartoli & Wilding (1980) deshalb eine höhere Löslichkeit auf. Durch Chemisorption wird Aluminium dabei an der Oberfläche der Phytolithe gebunden und setzt laut Bartoli (1985) dadurch deren Löslichkeit herab.

Im Gegensatz zu Bartoli & Wilding (1980) und Bartoli (1985) haben Fraysse et al. (2009) eine solche Abhängigkeit der Löslichkeit von Phytolithen vom Aluminium-Gehalt in ihren Untersuchungen nicht feststellen können. Auch die von Bartoli & Wilding (1980) und Bartoli (1985) gefundenen Unterschiede in der Löslichkeit von Phytolithen verschiedener Pflanzenarten – u.a. zurückgeführt auf den jeweiligen Aluminium-Gehalt – sind von Fraysse et al. (2009) nicht festgestellt worden. Vielmehr spielt hier die Größe der spezifischen Oberfläche eine entscheidende Rolle, deren Abnahme mit zunehmendem Alter die Löslichkeit von Phytolithen herabsetzen kann (Fraysse et al. 2009; Meunier et al. 2014).

Auch die Abhängigkeit der Löslichkeit anderer biogener Silicium-Strukturen von den Aluminium-Gehalten wird in entsprechenden Publikationen diskutiert. Beispielsweise wird die höhere Löslichkeit der Zellhüllen (Frusteln) von Kieselalgen (Diatomeen) im Vergleich zu Phytolithen darauf zurückgeführt, dass die Frusteln insgesamt weniger Aluminium als die Phytolithe enthalten (Fraysse et al. 2009).

Gehlen et al. (2002) sind der Frage nachgegangen, ob das Aluminium in die Frusteln inkorporiert oder durch Chemisorption an deren Oberfläche gebunden wird. Sie haben dabei einen möglichen Austausch von Si^{4+} durch Al^{3+} in den SiO_4 -Tetraedern während der Biosynthese der Frusteln ausgemacht, wobei diese Aluminium-Inkorporation jedoch stabilisierend zu wirken scheint und die Löslichkeit aluminiumhaltiger Frusteln im Vergleich zu Frusteln mit wenig oder ohne Aluminium herabsetzt (Gehlen et al. 2002). Bei REM-EDX-Analysen von Thekamöben-Schalen ist ebenfalls Aluminium – meist in geringerer Menge – detektiert worden (Aoki et al. 2007; Rauenbusch 1987; Schönborn et al. 1987; Stout & Walker 1976), jedoch liegen keine Kenntnisse über die Art der Bindung (Inkorporation oder Chemisorption) des Aluminiums vor. Aoki et al. (2007) haben bei ihren Untersuchungen Thekamöben-Schalen mit H_2O_2 gereinigt und durch mehrmalige Zentrifugation in die einzelnen Idiosomen zerlegt, wobei diese bei der anschließenden Elektronenstrahlmikroanalyse lediglich Silicium aufgewiesen haben. Da in zuvor analysierten, in aqua bidest gereinigten intakten Schalen Aluminium detektiert worden ist, haben Aoki et al. (2007) gefolgert, dass dieses Aluminium wahrscheinlich aus der organischen Matrix, Kittsubstanz oder Zelle selbst (Zytoplasma mit Zellorganellen und

Zellmembranen) stammt. Eine Inkorporation von Aluminium in die Idiosomenstruktur scheint somit unwahrscheinlich. Durch Übertragung der bisherigen Erkenntnisse ergibt sich bezüglich der Stabilität der biogenen Silicium-Pools in Böden das in Abb. 4.1 dargestellte Bild.

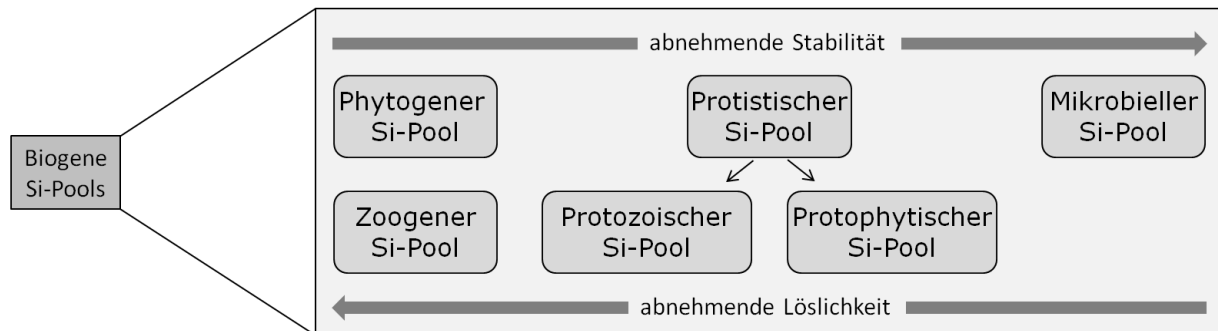


Abb. 4.1: Stabilität und korrespondierende Löslichkeit biogener Silicium-Pools in Böden (eigene Darstellung). Die biogenen Silicium-Pools (vgl. auch Abb. 1.1, S. 3) fungieren durch Akkumulation und Recycling von Silicium als Bestandteile des biogenen Silicium-Filters (vgl. Abb. 1.2, S. 4).

4.3 Anteile biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion

Da auf den untersuchten Initialflächen keine Bäume vorkommen und die jüngsten Flächen des Einzugsgebietes Hühnerwasser zum Zeitpunkt der Probenahme hauptsächlich wenige sogenannte Pionier-Pflanzen aufwiesen, ist davon auszugehen, dass hier der phyto gene Silicium-Eintrag durch die auf der Fläche vorhandene Vegetation eher geringfügig ausgeprägt ist. Weiter scheint es keinen direkten Einfluss der vorkommenden Pflanzen auf die amorphen Silicium-Pools – durch Silicium-Aufnahme und Silicium-Freisetzung in Form von Phytolithen – zu geben, denn statistisch signifikante Unterschiede zwischen unbewachsenen und bewachsenen Flächen lassen sich für die Tiron-extrahierbare Silicium-Fraktion nicht feststellen.

Die durch Thekamöben repräsentierten Silicium-Pools machen an den untersuchten Initialflächen lediglich 0,0001 % (3 unc) bis 0,1 % (10 cov) der Tiron-extrahierbaren Silicium-Fraktion aus. Für einen deutlichen „Fußabdruck“ in der amorphen Tiron-extrahierbaren Silicium-Fraktion ist dieser Silicium-Pool an den sehr jungen Initialflächen somit – noch – zu klein. Eine signifikante Akkumulation amorphen Siliciums ist von bewaldeten Wassereinzugsgebieten (Saccone et al. 2008) oder 11.500 bis 500.000 Jahre alten Boden-Chronosequenzen (Kendrick & Graham 2004) bekannt. An den für die vorliegende Arbeit untersuchten Initialflächen kann der gegenwärtige Eintrag biogenen Siliciums (z.B. in Form von Phytolithen oder siliciumhaltigen Thekamöben-Schalen) den „Verlust“ an

amorphem Silicium durch altersbedingte Verwitterungs- und Auflösungsprozesse weder kompensieren (dann konstante Gehalte amorphen Siliciums), noch übertreffen (dann steigende Gehalte amorphen Siliciums) (vgl. Conley et al. 2008). Aus den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit lässt sich demnach folgern, dass mittels Tiron hauptsächlich „Restbestände“ der amorphen Silicium-Fraktion extrahiert worden sind, die sich aus pedogenen (z.B. Silicium inkludiert in Eisenoxiden oder -hydroxiden) und biogenen (aufgrund ihrer Stabilität wahrscheinlich hauptsächlich Phytolithe, vgl. Abb. 4.1) Teilen zusammensetzt. Dieser Restbestand ist seit Fertigstellung der Versuchsflächen den Verwitterungs- und Auflösungsprozessen ausgesetzt und nimmt im Laufe der Zeit ab, ohne dass es aktuell zu einem diese Prozesse übersteigenden Eintrag und einer entsprechenden Akkumulation biogenen Siliciumdioxids kommt. Dieser rezente – wenn auch geringe – Eintrag Siliciumdioxids kann dabei durch Biosilifikation auf der Fläche selbst oder durch Windeintrag erfolgen.

Der protozoische Silicium-Pool macht an Mull- bzw. Nicht-Mull-Standorten durchschnittlich 0,05 % bzw. 1,4 % der Tiron-extrahierbaren amorphen Silicium-Fraktion aus. Wird von einem phytogenen Anteil von 4,5 % (Mull-Standorte) und 70 % (Nicht-Mull-Standorte) (vgl. Abb. 3.26, S. 60) bzw. 4 % (Mull) und 25 % (Nicht-Mull) (berechnet aus den Angaben in Tab. 3.7, S. 37 und Abb. 3.26) ausgegangen, so sind insgesamt etwa 4,1 % – 4,6 % (Mull) bzw. 26,4 % – 71,4 % (Nicht-Mull) des extrahierten amorphen Siliciums biogenen (hier Thekamöben plus Phytolithe) Ursprungs. Diese relativ grobe Schätzung unterstreicht die Bedeutung biogener Silicium-Pools für den Silicium-Stoffkreislauf (vgl. Struyf et al. 2009; Struyf & Conley 2012), insbesondere an Nicht-Mull-Standorten.

Die in der vorliegenden Arbeit anhand der Ergebnisse der Tiron-Extraktion abgeschätzten Anteile des gesamten biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion sind naturgemäß höher: Die Anteile biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion machen an den Initialflächen etwa 11 % (3 cov) bis 22 % (10 cov) aus (vgl. Abb. 3.3, S. 27), an den Mull-Standorten steigen die Anteile auf bis zu 50 % und erreichen an den Nicht-Mull-Standorten Anteile von etwa 80 % bis zu 100 % (vgl. Abb. 3.12, S. 40). Deutlich wird hier zum einen der Anstieg biogenen Siliciums mit zunehmendem Flächenalter der Initialflächen, während die amorphe Silicium-Fraktion insgesamt abnimmt, zum anderen wird deutlich, dass die Vermischung der organischen und mineralischen Horizonte durch Regenwürmer an den Mull-Standorten zu niedrigeren Anteilen biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion führt. An den Nicht-Mull-Standorten, wo diese Vermischung nahezu entfällt, besteht der Großteil bzw. die Gesamtheit des amorphen Siliciums aus biogenem Silicium. Es ist zu

berücksichtigen, dass bei der Abschätzung der Anteile biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion mit Hilfe der Tiron-Extraktion jeweils die oberen 5 cm des Bodens analysiert worden sind, während die vorgenommene Abschätzung für die oberen 5 cm im vorherigen Absatz z.T. aus Angaben für die oberen 20 cm bzw. 50 cm (phytogenes Silicium) abgeleitet worden ist.

Barão et al. (2014) geben für alte, ungestörte Waldstandorte in Südschweden einen Anteil biogenen Siliciums am gesamten amorphen Silicium-Pool (obere 85 cm des Bodens) von 3 % – 5 % an. Der Anteil biogenen Siliciums erhöht sich laut ihrer Studie an forst- und landwirtschaftlich genutzten Standorten (Hutewald: 23 % – 38 %; Weideland: 62 % – 65 %; Ackerland: 70 % – 81 %), was laut Barão et al. (2014) durch die Variabilität in der Auflösung von Phytolithen unterschiedlichen Ursprungs erklärt werden könnte (siehe 4.2.4, S. 69 ff.). Die gesamte amorphe Silicium-Fraktion weist ebenfalls unterschiedliche Größen an den verschiedenen von Barão et al. (2014) untersuchten Standorten auf und ist – verglichen mit den entsprechenden Silicium-Pools der forst- und landwirtschaftlich genutzten Flächen – im Boden des ungestörten und ungenutzten Waldstandortes etwa zwei- bis dreimal größer. Hierbei spielen insbesondere die höhere Effizienz bei der Silicium-Aufnahme der Nutzpflanzen und der erntebedingte Silicium-Export eine wichtige Rolle (vgl. Keller et al. 2012).

Die für die vorliegende Arbeit durchgeführte Abschätzung des Anteils biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion mittels einer Tiron-Extraktion wird durch eine Vielzahl von Faktoren beeinflusst. Zu nennen sind hier vor allem die Extraktionsdauer, die Temperatur, bei der die Extraktion durchgeführt wird, die Konzentration und die Menge des eingesetzten Extraktionsmittels, sowie dessen pH (Sauer et al. 2006). Darüber hinaus ist der in der vorliegenden Arbeit genutzte Stichprobenumfang zur Abschätzung des Anteils biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion limitiert, so dass es hierbei zu Ungenauigkeiten kommen kann (z.B. der Ermittlung negativer Werte), ein Umstand, der außerdem durch die relativ geringe Bodeneinwaage (30 mg) begünstigt wird (vgl. Saccone et al. 2007).

Cornelis et al. (2014) haben das Si/Al-Verhältnis genutzt, um Aussagen über den Ursprung des detektierten Siliciums zu treffen: Während Feldspate und vulkanisches Glas (z.B. Obsidian) relativ niedrige Si/Al-Verhältnisse (etwa 1 bis 5) aufweisen, ist der Aluminium-Gehalt in amorphen siliciumhaltigen Strukturen (z.B. Phytolithe, Eisenoxide) niedriger, was sich dementsprechend in höheren Si/Al-Verhältnissen (zwischen 20 und 50) widerspiegelt. Die in der vorliegenden Arbeit errechneten Si/Al-Verhältnisse für die Initialflächen ($\leq 1,8$) und Waldstandorte (Mull-Standorte: $\leq 2,2$ und Nicht-Mull-Standorte: $\leq 12,5$) deuten auf einen

eher niedrigen Anteil amorphen (inkl. biogenen) Siliciums an der Tiron-extrahierbaren Silicium-Fraktion. Dies deutet darauf hin, dass bei der Tiron-Extraktion auch (schwach) kristalline Silicium-Strukturen (z.B. Allophan, Tonminerale) gelöst worden sind (vgl. Sauer et al. 2006), wobei dies insbesondere für die Initialflächen und Mull-Standorte gilt. Die relativ hohen Aluminium- und Eisen-Gehalte in den Tiron-Extrakten zusammen mit den hohen Korrelationskoeffizienten zwischen den Tiron-extrahierbaren Silicium- und Aluminium- bzw. Eisen-Gehalten untermauern dies. Allerdings ist auch zu berücksichtigen, dass das Si/Al-Verhältnis biogener Silicium-Strukturen mit zunehmendem Alter abnimmt (Bartoli & Wilding 1980), ein Umstand, der z.B. auch aus Untersuchungen mariner Sedimente bekannt ist (Koning et al. 2002).

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit verdeutlichen die Schwierigkeit der Einschätzung des Ursprungs der extrahierten Silicium-Fractionen. Da es bislang kein einheitliches Standardverfahren zur Extraktion biogenen Siliciums gibt, ist der Vergleich der Resultate verschiedener Untersuchungen oft schwierig. Erschwert wird dies darüber hinaus durch das Fehlen von Standards zur Bestimmung der Selektivität (d.h. welche Silicium-Fractionen werden neben der erwünschten Silicium-Fraction in welcher Größenordnung extrahiert?) und Effektivität (d.h. bis zu welchem Grad wird die erwünschte Silicium-Fraction vollständig extrahiert?) des eingesetzten Extraktionsverfahrens (vgl. Saccone et al. 2007).

4.4 Abiotische und biotische Einflüsse auf protozoische Silicium-Pools

Für die untersuchten Initialflächen ist kein Zusammenhang zwischen der pflanzenverfügbaren Silicium-Fraction – als Silicium-Ressource ($\text{Si}(\text{OH})_4$) für die Idiosomen-Synthese – und der Individuendichte der Euglyphida auszumachen. Die Varianz im Thekamöben-Datensatz wird hauptsächlich durch das Flächenalter und davon abhängige Änderungen der Bodenparameter erklärt, denn sowohl die amorphe Silicium-Fraction, als auch der Boden-pH nehmen im Laufe der Zeit – bedingt durch Verwitterungs- und Auflösungsprozesse – statistisch signifikant ab.

Die Ergebnisse der untersuchten Waldstandorte zeigen, dass es starke negative Korrelationen zwischen dem durch Thekamöben repräsentierten Silicium-Pool und der leicht-verfügbaren Silicium-Fraction, dem Boden-pH und der Biomasse endogäischer Regenwürmer gibt. Das Vorkommen von Thekamöben generell scheint dabei eher indirekt (Einflussnahme über Steuerung anderer Faktoren) durch den pH beeinflusst zu werden, da sowohl an sauren, als auch an alkalischen Standorten Thekamöben aufgefunden werden können, wie zahlreiche Untersuchungen gezeigt haben (Bamforth 1971, pH-Bereich: 3,8 – 8,1; Bamforth 2010, pH: 4,3 – 6,2; Ehrmann et al. 2012, pH: 2,7 – 7,2; Lamentowicz et al. 2008, pH: 4,5 – 8,1;

Lamentowicz & Mitchell 2005, pH: 3,3 – 6,7; Rauenbusch 1987, pH: 4,7 – 6,5). Allerdings scheint es Präferenzen einiger Taxa für bestimmte pH-Bereiche zu geben (z.B. Lamentowicz et al. 2008; Rauenbusch 1987).

Als weitere Steuerungsgrößen des protozoischen Silicium-Pools sind in der vorliegenden Arbeit die leicht verfügbare Silicium-Fraktion und die Biomasse endogäischer Regenwürmer ausgemacht worden, die jeweils stark mit dem Boden-pH korrelieren. Da es mit sinkenden Gehalten leicht-verfügbaren Siliciums nicht zu sinkenden Thekamöbenzahlen (Idiosomenformen) kommt, ist ein limitierendes Einwirken geringer Silicium-Gehalte auf die Idiosomenformen unter Feldbedingungen unwahrscheinlich. Im Gegensatz dazu ist solch eine Limitierung unter Laborbedingungen (*Euglypha*, kultiviert in Kultur-Medien unterschiedlicher Silicium-Konzentrationen) zu beobachten (Wanner, unveröffentlichte Ergebnisse). Untersuchungen an im Labor kultivierten Individuen des Taxons *Netzelia tuberculata* (Arcellinida) haben gezeigt, dass ein Fehlen von Silicium u.a. zum Abbruch der Zellteilung führen kann (Anderson 1992). Weiterhin kann ein Kulturmedium mit geringer Silicium-Konzentration Individuen mit fehlerhaft synthetisierten Idiosomen hervorbringen (Anderson 1990).

Aoki et al. (2007) haben bei ihren Untersuchungen festgestellt, dass unter Laborbedingungen kultivierte Thekamöben (*Euglypha rotunda* und *Trinema enchelys*) die Silicium-Konzentration des Kultur-Mediums durch Idiosomen-Synthese senken. Eine signifikante Abnahme des gelösten Siliciums allein durch die Biosilifikationsleistung der Thekamöben in situ ist dagegen unwahrscheinlich. Eine solche Abnahme der Silicium-Konzentration durch Biosilifikation ist beispielsweise aus den Ozeanen bekannt: Speziell ozeanische Regionen, in denen besonders viele Diatomeen vorkommen, weisen niedrigere Silicium-Konzentrationen ($< 10 \mu\text{mol L}^{-1}$) auf, als durchschnittlich ($70 \mu\text{mol L}^{-1}$) in den Ozeanen gemessen wird (Hildebrand 2008). Hierbei kann insbesondere während der massenhaften Vermehrung (Algenblüte) von Diatomeen Silicium in großer Menge in den Zellhüllen fixiert werden (Brzezinski et al. 2001).

Bezüglich terrestrischer Ökosysteme sprechen folgende Punkte gegen eine Abnahme der Silicium-Konzentration hervorgerufen durch die Biosilifikation von Thekamöben:

- Insgesamt sind die durchschnittlichen Konzentrationen gelösten Siliciums in Böden ($100 \mu\text{mol} - 500 \mu\text{mol L}^{-1}$) höher als in den Ozeanen (Sommer et al. 2006).
- Während Diatomeen in den Ozeanen bis zu 54 % der Biomasse bilden (Tréguer & Pondaven 2000), ist der Beitrag von Thekamöben zur Biomasse in Böden deutlich geringer (Biomasse von Protozoen inkl. Thekamöben: 31 %; Foissner 1987), die

Abundanzen von Thekamöben sind dabei geringer als z.B. diejenigen von Flagellaten und Nacktamöben (Finlay et al. 2000).

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit verdeutlichen, dass der protozoische Silicium-Pool entscheidend durch das Vorkommen von Regenwürmern beeinflusst wird. Das Vorkommen von Regenwürmern wird dabei unter anderem durch den pH des Bodens gesteuert (z.B. Ehrmann et al. 2002). Unter einem pH-Schwellwert von 3,8 sind beispielsweise keine endogäischen oder anezischen Regenwürmer aufgefunden worden. Generell nehmen die Individuendichten der Thekamöben mit zunehmender Regenwurmbiomasse ab. Dieser Effekt lässt sich vermutlich auf folgende Mechanismen zurückführen:

- Regenwürmer nutzen die vorkommenden Thekamöben als Nahrungsquelle,
- Regenwürmer agieren als Konkurrenten von Thekamöben im Boden-Nahrungsnetz, und
- Regenwürmer können durch die Veränderung der Bodeneigenschaften sowohl die Struktur und Verfügbarkeit der Mikro-Habitate der Thekamöben, als auch die Zusammensetzung des Boden-Nahrungsnetzes beeinflussen.

Neben Bakterien, Algen, Pilzen und Nematoden gehören Protozoen zum Nahrungsspektrum von Regenwürmern, wobei bislang nicht geklärt ist, ob die Protozoen von den Regenwürmern aktiv „gejagt“ werden oder (versehentlich) bei der Aufnahme organischen Materials in den Verdauungstrakt der Würmer gelangen (Curry & Schmidt 2007). Generell scheinen hierbei lediglich aktive Formen der Protozoen verdaut zu werden, während enzystierte Individuen die Passage durch die Verdauungsorgane vermutlich unbeschadet überstehen und – nach der Exzystierung – anschließend sogar von den in Regenwurm-Faeces zahlreich vorkommenden Bakterien als Nahrungsquelle profitieren können (Bamforth 1988; Bonkowski & Schaefer 1997). Bei Laboruntersuchungen von Monroy et al. (2008) sind keine sinkenden Individuendichten von Thekamöben in den Darminhalten von epigäischen Regenwürmern (*Eisenia fetida*, *Eisenia andrei*, *Lumbricus rubellus* und *Eudrilus eugeniae*) gefunden worden. Es lässt sich schlussfolgern, dass negative Effekte durch das Fressverhalten von Regenwürmern auf die Gesamt-Population von Thekamöben (bestehend aus en- und exzystierten Individuen) unwahrscheinlich sind.

Sowohl Regenwürmer (z.B. Scheu 2002), als auch Thekamöben (z.B. Schröter et al. 2003) haben sich evolutionär an ein Leben im Boden angepasst und bilden als Saprobionten („Zersetzer“) wichtige Bestandteile des dortigen Stoffkreislaufs bzw. Nahrungsnetzes. Hierbei

bilden Thekamöben wahrscheinlich ein wichtiges Verbindungsglied für den Nährstofftransfer zwischen unterer (Bakterien) und oberer (Metazoa) trophischer Ebene (Wilkinson & Mitchell 2010). Durch ihre vergleichbaren Nahrungspräferenzen (z.B. tote organische Substanz, Algen, Pilze, Organismen der Mikro-Fauna) ist eine Konkurrenz zwischen Thekamöben und Regenwürmern um Nahrungsressourcen denkbar.

Im Vergleich zu anderen bodenbewohnenden, einzelligen Eukaryoten wie Ciliaten (Wimpertierchen), Flagellaten (Geißeltierchen) und unbeschalteten Amöben, weisen Thekamöben einen langsameren Metabolismus und längere Generationszeiten auf (Bamforth 1973; Foissner 1987; Smith et al. 2008). Daraus könnte eine besondere Anfälligkeit von Thekamöben gegenüber „Störungen“ durch Konkurrenten – in diesem Falle Regenwürmer – abgeleitet werden. Dies deckt sich z.B. mit den Ergebnissen von Rauenbusch (1987), der zunehmende Individuendichten von Thekamöben bei abnehmenden Individuendichten konkurrierender Bodenorganismen festgestellt hat. Aufgrund der komplexen Interaktionen der Bodenorganismen sowohl untereinander, als auch mit abiotischen Faktoren, sind derlei Beziehungen unter Feldbedingungen allerdings schwierig zu beurteilen, so dass weitere (kontrollierte) Labor- (Mikrokosmen) und Freilandexperimente (Mesokosmen) benötigt werden, um konkretere Aussagen treffen zu können.

Weiterhin könnten die Regenwürmer (insbesondere anezische und endogäische Arten) als „Ökosystem-Ingenieure“ (Brown et al. 2000) durch ihre Grabtätigkeiten (Vermischung organischer und mineralischer Bodenbestandteile) in der sogenannten Drilosphäre die Bodeneigenschaften zu Ungunsten der Mikro-Habitate von Thekamöben verändern. Thekamöben gelten als sensible Organismen, die bereits auf geringfügige Umweltveränderungen auf mikroskaliger Ebene reagieren (z.B. Jasey et al. 2011).

Regenwürmer sind generell bekannt für „Auflockerungseffekte“ verdichteter Böden (z.B. Joschko et al. 1989) und eine Steigerung der Boden-Porosität (z.B. Lavelle 1997). Demgegenüber haben neuere Untersuchungen von Milleret et al. (2009) allerdings auch gezeigt, dass insbesondere die Aktivitäten von endogäischen Regenwürmern in Mikrokosmen zu erhöhten Lagerungsdichten und daraus resultierenden sinkenden Porenvolumina und Wassergehalten führen können (siehe Blouin et al. 2013). Diese Effekte können einen negativen Einfluss auf die Lebensbedingungen (Habitat- und Wasserverfügbarkeit) von Thekamöben-Populationen haben, wie Untersuchungen der Auswirkungen (leichter) Bodenverdichtungen auf Thekamöben gezeigt haben (Foissner 1987). Insbesondere Porenvolumina und Wassergehalte beeinflussen dabei die Beweglichkeit der Bodenorganismen und regulieren damit die Erschließung von Mikro-Habitaten (Adl 2007). In

der vorliegenden Arbeit sind insbesondere die Biomassen endogäischer Regenwürmer negativ mit dem Porenvolumen des Bodens korreliert. Ein mit abnehmendem Porenvolumen verbundener Rückgang der Verfügbarkeit und Qualität von Mikro-Habitaten spiegelt sich in korrespondierenden, abnehmenden protozoischen Silicium-Pools wider.

Dies wird durch die Ergebnisse der Kanonischen Korrespondenzanalyse (CCA) gestützt: Die Ordination der Thekamöben-Daten ist signifikant abhängig vom C/N-Gehalt und dem Anteil an Feinbodenmasse (FEM), zwei Bodenparameter, die jeweils sehr stark mit dem Porenvolumen korrelieren und von vorkommenden Regenwürmern beeinflusst werden können (siehe Blouin et al. 2013; Ponge 2003).

Darüber hinaus kann die Aktivität von Regenwürmern zu Veränderungen im Nahrungsnetz des Bodens führen (z.B. Aira et al. 2008), wodurch mit den Thekamöben konkurrierende Organismen und Freßfeinde der beschalten Amöben begünstigt werden könnten. Zukünftige Untersuchungen sollten die hier gewonnenen Erkenntnisse aufgreifen und den Einfluss von Regenwürmern auf den protozoischen Silicium-Pool mittels Labor- und Felduntersuchungen präzisieren.

Die mit dem Gesamtdatensatz (Initialflächen und Waldstandorte) durchgeführten statistischen Analysen verdeutlichen noch einmal die Bedeutung insbesondere von pH, organischen Kohlenstoffgehalten und der Feinbodenmasse für die Thekamöben-Populationen und den durch Idiosomenformen repräsentierten protozoischen Silicium-Pool. Diese Ergebnisse werden durch Publikationen, in denen generell abiotische und/oder biotische Einflüsse auf Thekamöben-Populationen an bewaldeten Standorten behandelt werden, untermauert (siehe z.B. Bamforth 1971; Ehrmann et al. 2012; Foissner 1987; Lousier & Parkinson 1984; Rauenbusch 1987).

4.5 Schlussfolgerungen und Empfehlungen für zukünftige Forschungsvorhaben

Die Untersuchungsergebnisse von Bartoli (1983) haben nachhaltig die Bedeutung des biogenen (pflanzlichen) Einflusses auf den Silicium-Kreislauf herausgestellt.

„Coniferous forest ecosystems have a strong silicon weathering release flow, a small biological cycle and a large silicon water output flow (first 50 centimeters). In contrast, deciduous forest ecosystems are characterized by moderate weathering release and geochemical drainage and by an important biological cycle. Moreover, our work demonstrates clearly that the biological cycle of silicon is an important factor which, together with the physico-chemical and mineralogical soil conditions, controls the silicon weathering release flow in deciduous forest ecosystems.“ (Bartoli 1983)

Nachfolgende Arbeiten haben sich daraufhin insbesondere auf diesen Aspekt konzentriert und den Kenntnisstand diesbezüglich kontinuierlich erweitert (z.B. Alexandre et al. 1997; Carey & Fulweiler 2012; Cornelis et al. 2010; Derry et al. 2005; Gérard et al. 2008; Meunier et al. 1999).

Inwieweit auch andere biogene Einflüsse für den Silicium-Kreislauf von Bedeutung sind, ist im Rahmen der vorliegenden Arbeit am Beispiel der einzelligen Thekamöben (protozoischer Silicium-Pool) herausgearbeitet worden. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen deutlich, dass künstliche Initialflächen und die dort vorhandenen Silicium-Pools Einfluss auf den Silicium-Stoffkreislauf haben: Während der Ökosystem-Entwicklung gehören Thekamöben zu den ersten Organismen, die auf den jungen Flächen aufzufinden sind, und bilden somit einen wichtigen Teil der neu eintreffenden Silicium-Akkumulierer.

Hierbei ist die Besiedlung durch Thekamöben insbesondere an das Auftreten von (Pionier)-Pflanzen gekoppelt. Der von Thekamöben gebildete Silicium-Pool erreicht dabei innerhalb von lediglich zehn Jahren bereits etwa 40 % der Größe, die Sommer et al. (2013) in einem 120-Jahre alten Buchenwald im Nordosten Deutschlands für den protozoischen Silicium-Pool ermittelt haben. Der Anteil biogenen Siliciums steigt an den bewachsenen Flächen von etwa 11 % auf 22 %, wobei sich dieser Anstieg nicht in der Tiron-extrahierbaren Silicium-Fraktion widerspiegelt, d.h. die Verwitterungs- und Auflösungsprozesse des amorphen Siliciums übertreffen hier den Neueintrag biogenen Siliciums. Diese Ergebnisse bestätigen die in der Einleitung aufgestellte Hypothese 1 (vgl. 1.3, S. 5): sowohl ausgewählte Bodenparameter, als auch protozoische Silicium-Pools spiegeln die altersbedingten Änderungen der untersuchten Initialflächen wider.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen weiter, dass der durch Thekamöben repräsentierte Silicium-Pool an Waldstandorten eine entscheidende Rolle für den Silicium-Stoffkreislauf spielt. Die jährliche Biosilifikationsleistung der Thekamöben ist hier vergleichbar (Mull-Standorte) mit der Biosilifikationsleistung der vorkommenden Bäume oder übertrifft diese sogar (Nicht-Mull-Standort), womit Hypothese 2 bestätigt wird. In terrestrischen Ökosystemen fungieren biogene Silicium-Strukturen dabei als Bestandteile des biogenen Silicium-Filters, wobei die „Wirkungsdauer“ in diesem Filter je nach Stabilität des synthetisierten Siliciums variiert: Während Thekamöben-Schalen lediglich Wochen bis Monate im Boden überdauern, können beispielsweise Phytolithe noch nach Jahren und Jahrzehnten aufgefunden werden. Der protozoische Silicium-Pool stellt somit einen vergleichsweise reaktiven Bestandteil des biogenen Silicium-Filters dar.

Regenwürmer, deren Vorkommen durch den pH des Bodens reguliert wird, scheinen dabei eine wichtige biotische Steuergröße des protozoischen Silicium-Pools zu repräsentieren. Der durch Regenwürmer aufgebaute Konkurrenzdruck und insbesondere die Veränderung der Bodeneigenschaften (Mikro-Habitate) durch Regenwurmaktivitäten sind dabei anscheinend von besonderer Bedeutung. An den Mull-Standorten mit hohen Regenwurmbiomassen sind die protozoischen Silicium-Pools etwa sechsmal kleiner als an den Nicht-Mull-Standorten. Durch das Fehlen von Regenwürmern und der damit verbundenen Bioturbation kann sich kein Mull-Humus ausbilden, andere Humusformen (z.B. Moder, Rohhumus) entstehen, die den Thekamöben vermehrt (höhere Porenvolumina) Mikro-Habitate bieten. Diese Ergebnisse stützen die in der Einleitung aufgestellte Hypothese 3 (vgl. 1.3, S. 6).

Der Einfluss der Regenwürmer spiegelt sich außerdem in den unterschiedlichen Anteilen biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion wider. Während an den Mull-Standorten etwa 15 % bis 50 % des extrahierten Siliciums biogenen Ursprungs sind, steigt dieser Wert an den Nicht-Mull-Standorten auf etwa 80 % bis 100 % an. Es kommt somit an den analysierten Nicht-Mull-Standorten zur Akkumulation biogenen Siliciums in den oberen Bodenschichten, während dieser Effekt an den Mull-Standorten durch das Vermischen der Bodenschichten durch Regenwürmer abgeschwächt wird. Diese Ergebnisse verdeutlichen die potentielle Beeinflussung biogener Silicium-Pools durch die vorkommende Bodenfauna (hier Regenwürmer) und deren Regulatoren, z.B. pH-Werte. Der die Regenwürmer regulierende Boden-pH wiederum stellt ein Resultat von Verwitterungs- und Versauerungsprozessen dar, die schließlich von den bodenbildenden Faktoren Klima, Flora und Fauna (organische Aktivität), Relief, Ausgangsgestein und Zeit beeinflusst werden (Jenny 1994).

Auf Grundlage der vorliegenden Arbeit lassen sich für zukünftige Forschungsvorhaben folgende Empfehlungen aussprechen:

- In zukünftigen Arbeiten, sowie Modellentwicklungen zur Prognose von (globalen) Silicium-Flüssen sind neben den phytogenen auch die protozoischen Silicium-Akkumulierer zu berücksichtigen, da diese hinsichtlich der jährlichen Biosilifikations-Leistung mindestens vergleichbar sind (vgl. 4.2.1, S. 67 f.).
- Zur Quantifizierung protozoischer Silicium-Pools und Biosilifikationsraten kann der in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Vorgehensweise gefolgt werden (siehe 2.4, S. 16 ff.), die gezeigten mikroskopischen Aufnahmen von Thekamöben-Schalen können dabei unterstützend zur Bestimmung der Thekamöben herangezogen werden (siehe Abb. 3.5, S. 30, Abb. 3.16, S. 48 und Abb. 3.17, S. 49; Anhang A7, S. 116).

- Die Analyse biogener Silicium-Pools in möglichst vielen verschiedenen Ökosystemen ist notwendig, um eine möglichst genaue Extrapolation von der Mikroskalen- auf die Makroskalenebene zu ermöglichen (siehe Abb. 3.26, S. 60, Tab. 3.15, S. 61 und Tab. 3.16, S. 62).
- Direkte (Mikroskopie) und indirekte (Extraktionen) Methoden zur Quantifizierung biogener Silicium-Pools sind in Kombination einzusetzen, wobei der Fokus insbesondere auf folgende Fragen zu richten ist:
 - i) Wie groß ist der Anteil der verschiedenen biogenen Silicium-Pools an der amorphen Silicium-Fraktion (vgl. 4.3, S. 72 ff.)?
 - ii) Inwieweit decken sich die Ergebnisse der Quantifizierung biogener Silicium-Pools mittels direkter und indirekter Methoden?
 - iii) Inwiefern lassen sich die Extraktionsmethoden bezüglich ihrer Selektivität und Effektivität verbessern (vgl. 4.3)?
- In weiterführenden Untersuchungen sind mögliche intraannuelle Schwankungen in der Silicium-Aufnahme durch vorhandene Silicium-Akkumulierer (z.B. Thekamöben) an verschiedenen Standorten zu berücksichtigen (vgl. Fulweiler & Nixon 2005; Clymans et al. 2013, bzgl. vegetationsabhängiger, saisonaler Schwankungen der Konzentration gelösten Siliciums).
- Aufgrund der Komplexität der ineinandergreifenden abiotischen und biotischen Faktoren, die die Quantität des protozoischen Silicium-Pools steuern, sind weitere Untersuchungen dieser Faktoren unabdingbar (vgl. 4.4, S. 75 ff.).

5 Zusammenfassung

Auf globaler Ebene sind die biogeochemischen Kreisläufe von Silicium und Kohlenstoff hauptsächlich durch Verwitterungsprozesse und Stoffflüsse gelösten Siliciums aus terrestrischen in aquatische Ökosysteme miteinander verbunden. Diverse Organismen sind in der Lage, amorphe siliciumhaltige Strukturen zu synthetisieren (Biosilifikation), die in Böden unterschiedliche biogene Silicium-Pools repräsentieren und diese Siliciumflüsse als Bestandteile des sogenannten biogenen Silicium-Filters beeinflussen. Während sich die Forschung bislang primär auf die Rolle phytogener Silicium-Pools konzentriert hat, ist über weitere biogene Silicium-Pools in Böden wenig bekannt. Dies gilt insbesondere für protozoische Silicium-Pools, die durch Thekamöben repräsentiert werden.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden die Böden von fünf Flächen unterschiedlich alter Initialstadien (drei, fünf und zehn Jahre alt) und zehn Waldstandorten der gemäßigten Zone analysiert, um protozoische Silicium-Pools, korrespondierende Biosilifikationsraten, sowie abiotische (z.B. Boden-pH) und biotische (Biomassen anezischer, endo- und epigäischer Regenwürmer) Einflüsse zu ermitteln. Die Beprobung der initialen, zehnjährigen Chronosequenz erlaubte die Fokussierung der Untersuchung auf die temporale Dynamik protozoischer Silicium-Pools in Abhängigkeit von der Vegetation. Hierbei wurde an den drei und fünf Jahre alten Initialflächen zwischen von Vegetation bewachsenen und unbewachsenen Beprobungspunkten unterschieden. Bezüglich der Waldflächen erfolgte die Standortauswahl entlang starker Gradienten innerhalb bodenbildender Faktoren und ausgesuchter Bodeneigenschaften, wobei die Standorte verschiedene Humusformen (Mull vs. Nicht-Mull) repräsentieren. An allen Standorten wurden die oberen 5 cm Boden beprobt, wobei jeweils zwischen oberen (bis etwa 2,5 cm Tiefe) und unteren (bis 5 cm Tiefe) Bodenkompartmenten unterschieden wurde.

Die Größe der protozoischen Silicium-Pools der Initialflächen bewegte sich zwischen 3 g (dreijährige Fläche, unbewachsen) und 680 g (zehnjährige Fläche) Silicium pro Hektar, wobei die Pools an den bewachsenen Beprobungspunkten etwa drei- bis viermal größer waren, als an den unbewachsenen. Auch die jährlichen minimalen (23 g bis 2.300 g Silicium ha⁻¹) und maximalen (160 g bis 16.000 g Silicium ha⁻¹) Biosilifikationsraten waren jeweils an den bewachsenen Beprobungspunkten höher, als an den unbewachsenen. Die protozoischen Silicium-Pools in den Böden der Waldstandorte erreichten Größen von 200 g bis 900 g Silicium ha⁻¹ (Mull-Standorte) bzw. 1.400 g bis 4.700 g Silicium ha⁻¹ (Nicht-Mull-Standorte), wobei die korrespondierenden Biosilifikationsraten Maxima von 17 kg (Mull-Standorte) bzw. 80 kg (Nicht-Mull-Standorte) Silicium ha⁻¹ aufwiesen.

Die Initialflächen zeigten beim Größenvergleich der protozoischen Silicium-Pools in den jeweils übereinanderliegenden Bodenkompartmenten keine signifikanten Unterschiede. Bei den Waldstandorten dagegen ließen sich bei einem von sechs Mull-Standorten, sowie bei drei von vier Nicht-Mull-Standorten statistisch signifikante Unterschiede in der Pool-Größe in den jeweils übereinanderliegenden Kompartimenten finden. Basierend auf der Größenordnung der Silicium-Pools und der Biosilifikationsleistung wurde gefolgert, dass es sich bei den protozoischen Pools um äußerst reaktive biogene Silicium-Pools handelt, die – im Vergleich zu den phyto-genen Pools – nach ihrer Synthese lediglich für einen relativ kurzen Zeitraum als Bestandteil des biogenen Silicium-Filters auf den Silicium-Kreislauf einwirken. Auch wenn die Anteile der protozoischen Silicium-Pools am gesamten biogenen Silicium-Pool mit Werten zwischen 0,04 ‰ und 6 ‰ (Initialflächen), 0,5 ‰ und 3,4 ‰ (Mull-Standorte) bzw. 2,1 ‰ und 36 ‰ (Nicht-Mull-Standorte) relativ gering ausfielen, so sind die jährlichen Biosilifikationsraten lebender Thekamöben mit der jährlichen Silicium-Aufnahme durch Bäume dennoch vergleichbar (älteste Initialfläche, Mull-Standorte) oder können diese sogar übertreffen (Nicht-Mull-Standorte).

Die protozoischen Silicium-Pools der Initialflächen standen im Zusammenhang mit temporalen Änderungen untersuchter physikalisch-chemischer Bodeneigenschaften durch Verwitterungsprozesse und das Vorhandensein von Vegetation. Auch wenn der relative Anteil biogenen Siliciums an der amorphen (Tiron-extrahierbaren) Silicium-Fraktion generell mit dem Flächenalter zunahm und zwischen 11 % (jüngste Fläche) und 22 % (älteste Fläche) schwankte, ist davon auszugehen, dass die Verwitterungs- und Auflösungs-raten der amorphen Silicium-Fraktion den Eintrag rezenten Siliciums überstiegen (erkennbar an der Verminderung der amorphen Silicium-Fraktion mit zunehmendem Flächenalter), so dass hier (noch) keine signifikante Akkumulation biogenen Siliciums feststellbar war.

An den Waldstandorten korrelierten die protozoischen Silicium-Pools mit der leicht verfügbaren (Calciumchlorid-extrahierbaren) Silicium-Fraktion ($r_s = -0,782$), dem Boden-pH ($r_s = -0,879$) und der Biomasse endogäischer Regenwürmer ($r_s = -0,925$). In Waldböden mit hohen Gehalten leicht verfügbaren Siliciums wurden kleinere protozoische Silicium-Pools vorgefunden, als in Böden mit niedrigeren Gehalten und umgekehrt, weshalb eine Limitierung protozoischer Pools durch das Vorhandensein dieser Silicium-Fraktion an den untersuchten Standorten ausgeschlossen wurde. Dagegen scheint der Boden-pH die Größe der protozoischen Silicium-Pools indirekt über die Steuerung des Vorkommens von Regenwürmern (unter einem pH-Schwellwert von 3,8 sind keine endogäischen oder anezischen Regenwürmer aufgefunden worden) zu beeinflussen. In diesem Zusammenhang

wurden direkte (Regenwürmer als Fressfeinde und Konkurrenten) und indirekte (z.B. Veränderungen der Habitat-Strukturen durch Regenwurmaktivitäten) Mechanismen der Einflussnahme durch Regenwürmer diskutiert. Der Einfluss der Regenwurmaktivitäten spiegelte sich auch im Anteil biogenen Siliciums an der amorphen Silicium-Fraktion wider, wobei dieser bis zu 50 % (Mull-Standorte) bzw. 100 % (Nicht-Mull-Standorte) in den oberen 5 cm des Bodens betrug. Während es an den Nicht-Mull-Standorten zu einer Akkumulation biogenen Siliciums in den oberen Bodenschichten kam, wurde diese an den Mull-Standorten durch das Vermischen der Bodenschichten durch Regenwürmer abgeschwächt. Da der Boden-pH ein Resultat von Verwitterungsprozessen und der Bodenversauerung während der Pedogenese darstellt, werden die protozoischen Silicium-Pools letztlich indirekt durch bodenbildende Faktoren (Klima, Flora und Fauna, Relief, Ausgangsgestein und Zeit) beeinflusst.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit verdeutlichen, dass die protozoischen Silicium-Pools der Initialflächen innerhalb von lediglich zehn Jahren eine Größe erreichen konnten, die mit derjenigen der bewaldeten Standorte vergleichbar ist. Weiter ließ sich festhalten, dass insbesondere biotische Wechselwirkungen für die Akkumulation biogenen Siliciums in Böden eine wichtige Rolle spielen. Zukünftige Untersuchungen sollten die Erkenntnisse der vorliegenden Arbeit aufgreifen, um die Bedeutung dieser Wechselwirkungen für die biogenen Silicium-Pools in Böden und damit den (globalen) Silicium-Kreislauf zu beleuchten.

6 Summary

On a global scale the biogeochemical cycles of silicon and carbon are mainly connected by weathering processes and fluxes of dissolved silicon from terrestrial to aquatic ecosystems. Various organisms are able to synthesize amorphous siliceous structures (biosilicification) forming different biogenic silicon pools, that are components of the so-called biogenic silicon filter influencing silicon fluxes. As research has primarily been focused on the role of phytogenic silicon pools until now there is only little information available on other biogenic silicon pools in soils, especially on protozoic silicon pools represented by testate amoebae.

Within the scope of the present thesis soil samples were taken at five initial ecosystem states of different age (three, five, and ten years old) and ten different temperate forest ecosystems in order to analyze silicon pool sizes, corresponding biosilicification rates, and abiotic (e.g. soil pH) and biotic (biomasses of anecic, endo-, and epigeic earthworms) influences. Sampling of the 10-year chronosequence (initial states) allowed studies focusing on temporal dynamics of protozoic silicon pools. In order to understand the influence of plants on protozoic silicon pool size, samples were taken differentiating between vegetation covered and uncovered spots at 3- and 5-year-old initial states. Forested sites were selected along strong gradients in soil forming factors and chosen soil properties representing different humus forms (mull vs. non-mull sites). Samples were taken from the upper 5 cm of soil differentiating between upper (down to ~ 2.5 cm) and lower (down to 5 cm) compartments.

At initial states protozoic silicon pools ranged from 3 g (3-year-old area, uncovered) to 680 g (10-year-old area) silicon ha⁻¹ and were about 3 – 4 times bigger at vegetated spots compared to uncovered ones. Annual minimal (23 g to 2,300 g silicon ha⁻¹) and maximal (160 g to 16,000 g silicon ha⁻¹) biosilicification rates were always higher at vegetated spots, too. At forested sites protozoic silicon pools ranged between 200 g and 900 g silicon ha⁻¹ (mull sites) and 1,400 g and 4,700 g silicon ha⁻¹ (non-mull sites) with maximal biosilicification rates up to 17 kg and 80 kg silicon ha⁻¹ at mull and non-mull sites, respectively.

At initial states protozoic silicon pools of superimposed soil compartments revealed no significant differences in pool size. In contrast, at forest ecosystems protozoic silicon pools of corresponding upper and lower compartments showed significant differences in pool size at one out of six (mull) and three out of four (non-mull) sites. Based on protozoic silicon pool sizes and biosilicification rates it is concluded that protozoic silicon pools – compared to phytogenic ones – represent relatively reactive biogenic silicon pools. After synthesis protozoic silicon pools act as short-term components of the so-called biogenic silicon filter affecting silicon fluxes and cycling. Although protozoic silicon pools represented no more

than 0.04 ‰ – 6 ‰ (initial states), 0.5 ‰ – 3.4 ‰ (mull sites), and 2.1 ‰ – 36 ‰ (non-mull sites) of the total biogenic silicon pool annual biosilicification rates of testate amoebae were comparable to (10-year-old initial state, mull sites) or could even exceed (non-mull sites) published data of annual silicon uptake by trees.

Protozoic silicon pools at initial states were related to temporal changes in physico-chemical soil properties due to weathering processes and the occurrence of vegetation. In general, the contribution of biogenic silicon to the amorphous (Tiron-extractable) silicon fraction increased with age and ranged between 11 % (youngest area) and 22 % (oldest area). However, weathering and dissolution rates of the amorphous silicon fraction exceeded the input of recent biogenic silicon (indicated by an age-related decline of amorphous silicon), thus no significant accumulation of biogenic silicon could be found here.

In forest soils protozoic silicon pools were correlated with readily-available (calcium chloride-extractable) silicon ($r_s = -0.782$), soil pH ($r_s = -0.879$), and the biomass of endogeic earthworms ($r_s = -0.925$). Forest soils with high contents of readily-available silicon showed smaller protozoic silicon pools compared to soils with lower contents of readily-available silicon and vice versa. This is why a limitation of protozoic silicon pools by readily-available, calcium chloride-extractable silicon was excluded. Instead, soil pH seemed to influence protozoic silicon pool size indirectly as it represented a crucial factor for the occurrence of earthworms (below a threshold of pH 3.8 no endogeic or anecic earthworms were found). In this context, direct (feeding, competition) and indirect mechanisms (e.g. change of habitat structure) of earthworm activities were discussed. Earthworm activities were as well reflected in the contribution of biogenic silicon to the total amorphous silicon fraction. In the uppermost 5 cm of soil up to 50 % and 100 % of amorphous silicon were of biogenic origin at mull and non-mull sites, respectively. Therefore, non-mull soils revealed a strong accumulation of biogenic silicon, while in mull soils earthworms mitigated this effect by the mixing of soil layers. As soil pH is a result of weathering and acidification, protozoic silicon pools are indirectly, but ultimately controlled by soil forming factors (climate, flora and fauna, relief, parent material, and time).

The results of the present thesis illustrate, that protozoic silicon pools at the initial states became comparable to the ones at the forest sites after (only) ten years. Furthermore, especially biotic interactions seem to be important for accumulation of biogenic silicon in soils. Future research should seize the insights of the present thesis to enlighten the importance of these interactions for biogenic silicon pools in terrestrial ecosystems and corresponding (global) silicon cycling.

Literaturverzeichnis

Adl, S. M. (2007). Motility and migration rate of protozoa in soil columns. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 700-703.

Adl, S. M., A. G. B. Simpson, C. E. Lane, J. Lukeš, D. Bass, S. S. Bowser, M. W. Brown, F. Burki, M. Dunthorn, V. Hampl, A. Heiss, M. Hoppenrath, E. Lara, L. le Gall, D. H. Lynn, H. McManus, E. A. D. Mitchell, S. E. Mozley-Stanridge, L. W. Parfrey, J. Pawlowski, S. Rueckert, L. Shadwick, C. L. Schoch, A. Smirnov & F. W. Spiegel (2012). The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 59, 429-493.

Aira, M., L. Sampedro, F. Monroy & J. Domínguez (2008). Detritivorous earthworms directly modify the structure, thus altering the functioning of a microdecomposer food web. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 2511-2516.

Alexandre, A., J. D. Meunier, F. Colin & J. M. Koud (1997). Plant impact on the biogeochemical cycle of silicon and related weathering processes. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 61, 677-682.

Anderson, O. R. (1990). Effects of silicate deficiency on test morphology, cytoplasmic fine structure, and growth of the testate amoeba *Netzelia tuberculata* (Wallich) Netzel (Rhizopoda, Testacea) grown in laboratory culture. *Archiv für Protistenkunde* 138, 17-27.

Anderson, O. R. (1992). The effects of silicate depletion and subsequent replenishment on the cytoplasmic fine structure of the silica-secreting testate amoeba *Netzelia tuberculata* in laboratory culture. *Journal of Morphology* 211, 285-293.

Anderson, O. R. (1994). Cytoplasmic origin and surface deposition of siliceous structures in Sarcodina. *Protoplasma* 181, 61-77.

Anderson, O. R. (1995). Effects of caffeine treatment on the fine structure, silica secretion, and shell morphology of the testate amoeba *Assulina muscorum*. *Journal of Morphology* 225, 251-260.

Aoki, Y., M. Hoshino & T. Matsubara (2007). Silica and testate amoebae in a soil under pine-oak forest. *Geoderma* 142, 29-35.

Armbrust, E. V. (2009). The life of diatoms in the world's oceans. *Nature*, 459, 185-192.

- Bamforth, S. S. (1971). The Numbers and Proportions of Testacea and Ciliates in Litters and Soils. *The Journal of Protozoology* 18, 24-28.
- Bamforth, S. S. (1973). Population dynamics of soil and vegetation protozoa. *American Zoologist* 13, 171-176.
- Bamforth, S. S. (1988). Interactions between Protozoa and Other Organisms. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 24, 229-234.
- Bamforth, S. S. (2004). Water film fauna of microbiotic crusts of a warm desert. *Journal of Arid Environments* 56, 413-423.
- Bamforth, S. S. (2010). Distribution of and insights from soil protozoa of the Olympic coniferous rain forest. *Pedobiologia* 53, 361-367.
- Barão, L., W. Clymans, F. Vandevenne, P. Meire, D. J. Conley & E. Struyf (2014). Pedogenic and biogenic alkaline-extracted silicon distributions along a temperate land-use gradient. *European Journal of Soil Science* 65, 693-705.
- Bartoli, F. & L. P. Wilding (1980). Dissolution of biogenic opal as a function of its physical and chemical properties. *Soil Science Society of America Journal* 44, 873-878.
- Bartoli, F. (1983). The biogeochemical cycle of silicon in two temperate forest ecosystems. *Environmental Biogeochemistry: Ecological Bulletins* 35, 469-476.
- Bartoli, F. (1985). Crystallochemistry and surface properties of biogenic opal. *Journal of Soil Science* 36, 335-350.
- Basile-Doelsch, I., R. Amundson, W. E. E. Stone, D. Borschneck, J. Y. Bottero, , S. Moustier, F. Masin & F. Colin (2007). Mineral control of carbon pools in a volcanic soil horizon. *Geoderma* 137, 477-489.
- Benayas, J. M. R., A. C. Newton, A. Diaz & J. M. Bullock (2009). Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* 325, 1121-1124.
- Berner, R. A., A. C. Lasaga & R. M. Garrels (1983). The carbonate-silicate geochemical cycle and its effect on atmospheric carbon dioxide over the past 100 million years. *American Journal of Science* 283, 641-683.

- Berner, R. A. (1992). Weathering, plants, and the long-term carbon cycle. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 56, 3225-3231.
- Berner, R. A. (2003). The long-term carbon cycle, fossil fuels and atmospheric composition. *Nature* 426, 323-326.
- Biermans, V. & L. Baert (1977). Selective extraction of the amorphous Al, Fe- and Si oxides using an alkaline Tiron solution. *Clay Minerals* 12, 127-135.
- Bonkowski, M. & M. Schaefer (1997). Interactions between earthworms and soil protozoa: a trophic component in the soil food web. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 499-502.
- Booth, R. K., M. Lamentowicz & D. J. Charman (2010). Preparation and analysis of testate amoebae in peatland palaeoenvironmental studies. *Mires and Peat* 7, 1-7.
- Bouché, M. B. (1972). *Lombriciens de France – Écologie et Systématique*. Ed. I.N.R.A., 672 pp., Paris, France.
- Blouin, M., M. E. Hodson, E. A. Delgado, G. Baker, L. Brussaard, K. R. Butt, J. Dai, L. Dendooven, G. Peres, J. E. Tondoh, D. Cluzeau & J.-J. Brun (2013). A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *European Journal of Soil Science* 64, 161-182.
- Brown, G. G., I. Barois & P. Lavelle (2000). Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains. *European Journal of Soil Biology* 36, 177-198.
- Brzezinski, M. A., D. M. Nelson, V. M. Franck & D. E. Sigmon (2001). Silicon dynamics within an intense open-ocean diatom bloom in the Pacific sector of the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 48, 3997-4018.
- Burdíková, Z., M. Čapek, P. Ostašov, J. Machač, R. Pelc, E. A. D. Mitchell & L. Kubínová (2010). Testate amoebae examined by confocal and two-photon microscopy: implications for taxonomy and ecophysiology. *Microscopy and Microanalysis* 16, 735-746.
- Carey, J. C. & R. W. Fulweiler (2012). The terrestrial silica pump. *PloS One* 7, e52932.
- Carlson, M. L., L. A. Flagstad, F. Gillet & E. A. D. Mitchell (2010). Community development along a proglacial chronosequence: are above-ground and below-ground community structure controlled more by biotic than abiotic factors? *Journal of Ecology* 98, 1084-1095.

- Charman, D. J. (2001). Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae. *Quaternary Science Reviews* 20, 1753-1764.
- Clarke, J. (2003). The occurrence and significance of biogenic opal in the regolith. *Earth-Science Reviews* 60, 175-194.
- Clymans, W., E. Struyf, G. Govers, F. Vandevenne & D. J. Conley (2011). Anthropogenic impact on amorphous silica pools in temperate soils. *Biogeosciences* 8, 2281-2293.
- Clymans, W., G. Govers, E. Frot, B. Ronchi, B. Van Wesemael & E. Struyf (2013). Temporal dynamics of bio-available Si fluxes in a temperate forested catchment (Meerdaal forest, Belgium). *Biogeochemistry* 116, 275-291.
- Conley, D. J. & C. L. Schelske (1993). Potential role of sponge spicules in influencing the silicon biogeochemistry of Florida lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, 296-302.
- Conley, D. J. (2002). Terrestrial ecosystems and the global biogeochemical silica cycle. *Global Biogeochemical Cycles* 16, 68.1-68.8.
- Conley, D. J., G. E. Likens, D. C. Buso, L. Saccone, S. W. Bailey & C. E. Johnson (2008). Deforestation causes increased dissolved silicate losses in the Hubbard Brook Experimental Forest. *Global Change Biology* 14, 2548-2554.
- Cornelis, J. T., J. Ranger, A. Iserentant & B. Delvaux (2010). Tree species impact the terrestrial cycle of silicon through various uptakes. *Biogeochemistry* 97, 231-245.
- Cornelis, J. T., B. Delvaux, R. B. Georg, Y. Lucas, J. Ranger & S. Opfergelt (2011). Tracing the origin of dissolved silicon transferred from various soil-plant systems towards rivers: a review. *Biogeosciences* 8, 89-112.
- Cornelis, J. T., M. Dumon, A. R. Tolossa, B. Delvaux, J. Deckers & E. Van Ranst (2014). The effect of pedological conditions on the sources and sinks of silicon in the Vertic Planosols in south-western Ethiopia. *Catena* 112, 131-138.
- Coûteaux, M. M. & C. G. Ogden (1988). The growth of *Tracheleuglypha dentata* (Rhizopoda: Testacea) in clonal cultures under different trophic conditions. *Microbial Ecology* 15, 81-93.

- Coûteaux, M. M. (1992). Decomposition of cells and empty shells of testate amoebae (Rhizopoda, Testacea) in an organic acid soil sterilized by propylene oxide fumigation, autoclaving, and γ -ray irradiation. *Biology and Fertility of Soils* 12, 290-294.
- Curry, J. P. (2004). Factors affecting the abundance of earthworms in soils. In: Edwards, C. A. (ed) *Earthworm ecology*, 2nd ed., pp. 91-113. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Curry, J. P. & O. Schmidt (2007). The feeding ecology of earthworms – a review. *Pedobiologia* 50, 463-477.
- De Lima Rodrigues, L., S. H. Daroub, R. W. Rice & G. H. Snyder (2003). Comparison Of Three Soil Test Methods For Estimating Plant-available Silicon. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 34, 2059-2071.
- Derry, L. A., A. C. Kurtz, K. Ziegler & O. A. Chadwick (2005). Biological control of terrestrial silica cycling and export fluxes to watersheds. *Nature* 433, 728-731.
- DIN ISO 10390 (1997). Bodenbeschaffenheit: Bestimmung des pH-Wertes. Deutsches Institut für Normung, Beuth, Berlin.
- Douglas, M. S. & J. P. Smol (1987). Siliceous protozoan plates in lake sediments. *Hydrobiologia* 154, 13-23.
- Dürr, H. H., M. Meybeck, J. Hartmann, G. G. Laruelle & V. Roubeyx (2011). Global spatial distribution of natural riverine silica inputs to the coastal zone. *Biogeosciences* 8, 597-620.
- Dunn, O. J. (1964). Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics* 6, 241-252.
- Easton, E. G. (1983). A guide to the valid names of Lumbricidae (Oligochaeta). In: Satchell, J. E. (ed.) *Earthworm Ecology*, pp. 475-487, Chapman and Hall, London, UK.
- Ehrlich, H., K. D. Demadis, O. S. Pokrovsky & P. G. Koutsoukos (2010). Modern views on desilicification: biosilica and abiotic silica dissolution in natural and artificial environments. *Chemical Reviews* 110, 4656-4689.
- Ehrmann, O., M. Sommer & T. Vollmer (2002). Regenwürmer. In: Sommer, M., O. Ehrmann, J. K. Friedel, K. Martin, T. Vollmer & G. Turian. *Böden als Lebensraum für Organismen – Regenwürmer, Gehäuselandschnecken und Bodenmikoorganismen in Wäldern Baden-Württembergs*. *Hohenheimer Bodenkundliche Hefte* 63, 13-52.

- Ehrmann, O., D. Puppe, M. Wanner, D. Kaczorek & M. Sommer (2012). Testate amoebae in 31 mature forest ecosystems – Densities and micro-distribution in soils. *European Journal of Protistology* 48, 161-168.
- Elmer, M., W. Gerwin, W. Schaaf, M. K. Zaplata, K. Hohberg, R. Nenov, O. Bens & R. F. Hüttl (2013). Dynamics of initial ecosystem development at the artificial catchment Chicken Creek, Lusatia, Germany. *Environmental Earth Sciences* 69, 491-505.
- Epstein, E. (1994). The anomaly of silicon in plant biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91, 11-17.
- Epstein, E. (1999). Silicon. *Annual Review of Plant Biology* 50, 641-664.
- Falkowski, P., R. J. Scholes, E. E. A. Boyle, J. Canadell, D. Canfield, J. Elser, N. Gruber, K. Hibbard, P. Höglberg, S. Linder, F. T. Mackenzie, B. Moore III, T. Pedersen, Y. Rosenthal, S. Seitzinger, V. Smetacek & W. Steffen (2000). The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science* 290, 291-296.
- Fauteux, F., W. Rémus-Borel, J. G. Menzies & R. R. Bélanger (2005). Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi. *FEMS Microbiology Letters* 249, 1-6.
- Finlay, B. J., H. I. Black, S. Brown, K. J. Clarke, G. F. Esteban, R. M. Hindle, J. L. Olmo, A. Rollett & K. Vickerman (2000). Estimating the growth potential of the soil protozoan community. *Protist* 151, 69-80.
- Fischer, T., M. Veste, W. Schaaf, A. Dümig, I. Kögel-Knabner, W. Wiehe, O. Bens & R. F. Hüttl (2010). Initial pedogenesis in a topsoil crust 3 years after construction of an artificial catchment in Brandenburg, NE Germany. *Biogeochemistry* 101, 165-176.
- Foissner, W. (1987). Soil protozoa: fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators, and guide to the literature. *Progress in Protistology* 2, 69-212.
- Foissner, W. (1999). Soil protozoa as bioindicators: pros and cons, methods, diversity, representative examples. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74, 95-112.
- France-Lanord, C. & L. A. Derry (1997). Organic carbon burial forcing of the carbon cycle from Himalayan erosion. *Nature* 390, 65-67.

- Frayse, F., O. S. Pokrovsky, J. Schott & J. D. Meunier (2009). Surface chemistry and reactivity of plant phytoliths in aqueous solutions. *Chemical Geology* 258, 197-206.
- Friedel, J. K., O. Ehrmann, M. Pfeffer, M. Stemmer, T. Vollmer & M. Sommer (2006). Soil microbial biomass and activity: the effect of site characteristics in humid temperate forest ecosystems. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 169, 175-184.
- Frouz, J., B. Keplin, V. Pižl, K. Tajovský, J. Starý, A. Lukešová, A. Nováková, V. Balík, L. Háněl, J. Materna, C. Düker, J. Chalupský, J. Rusek & T. Heinkele (2001). Soil biota and upper soil layer development in two contrasting post-mining chronosequences. *Ecological Engineering* 17, 275-284.
- Fulweiler, R. W. & S. W. Nixon (2005). Terrestrial vegetation and the seasonal cycle of dissolved silica in a southern New England coastal river. *Biogeochemistry* 74, 115-130.
- Gehlen, M., L. Beck, G. Calas, A.-M. Flank, A. J. Van Bennekom & J. E. E. Van Beusekom (2002). Unraveling the atomic structure of biogenic silica: evidence of the structural association of Al and Si in diatom frustules. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 66, 1601-1609.
- Gehrels, W. R., D. Hendon & D. J. Charman (2006). Distribution of testate amoebae in salt marshes along the North American East Coast. *The Journal of Foraminiferal Research* 36, 201-214.
- Gérard, F., K. U. Mayer, M. J. Hodson & J. Ranger (2008). Modelling the biogeochemical cycle of silicon in soils: Application to a temperate forest ecosystem. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 72, 741-758.
- Gerwin, W., W. Schaaf, D. Biemelt, A. Fischer, S. Winter & R. F. Hüttil (2009). The artificial catchment "Chicken Creek" (Lusatia, Germany) – A landscape laboratory for interdisciplinary studies of initial ecosystem development. *Ecological Engineering* 35, 1786-1796.
- Gerwin, W., W. Schaaf, D. Biemelt, M. Elmer, T. Maurer & A. Schneider (2010). The Artificial catchment 'Hühnerwasser' (Chicken Creek): construction and initial properties. *Ecosystem Development* 1, 1-56.
- Gerwin, W., W. Schaaf, D. Biemelt, S. Winter, A. Fischer, M. Veste & R. F. Hüttil (2011). Overview and first results of ecological monitoring at the artificial watershed Chicken Creek (Germany). *Physics and Chemistry of the Earth* 36, 61-73.

- Graff, O. (1953). Die Regenwürmer Deutschlands. Schriften d. Forschungsanstalt für Landwirtschaft Braunschweig, Verlag M. & H. Schaper, 81 pp., Hannover.
- Grospietsch, T. (1972). Wechseltierchen (Rhizopoden). 3. Auflage, 88 pp., Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- Gruber, N. & J. N. Galloway (2008). An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature* 451, 293-296.
- Harnisch, O. (1958). Rhizopoda. In: Die Tierwelt Mitteleuropas von Brohmer, P., Ehrmann, P. & G. Ulmer (Hrsg.) Band 1, 1b, 101 pp., Quelle und Meyer, Leipzig.
- Haysom, M. B. C. & L.S. Chapman (1975). Some aspects of the calcium silicate trials at Mackay. *Proceedings of the Australian Society of Sugar Cane Technology* 42, 117-122.
- Hildebrand, M. (2008). Diatoms, biomineralization processes, and genomics. *Chemical Reviews* 108, 4855-4874.
- Höhn, A., M. Sommer, D. Kaczorek, G. Schalitz & J. Breuer (2008). Silicon fractions in Histosols and Gleysols of a temperate grassland site. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 171, 409-418.
- Hunt, J. W., A. P. Dean, R. E. Webster, G. N. Johnson & A. R. Ennos (2008). A novel mechanism by which silica defends grasses against herbivory. *Annals of Botany* 102, 653-656.
- Jassey, V. E. J., G. Chiapusio, E. A. D. Mitchell, P. Binet, M. L. Toussaint & D. Gilbert (2011). Fine-scale horizontal and vertical micro-distribution patterns of testate amoebae along a narrow fen/bog gradient. *Microbial Ecology* 61, 374-385.
- Jastrow, J. D., J. E. Amonette & V. L. Bailey (2007). Mechanisms controlling soil carbon turnover and their potential application for enhancing carbon sequestration. *Climatic Change* 80, 5-23.
- Jennerjahn, T. C. (2012). Biogeochemical response of tropical coastal systems to present and past environmental change. *Earth-Science Reviews* 114, 19-41.
- Jenny, H. 1994 (1941). Factors of soil formation: a system of quantitative pedology. Originally published 1941, McGraw-Hill, NY. Reprint 1994 (foreword by Ronald Amundson), Dover Publications, Inc., Mineola, NY.

- Joschko, M., H. Diestel & O. Larink (1989). Assessment of earthworm burrowing efficiency in compacted soil with a combination of morphological and soil physical measurements. *Biology and Fertility of Soils* 8, 191-196.
- Kaczorek, D. (2009). Identification of biogenic silica in soil with the application of microscope and microprobe analysis. *Soil Science Annual LX*. Nr.4, 42-49.
- Kamatani, A. & O. Oku (2000). Measuring biogenic silica in marine sediments. *Marine Chemistry* 68, 219-229.
- Keller, C., F. Guntzer, D. Barboni, J. Labreuche & J. D. Meunier (2012). Impact of agriculture on the Si biogeochemical cycle: Input from phytolith studies. *Comptes Rendus Geoscience* 344, 739-746.
- Kendrick, K. J. & R. C. Graham (2004). Pedogenic silica accumulation in chronosequence soils, southern California. *Soil Science Society of America Journal* 68, 1295-1303.
- Kendzia, G., R. Reißmann & T. Neumann (2008). Targeted development of wetland habitats for nature conservation fed by natural inflow in the post-mining landscape of Lusatia, *World Mining* 60, 88-95.
- Kodama, H. & G.J. Ross (1991). Tiron dissolution method used to remove and characterize inorganic components in soils. *Soil Science Society of America Journal* 55, 1180-1187.
- Koning, E., E. Epping & W. Van Raaphorst (2002). Determining biogenic silica in marine samples by tracking silicate and aluminium concentrations in alkaline leaching solutions. *Aquatic Geochemistry* 8, 37-67.
- Krashevska, V., M. Bonkowski, M. Maraun & S. Scheu (2007). Testate amoebae (protista) of an elevational gradient in the tropical mountain rain forest of Ecuador. *Pedobiologia* 51, 319-331.
- Lamentowicz, M. & E. A. D. Mitchell (2005). The ecology of testate amoebae (Protists) in *Sphagnum* in north-western Poland in relation to peatland ecology. *Microbial Ecology* 50, 48-63.
- Lamentowicz, Ł., M. Lamentowicz & M. Gąbka (2008). Testate amoebae ecology and a local transfer function from a peatland in western Poland. *Wetlands* 28, 164-175.

- Lara, E., T. J. Heger, E. A. D. Mitchell, R. Meisterfeld & F. Ekelund (2007). SSU rRNA reveals a sequential increase in shell complexity among the euglyphid testate amoebae (Rhizaria: Euglyphida). *Protist* 158, 229-237.
- Lara, E., T. J. Heger, R. Scheihing & E. A. D. Mitchell (2011). COI gene and ecological data suggest size-dependent high dispersal and low intra-specific diversity in free-living terrestrial protists (Euglyphida: *Assulina*). *Journal of Biogeography* 38, 640-650.
- Lavelle, P. (1997). Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Advances in ecological research*, Volume 27 (ed. by M. Begon & A. H. Fitter), pp. 93-133. Academic Press, London, UK.
- Lemmnitz, C., M. Kuhnert, O. Bens, A. Güntner, B. Merz & R.F. Hüttl (2008). Spatial and temporal variations of actual soil water repellency and their influence on surface runoff. *Hydrological Processes* 22, 1976-1984.
- Lepš, J. & P. Šmilauer (2003). *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO*. 283 pp., Cambridge University Press, Cambridge.
- Lisitzin, A. P. (1985). The silica cycle during the last ice age. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 50, 241-270.
- Lousier, J. D. (1974). Response of soil testacea to soil moisture fluctuations. *Soil Biology and Biochemistry* 6, 235-239.
- Lousier, J. D. & D. Parkinson (1981). The disappearance of the empty tests of litter- and soil-testate amoebae (Testacea, Rhizopoda, Protozoa). *Archiv für Protistenkunde* 124, 312-336.
- Lousier, J. D. (1982). Colonization of decomposing deciduous leaf litter by Testacea (Protozoa, Rhizopoda): species succession, abundance, and biomass. *Oecologia* 52, 381-388.
- Lousier, J. D. & D. Parkinson (1984). Annual population dynamics and production ecology of Testacea (Protozoa, Rhizopoda) in an aspen woodland soil. *Soil Biology and Biochemistry* 16, 103-114.
- Ma, J. F. (2004). Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *Soil Science and Plant Nutrition* 50, 11-18.
- Ma, J. F. & N. Yamaji (2006). Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends in Plant Science* 11, 392-397.

- Maldonado, M., M. C. Carmona, Z. Velásquez, A. Puig, A. Cruzado, A. López & C. M. Young (2005). Siliceous sponges as a silicon sink: an overlooked aspect of benthopelagic coupling in the marine silicon cycle. *Limnology and Oceanography* 50, 799-809.
- Maldonado, M., A. Riesgo, A. Bucci & K. Ruetzler (2010). Revisiting silicon budgets at a tropical continental shelf: Silica standing stocks in sponges surpass those in diatoms. *Limnology and Oceanography* 55, 2001-2010.
- Martin-Jézéquel, V., M. Hildebrand & M. A. Brzezinski (2000). Silicon metabolism in diatoms: implications for growth. *Journal of Phycology* 36, 821-840.
- Meisterfeld, R. & M. Heisterbaum (1983). The decay of empty tests of testate amoebae in soil (Rhizopoda, Protozoa). *New Trends in Soil Biology* (ed. by P. Lebrun, H. M. André, A. De Medts, C. Grégoire-Wibo & G. Wauthy), pp. 618-619. Université de Louvain, Louvain-la-Neuve.
- Meisterfeld, R. (2002a). Order Arcellinida Kent, 1880. *The illustrated guide to the Protozoa* (ed. by J. J. Lee, G. F. Leedale & P. Bradbury), pp. 827-860. Society of Protozoologists, Lawrence, KS.
- Meisterfeld, R. (2002b). Testate amoebae with filopodia. *The illustrated guide to the Protozoa* (ed. by J. J. Lee, G. F. Leedale & P. Bradbury), pp. 1054-1084. Society of Protozoologists, Lawrence, KS.
- Meunier, J. D., F. Colin & C. Alarcon (1999). Biogenic silica storage in soils. *Geology* 27, 835-838.
- Meunier, J. D., C. Keller, F. Guntzer, J. Riotte, J. J. Braun & K. Anupama (2014). Assessment of the 1% Na₂CO₃ technique to quantify the phytolith pool. *Geoderma* 216, 30-35.
- Milleret, R., R.-C. Le Bayon, F. Lamy, J.-M. Gobat & P. Boivin, (2009). Impact of roots, mycorrhizas and earthworms on soil physical properties as assessed by shrinkage analysis. *Journal of Hydrology* 373, 499-507.
- Mitchell, E. A. D., D. J. Charman & B. G. Warner (2008a). Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodiversity and Conservation* 17, 2115-2137.

- Mitchell, E. A. D., R. J. Payne & M. Lamentowicz (2008b). Potential implications of differential preservation of testate amoeba shells for paleoenvironmental reconstruction in peatlands. *Journal of Paleolimnology* 40, 603-618.
- Monroy, F., M. Aira, J. Domínguez & A. Velando (2006). Seasonal population dynamics of *Eisenia fetida* (Savigny, 1826) (Oligochaeta, Lumbricidae) in the field. *Comptes Rendus Biologies* 329, 912-915.
- Monroy, F., M. Aira & J. Domínguez (2008). Changes in density of nematodes, protozoa and total coliforms after transit through the gut of four epigeic earthworms (Oligochaeta). *Applied Soil Ecology* 39, 127-132.
- Nicholls, K. H. (2006). Form variation in *Puytoracia bergeri* Bonnet and a description of *P. bonneti* n. sp. (Rhizopoda, Filosea). *European Journal of Protistology* 42, 155-163.
- Ogden, C. G. (1991). Ultrastructure of the vegetative organisation and initial stages of silica plate deposition in the soil testate amoeba *Corythion dubium*. *Protoplasma* 163, 136-144.
- Paasche, E. (1973). Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. II. Silicate-uptake kinetics in five diatom species. *Marine Biology* 19, 262-269.
- Parr, J. F. & L. A. Sullivan (2005). Soil carbon sequestration in phytoliths. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 117-124.
- Parr, J. F. & L. A. Sullivan (2011). Phytolith occluded carbon and silica variability in wheat cultivars. *Plant and Soil* 342, 165-171.
- Pienitz, R., M. S. Douglas, J. P. Smol, P. Huttunen & J. Meriläinen (1995). Diatom, chrysophyte and protozoan distributions along a latitudinal transect in Fennoscandia. *Ecography* 18, 429-439.
- Ponge, J. F. (2003). Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 935-945.
- Rauenbusch, K. (1987). Biologie und Feinstruktur (REM-Untersuchungen) terrestrischer Testaceen in Waldböden (Rhizopoda, Protozoa). *Archiv für Protistenkunde* 134, 191-294.
- Raven, J. A. (2003). Cycling silicon – the role of accumulation in plants. *New Phytologist* 158, 419-421.

- Robinson, B. S., S. S. Bamforth & P. J. Dobson (2002). Density and diversity of protozoa in some arid Australian soils. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 49, 449-453.
- Roe, H. M., D. J. Charman & R. W. Gehrels (2002). Fossil testate amoebae in coastal deposits in the UK: implications for studies of sea-level change. *Journal of Quaternary Science* 17, 411-429.
- Römbke, J., S. Jänsch & W. Didden (2005). The use of earthworms in ecological soil classification and assessment concepts. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 62, 249-265.
- Rowell, D. L. (1997). *Bodenkunde: Untersuchungsmethoden und ihre Anwendungen*. 614 pp. Springer, Germany.
- Russell, D. J., K. Hohberg & M. Elmer (2010). Primary colonisation of newly formed soils by actinedid mites. *Soil Organisms* 82, 237-251.
- Saccone, L., D. J. Conley, E. Koning, D. Sauer, M. Sommer, D. Kaczorek, S. W. Blecker & E. F. Kelly (2007). Assessing the extraction and quantification of amorphous silica in soils of forest and grassland ecosystems. *European Journal of Soil Science* 58, 1446-1459.
- Saccone, L., D. J. Conley, G. E. Likens, S. W. Bailey, D. C. Buso & C. E. Johnson (2008). Factors that control the range and variability of amorphous silica in soils in the Hubbard Brook Experimental Forest. *Soil Science Society of America Journal* 72, 1637-1644.
- Sauer, D., L. Saccone, D. J. Conley, L. Herrmann & M. Sommer (2006). Review of methodologies for extracting plant-available and amorphous Si from soils and aquatic sediments. *Biogeochemistry* 80, 89-108.
- Schaaf, W., O. Bens, A. Fischer, H. H. Gerke, W. Gerwin, U. Grünewald, H. M. Holländer, I. Kögel-Knabner, M. Mutz, M. Schloter, R. Schulin, M. Veste, S. Winter & R. F. Hüttl (2011). Patterns and processes of initial terrestrial-ecosystem development. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 174, 229-239.
- Scheu, S. (1992). Changes in the lumbricid coenosis during secondary succession from a wheat field to a beechwood on limestone. *Soil Biology and Biochemistry* 24, 1641-1646.
- Scheu, S. (2002). The soil food web: structure and perspectives. *European Journal of Soil Biology* 38, 11-20.

- Schlichting, E., H.-P. Blume & K. Stahr (1995). *Bodenkundliches Praktikum*. 295 pp. Blackwell, Germany.
- Schoelynck, J., F. Müller, F. Vandevenne, K. Bal, L. Barão, A. Smis, W. Opdekamp, P. Meire & E. Struyf (2014). Silicon-vegetation interaction in multiple ecosystems: a review. *Journal of Vegetation Science* 25, 301-313.
- Schönborn, W., W. Petz, M. Wanner & W. Foissner (1987). Observations on the Morphology and Ecology of the Soil-Inhabiting Testate Amoeba *Schoenbornia humicola* (Schönborn, 1964) Decloitre, 1964 (Protozoa, Rhizopoda). *Archiv für Protistenkunde* 134, 315-330.
- Schönborn, W. & T. Peschke (1990). Evolutionary studies on the *Assulina-Valkanovia* complex (Rhizopoda, Testaceafilosia) in *Sphagnum* and soil. *Biology and Fertility of Soils* 9, 95-100.
- Schröder, H. C., X. Wang, W. Tremel, H. Ushijima & W. E. Müller (2008). Biofabrication of biosilica-glass by living organisms. *Natural Product Reports* 25, 455-474.
- Schröter, D., V. Wolters & P. C. De Ruiter (2003). C and N mineralisation in the decomposer food webs of a European forest transect. *Oikos* 102, 294-308.
- Smetacek, V. (1999). Diatoms and the ocean carbon cycle. *Protist* 150, 25-32.
- Smith, H. G., A. Bobrov & E. Lara (2008). Diversity and biogeography of testate amoebae. *Biodiversity and Conservation* 17, 329-343.
- Sommer, M., O. Ehrmann, J. K. Friedel, K. Martin, T. Vollmer & G. Turian (2002). Soils as habitats for organisms – earthworms, land snails and soil microbes in forests of Baden-Wuerttemberg. (In German with English summary) *Hohenheimer Bodenkundliche Hefte* 63, 1-163.
- Sommer, M., D. Kaczorek, Y. Kuzyakov & J. Breuer (2006). Silicon pools and fluxes in soils and landscapes – a review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 169, 310-329.
- Sommer, M., H. Jochheim, A. Höhn, J. Breuer, Z. Zagorski, J. Busse, D. Barkusky, K. Meier, D. Puppe, M. Wanner & D. Kaczorek (2013). Si cycling in a forest biogeosystem – the importance of transient state biogenic Si pools. *Biogeosciences* 10, 4991-5007.
- Stout, J. D. & G. D. Walker (1976). Discrimination of mineral particles in test formation by thecamoebae. *Transactions of the American Microscopical Society* 95, 486-489.

- Struyf, E., A. Smis, S. Van Damme, P. Meire & D. J. Conley (2009). The global biogeochemical silicon cycle. *Silicon* 1, 207-213.
- Struyf, E., A. Smis, S. Van Damme, J. Garnier, G. Govers, B. Van Wesemael, D. J. Conley, O. Batelaan, E. Frot, W. Clymans, F. Vandevenne, C. Lancelot, P. Goos & P. Meire (2010). Historical land use change has lowered terrestrial silica mobilization. *Nature Communications* 1, 129.
- Struyf, E. & D. J. Conley (2012). Emerging understanding of the ecosystem silica filter. *Biogeochemistry* 107, 9-18.
- Swindles, G. T. & H. M. Roe (2007). Examining the dissolution characteristics of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in low pH conditions: implications for peatland palaeoclimate studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 252, 486-496.
- Ter Braak, C. J. (1987). The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69, 69-77.
- Thielemann, U. (1986a). The octet method for sampling earthworm populations. *Pedobiologia* 29, 296-302.
- Thielemann, U. (1986b). Glasröhrchenmethode zur Lebendbestimmung von Regenwürmern. *Pedobiologia* 29, 341-343.
- Tréguer, P. J., D. M. Nelson, A. J. Van Bennekom, D. J. DeMaster, A. Leynaert & B. Quéguiner (1995). The silica balance in the world ocean: a reestimate. *Science* 268, 375-379.
- Tréguer, P. J. & P. Pondaven (2000). Global change: Silica control of carbon dioxide. *Nature* 406, 358-359.
- Tréguer, P. J. & C. L. De La Rocha (2013). The world ocean silica cycle. *Annual Review of Marine Science* 5, 477-501.
- United Nations (2000). Forest Resources of Europe, CIS, North America, Australia, Japan and New Zealand (industrialized Temperate/boreal Countries): UN-ECE/FAO Contribution to the Global Forest Resources Assessment 2000. Main Report, United Nations New York and Geneva. Geneva Timber and Forest Study Papers, No. 17.
- Verhoeven, R. (2002). The structure of the microtrophic system in a development series of dune soils. *Pedobiologia* 46, 75-89.

- Vitousek, P. M., J. D. Aber, R. W. Howarth, G. E. Likens, P. A. Matson, D. W. Schindler, W. H. Schlesinger & D. G. Tilman (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications* 7, 737-750.
- Volkmer, D. (1999). Von Biomineralien zu biomimetischen Materialien: Der Weg ist das Ziel. *Chemie in unserer Zeit* 33, 6-19.
- Wanner, M. (1999). A review on the variability of testate amoebae, methodological approaches, environmental influences and taxonomical implications. *Acta Protozoologica* 38, 15-29.
- Wanner, M. & W. Dunger (2001). Biological activity of soils from reclaimed open-cast coal mining areas in Upper Lusatia using testate amoebae (protists) as indicators. *Ecological Engineering* 17, 323-330.
- Wanner, M., M. Elmer, M. Kazda & W. E. R. Xylander (2008). Community assembly of terrestrial testate amoebae: how is the very first beginning characterized? *Microbial Ecology* 56, 43-54.
- Wanner, M. & M. Elmer (2009). "Hot spots" on a New Soil Surface – How Do Testate Amoebae Settle Down? *Acta Protozoologica* 48, 281-289.
- Wanner, M., M. Elmer, M. Sommer, R. Funk & D. Puppe (2015). Testate amoebae colonizing a newly exposed land surface are of airborne origin. *Ecological Indicators* 48, 55-62.
- Wedepohl, K. H. (1995). The composition of the continental crust. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 59, 1217-1232.
- Westall, F., L. Boni & E. Guerzoni (1995). The experimental silicification of microorganisms. *Palaeontology* 38, 495-528.
- Wilding, L. P. & L. R. Drees (1974). Contributions of forest opal and associated crystalline phases to fine silt and clay fractions of soils. *Clays and Clay Minerals* 22, 295-306.
- Wilkinson, D. M. (2008). Testate amoebae and nutrient cycling: peering into the black box of soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 596-599.
- Wilkinson, D. M. & E. A. D. Mitchell (2010). Testate amoebae and nutrient cycling with particular reference to soils. *Geomicrobiology Journal* 27, 520-533.

WRB (2006). World Reference Base for Soil Resources 2006 – World Soil Resources Report No. 103. FAO, Rome.

Wu, J.-W., Y. Shi, Y.-X. Zhu, Y.-C. Wang & H.-J. Gong (2013). Mechanisms of enhanced heavy metal tolerance in plants by silicon: A review. *Pedosphere* 23, 815-825.

Yap, B. W. & C. H. Sim (2011). Comparisons of various types of normality tests. *Journal of Statistical Computation and Simulation* 81, 2141-2155.

Zedler, J. (2005). Ecological restoration: guidance from theory. *San Francisco Estuary and Watershed Science* 3, 1-31.

Zicsi, A. (1994). Die Regenwürmer Österreichs (Oligochaeta: Lumbricidae) mit Bestimmungstabellen der Arten. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich* 131, 37-74.

Anhang

A1 Profilsprache Waldstandorte.

Abkürzungen für Horizontbezeichnungen, –merkmale und –farben siehe letzte Seite Anhang A1.

Standort	Abkürzung	Rechtswert	Hochwert	Profil Nr.	Horizont	Tiefe	Grenze	Farbe	Steine	Gefüge	Sonstiges																				
Abtshagen	AB	1303912	5420650	1	L	2 Schichten	Grenzen undeutlich	sb			einige Regenwürmer am Standort																				
					Of	-0,1																									
					Aeh/Ah	-10						keine	krümelig	Konkretionen nicht erkennbar																	
					Ahl - Bv	->25																									
												hb - ockerbraun																			
					Beprobung: 12.05.2010									2	L	2 Schichten	Grenzen undeutlich	sb	keine	krümelig	Konkretionen nicht erkennbar										
															Of	-0,1															
															Aeh/Ah	-5						keine	krümelig	Konkretionen nicht erkennbar							
															Ahl - Bv	->25															
																						hb - ockerbraun									
																								3	L	2 Schichten	Grenzen undeutlich	sb	keine	krümelig	wenige Konkretionen
																									Of	-0,1					
Aeh/Ah	-12	keine	krümelig	wenige Konkretionen																											
Ahl - Bv	->25																														
		hb - ockerbraun																													
				4			L	2 Schichten	Grenzen undeutlich	sb	keine														krümelig	wenige Konkretionen					
							Of	-0,1																							
					Aeh/Ah	-15	keine	krümelig				wenige Konkretionen																			
					Ahl - Bv	->25																									
							hb - ockerbraun																								
					Eglingen	EG	3531825	5355716				4	L	3 Schichten			deutlich	db - sb	keine	krümelig	Konkretionen bei T-Horizonten										
													Of/Ah	-5																	
													T-Ah	-17	keine	kohärent						Konkretionen bei T-Horizonten									
													Cv-T	->25																	
															hbr - gelbbraun																
													Beprobung: 05.05.2010									3	L	3 Schichten			deutlich	db - sb	keine	krümelig	Konkretionen bei T-Horizonten
																							Of/Ah	-3							
T-Ah	-11	keine	kohärent	Konkretionen bei T-Horizonten																											
Cv-T	->25																														
		hbr - gelbbraun																													
				2					L	2 - 3 Schichten	deutlich												db - sb	keine	krümelig	Konkretionen bei T-Horizonten					
									Of/Ah	-7																					
					T-Ah	-13	keine	kohärent	Konkretionen bei T-Horizonten																						
					Cv-T	->25																									
							hbr - gelbbraun																								
									1	L		3 Schichten					deutlich	db - sb	keine	krümelig	Konkretionen bei T-Horizonten										
										Of/Ah		-5																			
										T-Ah		-19	keine	kohärent	Konkretionen bei T-Horizonten																
										Cv-T		->25																			
													hbr - gelbbraun																		

Standort	Abkürzung	Rechtswert	Hochwert	Profil Nr.	Horizont	Tiefe	Grenze	Farbe	Steine	Gefüge	Sonstiges	
Hegau	HE	348 1523	529 5565	1	L	-			keine		nicht flächig, 2 Blattlagen fehlt stellenweise	
					Of	bis 5 cm	diffus	dbr		krü. - subpol. subpol. - krü.		
					Ah	bis 22 cm		dbr				
					BvAh							
					2	L	bis 0,5 cm			keine		
						Of	bis 6 cm	diffus	sbr - dbr		krü.	
						Ah	bis 25 cm		dbr		krü. - subpol.	
						BvAh						
					3	L	-			keine		flächig, 2 Lagen, stellenweise
						Of	bis 6 cm	diffus	sbr & dbr		subpol. - krü.	
						Ah 1	bis 12 cm		sbr & dbr		krü. - subpol.	
						Ah 2						
4	L	bis 0,5 cm			keine		flächig					
	Of	bis 11 cm	diffus	sbr		subpol. - krü.						
	Ah	bis 25 cm		dbr		krü. - subpol.						
	BvAh											
Münzesheim (Kraichgau; Reutwald)	MR	347 6511	544 2621	1	L				keine		4-lagig	
					Of	bis 0,2 cm						
					Ah	bis 2,5 cm	scharf	sbr (dbr)		Krü. - subpol.	wenige Konkretionen	
					Al	bis 24 cm	diffus	grbr		Kohärent (subpol.)		
					Bt	> 24 cm		rbr - grbr		Kohärent (subpol.)		
					2	L	bis 0,1 - 0,2 cm			keine		4-lagig
						Of	bis 3 cm	scharf	sbr (dbr)		Krü. - subpol.	wenige Konkretionen
						Ah	bis 26 cm	diffus	grbr		Kohärent (subpol.)	
						Bt	> 26 cm		rbr - grbr		Kohärent (subpol.)	
					3	L	bis 0,2 - 0,3 cm			keine		4-lagig
						Of	bis 6 cm	scharf	sbr (dbr)		Krü. - subpol.	wenige Konkretionen
						Ah	bis 23 cm	diffus	grbr		Kohärent (subpol.)	
(Ah)Al	> 23 cm		rbr - grbr			Kohärent (subpol.)	4-lagig (mächtiger als bei den anderen)					
4	L	bis 0,4 - 0,5 cm			keine		wenige Konkretionen					
	Of	bis 4,5 cm	scharf	sbr (dbr)		Krü. - subpol.	wenige Konkretionen					
	Ah	bis 26,5 cm	diffus	grbr		Kohärent (subpol.)	Spuren von Ah in Al					
	Bt	> 26,5 cm		rbr - grbr		Kohärent (subpol.)						

Standort	Abkürzung	Rechtswert	Hochwert	Profil.Nr.	Horizont	Tiefe	Grenze	Farbe	Steine	Gefüge	Sonstiges
Pforzheim Pseudogley	PP	348 3243	541 3067	1	L	-0,5 cm	wellig, undeutlich	dbr - sbr	keine		2-3 Schichten
					Of	-2 cm	scharf			kri.	
					Ah	-17 cm	undeutlich	hbr		subpol. - kohärent	
					AhSw	->25 cm		gbr		subpol. - kohärent	
					SdSw						
					2	L	-0,5	undeutlich	dbr - sbr	keine	2-3 Schichten
						Of	-2,5	scharf, gewellt			
						Ah	-16	undeutlich - scharf	hbr		Konkretionen, Hohlraum unter 20 cm
						AhSw	->25		gbr - rbr		
						SdSw					
					3	L	-0,5	wellig, nicht eindeutig	dbr - sbr	keine	2-3 Schichten
Of	-2	scharf, wellig									
Ah	-14	nicht deutlich	hbr			Konkretionen					
AhSw	->25		gbr								
SdSw											
4	L	-0,4	undeutlich	dbr - sbr	keine	3 Schichten					
	Of	-2	scharf, gewellt								
	Ah	-20	undeutlicher Übergang	hbr		Konkretionen					
	AhSw	->25		gbr							
	SdSw										
Zell unter Aichelberg	ZE	354 0876	5389 694	1	L				keine		flächig, Of-Schicht fast nicht vorhanden
					Ah	bis 3 cm	diffus	dbr - sbr		Freies Wasser an Untergrenze, Wasser steht nicht in Profilen, sondern wird hochgezogen	
					AhSw	bis 25 cm		gr (rbr, dbr)		Kri.	
					L	bis 2,5 cm	diffus	sbr - dbr	keine	flächig, Of-Schicht fast nicht vorhanden	
					Ah	bis 23 cm		dbr (grbr, rbr)		Kri.	
					SwAh					subpol. (Kri.)	
					2	L	bis 2,5 cm	diffus	sbr - dbr	keine	flächig, Of-Schicht fast nicht vorhanden
						Ah	bis 24 cm		dbr (grbr)		Kri.
						SwAh					subpol. (Kri.)
					3	L	bis 2,5 cm	diffus	sbr - dbr	keine	flächig, Of-Schicht fast nicht vorhanden
						Ah	bis 7 cm		dbr - sbr		Kri.
						SwAh					subpol. (Kri.)
4	L	bis 7 cm	diffus	dbr - sbr	keine	flächig, Of-Schicht fast nicht vorhanden					
	Ah	bis > 32 cm		gr, obr		Kri.					
	Sw					kohärent -subpol.					
Beprobung: 28.04.2010											1 Konkretion; Profil 2- geteilt, rechte Seite beschrieben

Standort	Abkürzung	Rechtswert	Hochwert	Profil.Nr.	Horizont	Tiefe	Grenze	Farbe	Steine	Gefüge	Sonstiges
Hutzenbacher See	HS	3452101	5381857	1	Ofh	-8	diffus	db - sb	sehr	krümelig	Starke Hanglage Süd - Nord Gefälle
					Cv Aeh	-12	scharf	db - sb	viele	krümelig - singulär	
					Cv Ae	> 12		grau	Steine	singulär	
Beprobung: 04.06.2010				2	Ofh	-10	diffus	db - sb	sehr	krümelig	Starke Hanglage Süd - Nord Gefälle
					Cv Ae(h)	-15	scharf	db - sb	viele	krümelig - singulär	
					Cv Ae	> 15		grau	Steine	singulär	
				3	Ofh	-10	diffus	db - sb	sehr	krümelig	Starke Hanglage Süd - Nord Gefälle
					Cv Aeh	-21	scharf	db - sb	viele	krümelig - singulär	
					Cv Ae	> 21		grau	Steine	singulär	
				4	Ofh	-11,5	diffus	db - sb	sehr	krümelig	Starke Hanglage Süd - Nord Gefälle
					Cv Aeh	-16	scharf	db - sb	viele	krümelig - singulär	
					Cv Ae	> 16		grau	Steine	singulär	
Rowa	RO	1336183	5351048	1	L	2 - 3 Schichten			keine		teilweise Ah in Bv, wenige Konkretionen
					Of/Oh	-3	undeutlich	sb			
					Aeh	-6	undeutlich - deutlich	sb - db		krümelig	
					Ah	-10	deutlich	db - sb		krümelig - singulär	
					Bv - Ael	->25		hb - grb		singulär	
					L	2 Schichten			keine		
					Of/Oh	-3	undeutlich	sb			
					Aeh	-5	undeutlich - deutlich	sb - db		krümelig	
					Ah	-12	deutlich	db - sb		krümelig - singulär	
					Bv - Ael	->25		hb - grb		singulär	
					L	3 Schichten			keine		
					Of/Oh	-3	undeutlich	sb			
Aeh	-7	undeutlich - deutlich	sb - db		krümelig						
Ah	-15	deutlich	db - sb		krümelig - singulär						
Bv - Ael	->25		hb - grb		singulär						
				4	L	2 - 3 Schichten					teilweise Ah in Bv, wenige Konkretionen
					Of/Oh	-3	undeutlich	sb			
					Aeh	-6	undeutlich - deutlich	sb - db	1 großer	krümelig	
					Ah	-18	deutlich	db - sb		krümelig - singulär	
Bv - Ael	->25		hb - grb		singulär						
				4	L	2 - 3 Schichten					fast keine Konkretionen
					Of/Oh	-3	undeutlich	sb			
					Aeh	-6	undeutlich - deutlich	sb - db		krümelig	
					Ah	-18	deutlich	db - sb		krümelig - singulär	
Bv - Ael	->25		hb - grb		singulär						

Standort	Abkürzung	Rechtswert	Hochwert	Profil Nr.	Horizont	Tiefe	Grenze	Farbe	Steine	Gefüge	Sonstiges
Sandhausen	SL	3473709	5467909	4	L Ofh Ah(e) Bv	4 - 5 Schichten -2 -8 >25	wellig, undeutlich mehr oder weniger scharf	db - sb hellbraun	keine	singulär singulär	
Beprobung: 30.04.2010				3	L Ofh Ah(e) Bv	4 - 5 Schichten -3,5 -6 >25	wellig, undeutlich mehr oder weniger scharf	db - sb hellbraun	keine	singulär singulär	am rechten Rand gestört
				2	L Ofh Ah(e) Bv	4 Schichten -2 -9,5 >25	diffus mehr oder weniger scharf	db - sb hellbraun	keine	singulär singulär	
				1	L Ofh Ah(e) Bv	4 - 5 Schichten -2,5 -10 >25	wellig, undeutlich mehr oder weniger scharf	db - sb hellbraun	keine	singulär singulär	
Hutzenbach Kleemisze	HK	3451962	5381608	1	O(f)h (OM) hH1 hH2 hH3 A	-5 -12 -31 -46 >46	scharf - verwaschen, meist wellig zwischen allen Horizonten	sb - db hb - mittelbraun sb - db grau	keine	krümelig	
Beprobung: 03.06.2010				2	O(f)h (OM) hH1 hH2 hH3 A	-5,5 -17 -33 -55 >55	scharf - verwaschen, meist wellig zwischen allen Horizonten	sb - db hb - mittelbraun sb - db grau	keine	krümelig	
				3	O(f)h (OM) hH1 hH2 hH3 A	-7 -16 -27 -53 >53	scharf - verwaschen, meist wellig zwischen allen Horizonten	sb - db hb - mittelbraun sb - db grau	keine	krümelig	

Abkürzungen für Horizontbezeichnungen:

A: Mineralhorizont im Oberboden, B: Mineralhorizont im Unterboden, C: Lockergestein, hH: Hochmoortorf, L: Streu, O: Organischer Horizont, S: marmorierter Unterbodenhorizont, durch Stauwasser zeitweilig bis ständig nass, T: Unterbodenhorizont aus Lösungsrückstand von Kalkgestein

Abkürzungen für Horizontmerkmale:

d: helle und rostfleckige Matrix sowie gebleichte Aggregatoberflächen, e: sauergebleicht, f: fermentiert, h: huminstoffangereichert, l: lessiviert, t: tonakkumuliert, v: verwittert, w: nassgebleicht

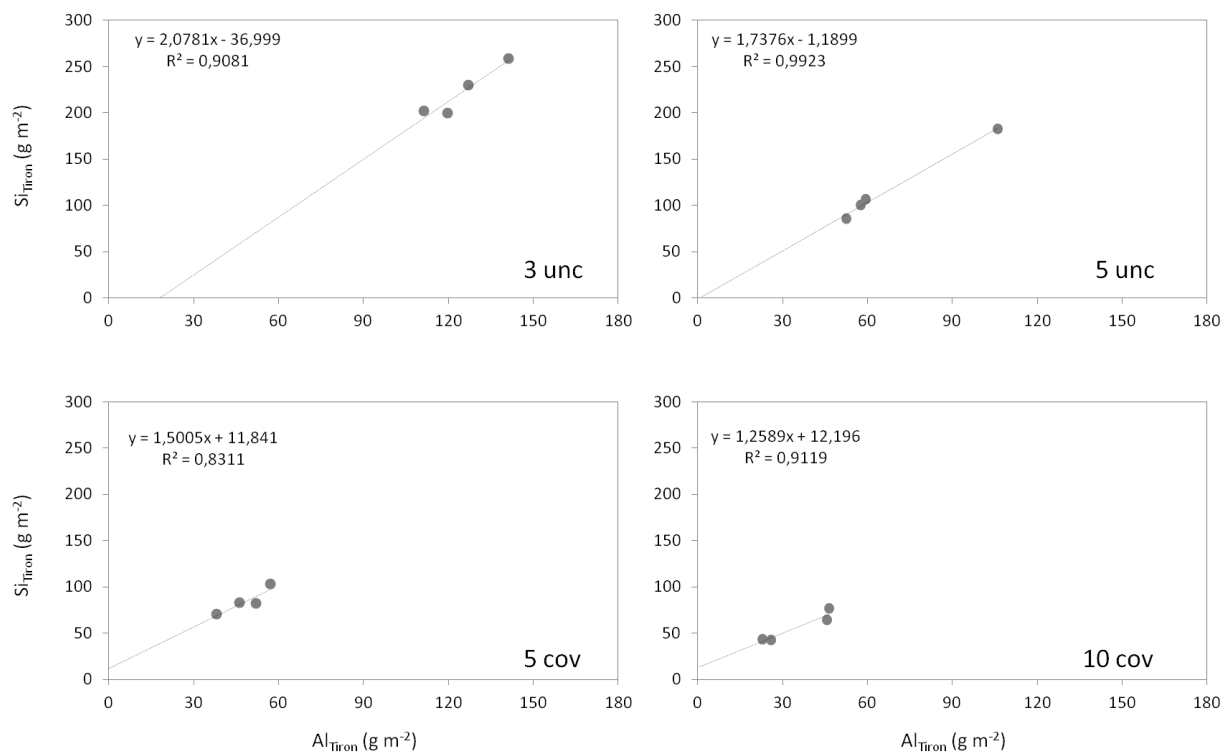
Abkürzungen für Horizontfarben:

b/br: braun, d: dunkel, g: gelb, gr: grau, h: hell, o: ockerfarben, r: rot, s: schwarz

A2 Überblick Wetterstationen.

Die Angaben folgender Wetterstationen wurden genutzt, um Niederschläge und Temperaturen der Waldstandorte zu ermitteln. In den meisten Fällen musste dabei auf verschiedene Stationen für Niederschläge und Temperaturen für einen Waldstandort zurückgegriffen werden, da deutschlandweit mehr Stationen zur Niederschlagsbefassung als zur Temperaturmessung vorhanden sind.

Waldstandort	Bundesland	Name der Station (Niederschläge)			Name der Station (Temperaturen)				
		Stations-ID	Breite	Länge	Stations_ID	Breite	Länge		
AB	Mecklenburg-Vorpommern	STEINHAGEN-NEGAST	6199	54° 15'	13° 02'	STEINHAGEN-NEGAST	6199	54° 15'	13° 02'
EG	Baden-Württemberg	HAYINGEN	2072	48° 16'	09° 28'	METZINGEN	3278	48° 32'	09° 16'
HE	Baden-Württemberg	SINGEN	6263	47° 46'	08° 49'	SINGEN	6263	47° 46'	08° 49'
MR	Baden-Württemberg	BRUCHSAL-HEIDELSHHEIM	731	49° 07'	08° 38'	EPPINGEN-ELSENZ	1255	49° 10'	08° 51'
PP	Baden-Württemberg	PFORZHEIM-ISPRINGEN	3925	48° 56'	08° 42'	PFORZHEIM-ISPRINGEN	3925	48° 56'	08° 42'
ZE	Baden-Württemberg	WIESENSTEIG	7242	48° 34'	09° 38'	EBERSBACH/FILS	1102	48° 43'	09° 32'
HS	Baden-Württemberg	SEEWALD-BESENFELD	4655	48° 36'	08° 26'	BAIERSBRONN-OBERTAL	268	48° 32'	08° 16'
RO	Mecklenburg-Vorpommern	NEUBRANDENBURG (AWST)	3478	53° 33'	13° 12'	TROLLENHAGEN	5109	53° 36'	13° 18'
SL	Baden-Württemberg	NECKARGEMUEND-KLEINGEM.	3448	49° 24'	08° 48'	WAGHAEUSEL-KIRRLACH	5275	49° 15'	08° 32'
HK	Baden-Württemberg	SEEWALD-BESENFELD	4655	48° 36'	08° 26'	BAIERSBRONN-OBERTAL	268	48° 32'	08° 16'

A3 Abschätzung biogener Anteil an amorpher Silicium-Fraktion (Initialflächen, obere 5 cm).

A4 Korrelationsmatrix Initialflächen (Spearman's Rangkorrelationen; N = 5).

		pH	Alter	FEM	Si _{CaO2}	Si _{Tiron}	Al _{Tiron}	Fe _{Tiron}	N _t	SOC	C:N	Si-Pool (TA)
pH	Korrelationskoeffizient	1,000										
	Sig. (2-seitig)											
Alter	Korrelationskoeffizient	-,949*	1,000									
	Sig. (2-seitig)	,014										
FEM	Korrelationskoeffizient	-,100	,053	1,000								
	Sig. (2-seitig)	,873	,933									
Si_{CaO2}	Korrelationskoeffizient	,600	-,632	-,200	1,000							
	Sig. (2-seitig)	,285	,252	,747								
Si_{Tiron}	Korrelationskoeffizient	1,000**	-,949*	-,100	,600	1,000						
	Sig. (2-seitig)		,014	,873	,285							
Al_{Tiron}	Korrelationskoeffizient	1,000**	-,949*	-,100	,600	1,000**	1,000					
	Sig. (2-seitig)		,014	,873	,285							
Fe_{Tiron}	Korrelationskoeffizient	1,000**	-,949*	-,100	,600	1,000**	1,000**	1,000				
	Sig. (2-seitig)		,014	,873	,285							
N_t	Korrelationskoeffizient	-,700	,632	,500	-,900*	-,700	-,700	-,700	1,000			
	Sig. (2-seitig)	,188	,252	,391	,037	,188	,188	,188				
SOC	Korrelationskoeffizient	-,700	,527	-,400	-,100	-,700	-,700	-,700	,200	1,000		
	Sig. (2-seitig)	,188	,361	,505	,873	,188	,188	,188	,747			
C:N	Korrelationskoeffizient	,600	-,632	-,700	,800	,600	,600	,600	-,900*	,100	1,000	
	Sig. (2-seitig)	,285	,252	,188	,104	,285	,285	,285	,037	,873		
Si-Pool (TA)	Korrelationskoeffizient	-,1000**	,949*	,100	-,600	-,1000**	-,1000**	-,1000**	,700	,700	-,600	1,000
	Sig. (2-seitig)		,014	,873	,285				,188	,188	,285	

* Die Korrelation ist auf dem 0,05 Niveau signifikant (zweiseitig); ** Die Korrelation ist auf dem 0,01 Niveau signifikant (zweiseitig).

A5 Korrelationsmatrix Waldstandorte (Spearman's Rangkorrelationen; N = 10; obere 5 cm).

Weitere Daten siehe nächste Seite.

	FEM	SOC	N _t	C:N	pH	Si _{CaCl2}	Si _{Tiron}	TA _{ges}	SPV	RBM _{epi}	RBM _{end}	RBM _{ane}	RBM _{ges}
FEM	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig)	1,000											
SOC	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig)	-,316 ,374	1,000										
N_t	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig)	,280 ,434	,726*	1,000									
C:N	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig)	,438 ,206	,438 ,510	-,237 ,149	1,000								
pH	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig)	,687 ,028	-,436 ,208	-,802** ,005	1,000								
Si_{CaCl2}	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig)	,842** ,002	-,401 ,250	-,915** ,000	,948** ,000	1,000							
Si_{Tiron}	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig)	,806** ,005	-,207 ,567	-,867** ,001	,602 ,066	,794** ,006	1,000						
TA_{ges}	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig)	-,552 ,098	,565 ,089	,600 ,067	-,802** ,005	-,733* ,016	-,309 ,385	1,000					
SPV	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig)	-,964** ,000	,334 ,345	,976** ,000	-,778** ,008	-,915** ,000	-,867** ,001	,588 ,074	1,000				
RBM_{epi}	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig)	,219 ,544	,183 ,613	-,079 ,828	-,280 ,432	-,158 ,663	-,109 ,763	,109 ,763	-,122 ,738	1,000			
RBM_{end}	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig)	,550 ,100	-,428 ,217	-,666* ,036	,850** ,002	,795** ,006	,381 ,277	-,912** ,000	-,640* ,046	-,039 ,915	1,000		
RBM_{ane}	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig)	,321 ,366	-,142 ,695	-,291 ,415	,486 ,154	,395 ,258	-,052 ,886	-,798** ,006	-,321 ,366	,284 ,426	,803** ,005	1,000	
RBM_{ges}	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig)	,515 ,128	-,286 ,424	-,600 ,067	,754* ,012	,709* ,022	,285 ,425	-,794** ,006	-,576 ,082	,225 ,532	,925** ,000	,813** ,004	1,000
Si-Pool (TA)	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig)	-,552 ,098	,571 ,084	,624 ,054	-,869** ,001	-,782** ,008	-,333 ,347	-,976** ,000	,612 ,060	,225 ,532	-,925** ,000	-,738* ,015	-,770** ,009

* Die Korrelation ist auf dem 0,05 Niveau signifikant (zweiseitig); ** Die Korrelation ist auf dem 0,01 Niveau signifikant (zweiseitig).

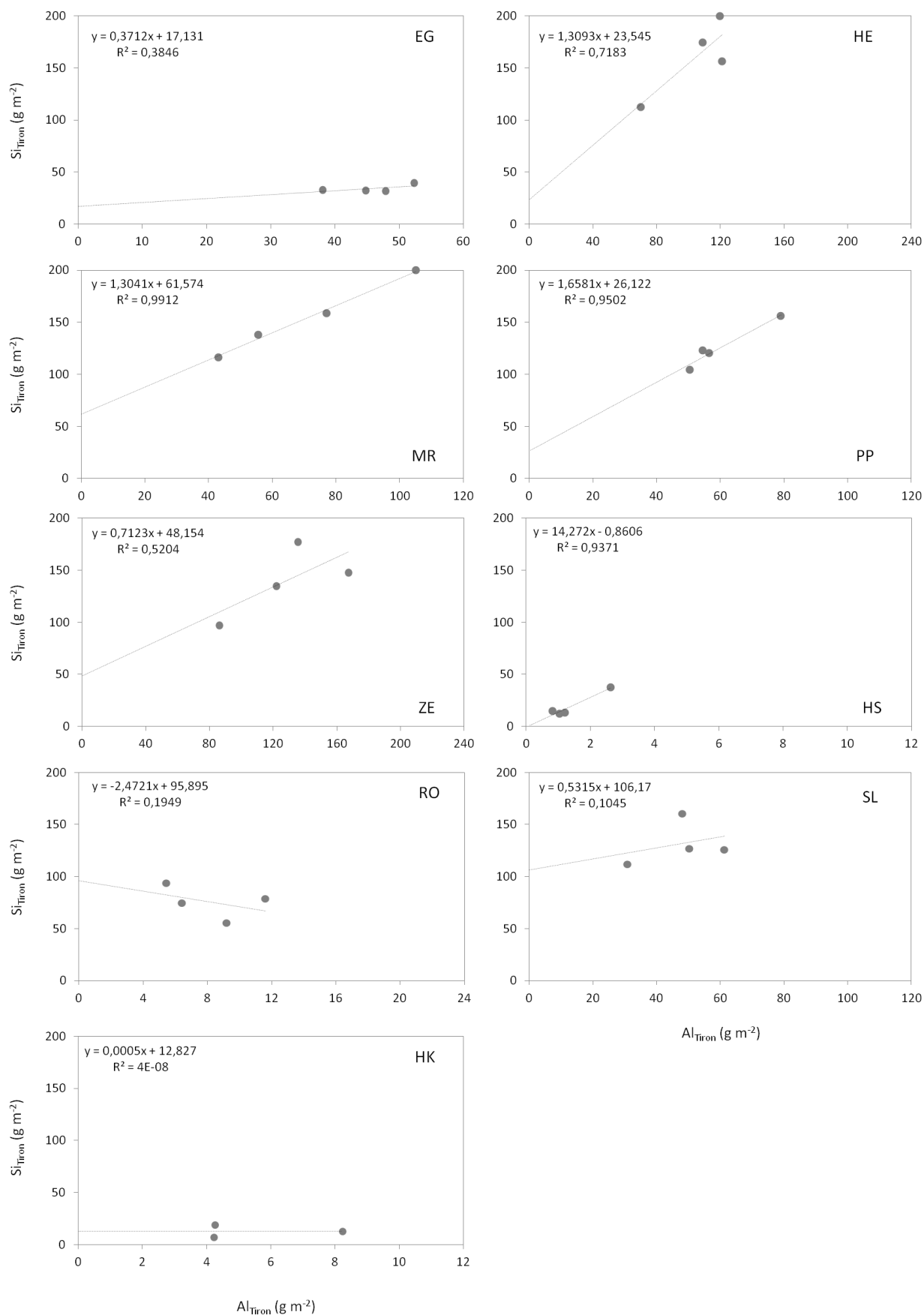
Fortsetzung Rangkorrelationskoeffizienten Waldstandorte (N = 10; obere 5 cm).

	Al_{Tiron}	Fe_{Tiron}	Höhe	Niederschlag	Temperatur
Al_{Tiron}	1,000				
Fe_{Tiron}	,952**	1,000			
Höhe	-,224	-,309	1,000		
Niederschlag	-,109	-,134	,742*	1,000	
Temperatur	,744*	,585	-,378	-,202	1,000
FEM	,927**	,952**	-,382	-,182	,683*
SOC	-,201	-,280	,000	,195	,073
N_t	,432	,365	-,316	-,171	,456
C:N	-,915**	-,952**	,370	,280	-,537
pH	,802**	,760*	,012	-,220	,480
Si_{Caclz}	,927**	,891**	-,139	-,255	,579
Si_{Tiron}	,891**	,830**	-,406	-,292	,701*
TA_{ges}	-,552	-,576	,091	,231	-,311
SPV	-,964**	-,988**	,333	,182	-,616
RBM_{epi}	-,055	,134	-,535	-,159	-,150
RBM_{end}	,614	,601	-,045	-,201	,280
RBM_{ane}	,276	,321	-,127	-,097	,150
RBM_{ges}	,515	,539	-,200	-,389	,195
Si-Pool (TA)	-,600	-,600	-,079	,091	-,305

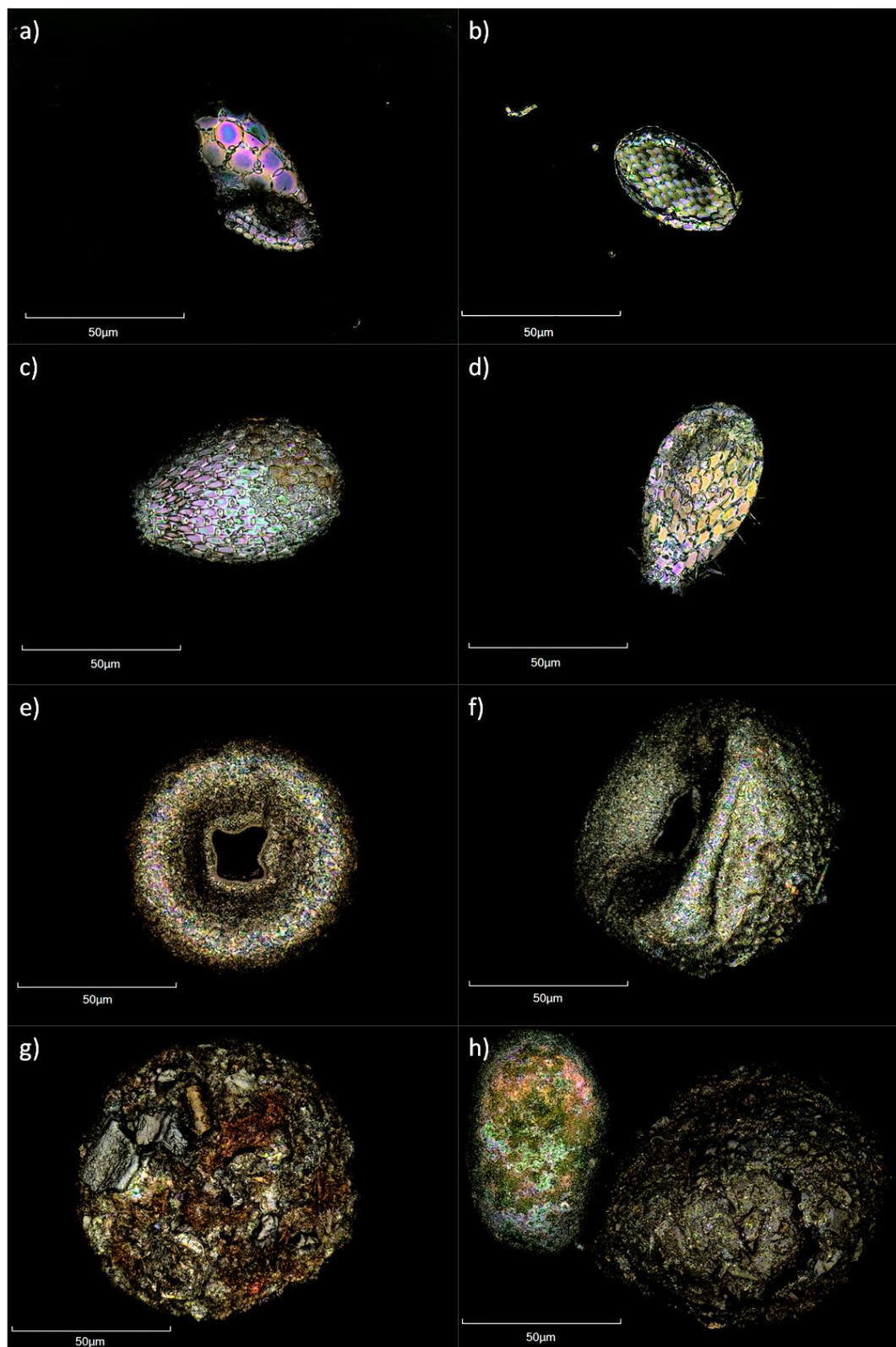
* Die Korrelation ist auf dem 0,05 Niveau signifikant (zweiseitig);

** Die Korrelation ist auf dem 0,01 Niveau signifikant (zweiseitig).

A6 Abschätzung biogener Anteil an amorpher Silicium-Fraktion (Waldstandorte, obere 5 cm).



A7 LSM-Aufnahmen (Euglyphida und Arcellinida).



Euglyphida: a) *Trinema complanatum* (schräge Lateral-Ansicht), b) *Valkanovia* spec. (Schale kollabiert), c) & d) *Euglypha* spec.; **Arcellinida:** e) *Trigonopyxis arcula* (Ventral-Ansicht), f) *T. arcula* (schräge Lateral-Ansicht, g) *T. arcula* (Dorsal-Ansicht), h) Vergleich Schalenaufbau: *Hyalosphenia* spec. (links, Schale chitinoid ohne Xenosomen) neben einer Xenosomenform (rechts).
Aufnahmen: D. Puppe.

A8 Gesamtdatensatz (Initialflächen und Waldstandorte).

I. Gegeben sind die Einzelwerte der erfassten physikalisch-chemischen Bodenparameter aller Feldwiederholungen, jeweils für die oberen und unteren Bodenkompimente, sowie die gesamten oberen 5 cm des Bodens (gesamtes Bodenkompiment).

Bodenkompiment	Probe	Skelettgehalt	Mächtigkeit	LD (g cm ⁻³)	pH	FEM (kg m ⁻²)
		%	(in cm)			
oberes	3 unc 01	20,4	2,5	0,9	7,6	18,6
unteres	3 unc 02	26,9	2,5	1,1	7,5	20,9
gesamtes					7,5	39,5
oberes	3 unc 04	22,0	2,5	1,5	7,5	29,8
unteres	3 unc 05	25,6	2,5	1,3	7,5	24,6
gesamtes					7,5	54,4
oberes	3 unc 07	17,4	2,5	1,0	7,5	21,5
unteres	3 unc 08	21,4	2,5	1,0	7,4	19,5
gesamtes					7,4	41,0
oberes	3 unc 10	20,0	2,5	1,3	7,5	26,0
unteres	3 unc 11	23,3	2,5	1,4	7,6	27,1
gesamtes					7,5	53,0
oberes	3 cov 01	11,6	2,5	0,8	7,4	18,7
unteres	3 cov 02	17,7	2,5	1,2	7,5	25,3
gesamtes					7,4	44,0
oberes	3 cov 04	17,2	2,5	1,2	6,8	25,1
unteres	3 cov 05	19,3	2,5	1,6	7,2	32,9
gesamtes					7,1	57,9
oberes	3 cov 07	15,2	2,5	1,4	7,3	29,8
unteres	3 cov 08	14,2	2,5	1,6	7,3	34,1
gesamtes					7,3	63,8
oberes	3 cov 10	20,4	2,5	1,9	7,4	38,6
unteres	3 cov 11	24,3	2,5	1,0	7,6	18,3
gesamtes					7,5	56,9
oberes	5 unc 01	13,3	2,5	1,6	6,2	34,1
unteres	5 unc 02	15,0	2,5	1,4	6,5	29,6
gesamtes					6,3	63,7
oberes	5 unc 09	7,6	2,5	1,4	5,9	32,5
unteres	5 unc 10	12,2	2,5	1,2	6,4	27,3
gesamtes					6,1	59,7
oberes	5 unc 17	18,0	2,5	1,4	5,8	28,3
unteres	5 unc 18	12,7	2,5	1,1	6,1	24,8
gesamtes					6,0	53,1
oberes	5 unc 25	5,7	2,5	1,2	6,4	29,1
unteres	5 unc 26	16,6	2,5	1,3	6,3	26,1
gesamtes					6,3	55,3

Bodenkompartiment	Probe	Si _{CaCl2} (kg m ⁻²)	Si _{Tiron} (kg m ⁻²)	Al _{Tiron} (kg m ⁻²)	Fe _{Tiron} (kg m ⁻²)	N _t (kg/m ²)
oberes	3 unc 01	0,0007	0,115	0,064	0,052	0,006
unteres	3 unc 02	0,0008	0,114	0,063	0,058	0,005
gesamtes		0,0015	0,230	0,127	0,110	0,011
oberes	3 unc 04	0,0013	0,164	0,089	0,082	0,003
unteres	3 unc 05	0,0007	0,094	0,052	0,051	0,004
gesamtes		0,0020	0,258	0,141	0,133	0,007
oberes	3 unc 07	0,0007	0,085	0,057	0,053	0,003
unteres	3 unc 08	0,0009	0,115	0,063	0,052	0,004
gesamtes		0,0016	0,200	0,120	0,105	0,007
oberes	3 unc 10	0,0010	0,100	0,054	0,049	0,005
unteres	3 unc 11	0,0010	0,102	0,057	0,050	0,004
gesamtes		0,0020	0,202	0,111	0,099	0,009
oberes	3 cov 01	0,0004	0,068	0,037	0,036	0,006
unteres	3 cov 02	0,0009	0,107	0,057	0,053	0,007
gesamtes		0,0013	0,175	0,094	0,090	0,013
oberes	3 cov 04	0,0012	0,096	0,055	0,046	0,005
unteres	3 cov 05	0,0021	0,114	0,067	0,065	0,008
gesamtes		0,0033	0,211	0,121	0,111	0,013
oberes	3 cov 07	0,0008	0,112	0,061	0,061	0,004
unteres	3 cov 08	0,0017	0,132	0,074	0,073	0,003
gesamtes		0,0025	0,243	0,135	0,135	0,007
oberes	3 cov 10	0,0014	0,150	0,083	0,073	0,004
unteres	3 cov 11	0,0007	0,070	0,040	0,032	0,003
gesamtes		0,0021	0,219	0,123	0,105	0,007
oberes	5 unc 01	0,0004	0,101	0,058	0,066	0,009
unteres	5 unc 02	0,0005	0,082	0,048	0,060	0,006
gesamtes		0,0009	0,182	0,106	0,125	0,015
oberes	5 unc 09	0,0004	0,043	0,023	0,035	0,012
unteres	5 unc 10	0,0005	0,057	0,034	0,051	0,006
gesamtes		0,0008	0,100	0,058	0,086	0,018
oberes	5 unc 17	0,0004	0,045	0,028	0,044	0,004
unteres	5 unc 18	0,0003	0,040	0,025	0,039	0,006
gesamtes		0,0007	0,085	0,053	0,084	0,010
oberes	5 unc 25	0,0007	0,036	0,018	0,029	0,008
unteres	5 unc 26	0,0003	0,070	0,041	0,051	0,011
gesamtes		0,0010	0,106	0,059	0,080	0,020

Bodenkompartiment	Probe	SOC (kg/m ²)	C/N
oberes	3 unc 01	0,043	7,2
unteres	3 unc 02	0,041	7,7
gesamtes		0,085	7,4
oberes	3 unc 04	0,056	18,5
unteres	3 unc 05	0,026	7,3
gesamtes		0,083	12,5
oberes	3 unc 07	0,034	10,0
unteres	3 unc 08	0,023	6,3
gesamtes		0,057	8,1
oberes	3 unc 10	0,035	7,6
unteres	3 unc 11	0,045	10,3
gesamtes		0,080	8,9
oberes	3 cov 01	0,059	9,7
unteres	3 cov 02	0,045	6,3
gesamtes		0,104	7,9
oberes	3 cov 04	0,033	6,9
unteres	3 cov 05	0,022	2,8
gesamtes		0,055	4,3
oberes	3 cov 07	0,040	10,0
unteres	3 cov 08	0,036	14,0
gesamtes		0,075	11,5
oberes	3 cov 10	0,053	13,6
unteres	3 cov 11	0,023	7,7
gesamtes		0,076	11,1
oberes	5 unc 01	0,035	3,7
unteres	5 unc 02	0,027	4,8
gesamtes		0,062	4,1
oberes	5 unc 09	0,030	2,5
unteres	5 unc 10	0,027	4,7
gesamtes		0,057	3,2
oberes	5 unc 17	0,031	7,8
unteres	5 unc 18	0,027	4,6
gesamtes		0,058	5,9
oberes	5 unc 25	0,040	4,8
unteres	5 unc 26	0,020	1,7
gesamtes		0,060	3,0

Bodenkompartiment	Probe	Skelettgehalt	Mächtigkeit	LD (g cm ⁻³)	pH	FEM (kg m ⁻²)
		%	(in cm)			
oberes	5 cov 05	15,3	2,5	1,3	6,0	27,6
unteres	5 cov 06	13,8	2,5	1,0	5,9	22,1
gesamtes					5,9	49,8
oberes	5 cov 13	8,1	2,5	1,1	6,2	25,0
unteres	5 cov 14	13,6	2,5	1,1	6,6	22,8
gesamtes					6,4	47,8
oberes	5 cov 21	11,0	2,5	1,3	5,7	29,8
unteres	5 cov 22	9,8	2,5	1,2	6,0	26,2
gesamtes					5,8	56,0
oberes	5 cov 29	5,8	2,5	1,5	6,1	35,9
unteres	5 cov 30	9,6	2,5	1,3	6,4	29,0
gesamtes					6,3	64,9
oberes	10 cov 01	14,3	2,5	1,3	5,4	28,5
unteres	10 cov 02	6,6	2,5	1,1	6,3	26,1
gesamtes					5,8	54,6
oberes	10 cov 05	16,9	2,5	1,0	6,2	19,9
unteres	10 cov 06	7,4	2,5	0,8	6,7	18,8
gesamtes					6,5	38,7
oberes	10 cov 09	10,1	2,5	1,5	5,5	34,4
unteres	10 cov 10	6,8	2,5	1,4	6,8	32,0
gesamtes					6,1	66,4
oberes	10 cov 13	5,3	2,5	1,3	5,5	30,7
unteres	10 cov 14	14,5	2,5	1,2	6,4	25,2
gesamtes					5,9	55,8

Bodenkompartiment	Probe	Si _{CaCl2} (kg m ⁻²)	Si _{Tiron} (kg m ⁻²)	Al _{Tiron} (kg m ⁻²)	Fe _{Tiron} (kg m ⁻²)	N _t (kg/m ²)
oberes	5 cov 05	0,0005	0,038	0,022	0,043	0,007
unteres	5 cov 06	0,0003	0,044	0,024	0,033	0,009
gesamtes		0,0007	0,082	0,046	0,076	0,015
oberes	5 cov 13	0,0003	0,024	0,012	0,021	0,008
unteres	5 cov 14	0,0004	0,047	0,026	0,034	0,008
gesamtes		0,0006	0,070	0,038	0,055	0,017
oberes	5 cov 21	0,0003	0,042	0,027	0,043	0,015
unteres	5 cov 22	0,0003	0,040	0,025	0,038	0,006
gesamtes		0,0006	0,082	0,052	0,081	0,021
oberes	5 cov 29	0,0004	0,045	0,025	0,038	0,008
unteres	5 cov 30	0,0002	0,058	0,032	0,044	0,006
gesamtes		0,0006	0,103	0,057	0,082	0,014
oberes	10 cov 01	0,0004	0,031	0,025	0,030	0,009
unteres	10 cov 02	0,0007	0,033	0,021	0,025	0,003
gesamtes		0,0012	0,064	0,046	0,055	0,012
oberes	10 cov 05	0,0007	0,018	0,011	0,015	0,006
unteres	10 cov 06	0,0009	0,024	0,015	0,015	0,004
gesamtes		0,0016	0,043	0,026	0,030	0,009
oberes	10 cov 09	0,0013	0,039	0,025	0,028	0,007
unteres	10 cov 10	0,0011	0,037	0,022	0,025	0,009
gesamtes		0,0025	0,076	0,046	0,052	0,015
oberes	10 cov 13	0,0007	0,024	0,012	0,018	0,011
unteres	10 cov 14	0,0006	0,019	0,011	0,010	0,005
gesamtes		0,0013	0,043	0,023	0,027	0,016

Bodenkompartiment	Probe	SOC (kg/m ²)	C/N
oberes	5 cov 05	0,052	7,7
unteres	5 cov 06	0,023	2,7
gesamtes		0,076	4,9
oberes	5 cov 13	0,045	5,4
unteres	5 cov 14	0,021	2,5
gesamtes		0,065	4,0
oberes	5 cov 21	0,069	4,5
unteres	5 cov 22	0,026	4,2
gesamtes		0,095	4,4
oberes	5 cov 29	0,058	7,3
unteres	5 cov 30	0,023	3,8
gesamtes		0,082	5,8
oberes	10 cov 01	0,069	7,7
unteres	10 cov 02	0,030	9,6
gesamtes		0,099	8,2
oberes	10 cov 05	0,052	8,9
unteres	10 cov 06	0,024	6,8
gesamtes		0,076	8,1
oberes	10 cov 09	0,042	6,3
unteres	10 cov 10	0,009	1,0
gesamtes		0,051	3,3
oberes	10 cov 13	0,098	8,8
unteres	10 cov 14	0,026	5,4
gesamtes		0,124	7,7

Bodenkompartiment	Probe	Skelettgehalt %	Mächtigkeit (in cm)	LD (g cm ⁻³)	FEM (kg m ⁻²)	pH
oberes	AB 06	1,4	2,5	0,42	10,5	4,0
unteres	AB 07	4,2	2,5	0,65	15,6	3,9
gesamtes					26,1	4,0
oberes	AB 12	0,0	2,5	0,45	11,2	3,9
unteres	AB 13	5,2	2,5	0,78	18,4	3,7
gesamtes					29,7	3,8
oberes	AB 18	0,0	2,5	0,30	7,5	4,2
unteres	AB 19	4,3	2,5	0,68	16,3	4,0
gesamtes					23,9	4,0
oberes	AB 24	0,0	2,5	0,16	4,0	4,4
unteres	AB 25	8,6	2,5	0,53	12,1	3,8
gesamtes					16,0	4,0
oberes	EG 02	0,0	2,5	0,20	5,0	5,4
unteres	EG 03	65,0	2,5	0,25	2,1	5,0
gesamtes					7,2	5,3
oberes	EG 06	0,0	2,5	0,17	4,3	5,1
unteres	EG 07	27,7	2,5	0,30	5,4	4,5
gesamtes					9,7	4,7
oberes	EG 11	0,0	3	0,20	5,9	5,3
unteres	EG 12	17,5	2	0,25	4,2	4,5
gesamtes					10,1	4,9
oberes	EG 16	0,0	2,5	0,20	5,1	5,0
unteres	EG 17	31,0	2,5	0,31	5,3	4,5
gesamtes					10,4	4,8
oberes	HE 02	5,3	2,5	0,50	11,8	5,0
unteres	HE 03	17,0	2,5	0,62	12,8	4,9
gesamtes					24,6	5,0
oberes	HE 06	18,6	2,7	0,46	10,0	5,4
unteres	HE 07	7,0	2,3	0,64	13,7	5,4
gesamtes					23,7	5,4
oberes	HE 11	12,3	2,5	0,62	13,5	5,3
unteres	HE 12	7,5	2,5	0,72	16,7	5,1
gesamtes					30,3	5,2
oberes	HE 17	17,9	2,5	0,41	8,5	5,1
unteres	HE 18	2,9	2,5	0,62	15,0	4,8
gesamtes					23,5	4,9

Bodenkompartiment	Probe	Si _{CaCl2} (kg m ⁻²)	Si _{Tiron} (kg m ⁻²)	Al _{Tiron} (kg m ⁻²)	Fe _{Tiron} (kg m ⁻²)
oberes	AB 06	0,00008	0,027	0,020	0,040
unteres	AB 07	0,00014	0,037	0,030	0,066
gesamtes		0,00022	0,064	0,051	0,106
oberes	AB 12	0,00009	0,032	0,027	0,049
unteres	AB 13	0,00016	0,038	0,034	0,068
gesamtes		0,00025	0,071	0,061	0,117
oberes	AB 18	0,00007	0,023	0,013	0,027
unteres	AB 19	0,00014	0,035	0,027	0,057
gesamtes		0,00021	0,058	0,040	0,084
oberes	AB 24	0,00005	0,013	0,008	0,015
unteres	AB 25	0,00010	0,028	0,018	0,041
gesamtes		0,00015	0,041	0,026	0,057
oberes	EG 02	0,00019	0,027	0,028	0,032
unteres	EG 03	0,00006	0,006	0,010	0,014
gesamtes		0,00025	0,033	0,038	0,046
oberes	EG 06	0,00013	0,014	0,023	0,033
unteres	EG 07	0,00015	0,017	0,025	0,037
gesamtes		0,00028	0,032	0,048	0,070
oberes	EG 11	0,00017	0,020	0,026	0,044
unteres	EG 12	0,00010	0,013	0,019	0,031
gesamtes		0,00028	0,032	0,045	0,075
oberes	EG 16	0,00015	0,018	0,022	0,031
unteres	EG 17	0,00014	0,021	0,030	0,041
gesamtes		0,00029	0,039	0,052	0,072
oberes	HE 02	0,00048	0,084	0,052	0,085
unteres	HE 03	0,00041	0,090	0,057	0,090
gesamtes		0,00089	0,175	0,109	0,175
oberes	HE 06	0,00046	0,042	0,027	0,062
unteres	HE 07	0,00050	0,070	0,043	0,100
gesamtes		0,00096	0,113	0,070	0,163
oberes	HE 11	0,00048	0,075	0,057	0,118
unteres	HE 12	0,00054	0,081	0,064	0,139
gesamtes		0,00102	0,156	0,121	0,257
oberes	HE 17	0,00033	0,059	0,036	0,060
unteres	HE 18	0,00055	0,141	0,084	0,122
gesamtes		0,00088	0,200	0,120	0,182

Bodenkompartiment	Probe	SOC (kg m ⁻²)	N (kg m ⁻²)	C/N-Gehalt
oberes	AB 06	0,5	0,03	19,3
unteres	AB 07	0,5	0,03	15,4
gesamtes		1,0	0,06	17,2
oberes	AB 12	0,5	0,02	19,3
unteres	AB 13	0,5	0,03	14,5
gesamtes		0,9	0,06	16,6
oberes	AB 18	0,5	0,02	23,1
unteres	AB 19	0,6	0,03	17,6
gesamtes		1,1	0,05	19,9
oberes	AB 24	0,5	0,02	28,8
unteres	AB 25	0,7	0,03	19,2
gesamtes		1,2	0,05	22,6
oberes	EG 02	1,1	0,04	26,8
unteres	EG 03	0,2	0,01	19,5
gesamtes		1,3	0,05	25,3
oberes	EG 06	0,8	0,03	28,7
unteres	EG 07	0,7	0,03	22,9
gesamtes		1,5	0,06	25,5
oberes	EG 11	1,2	0,04	27,8
unteres	EG 12	0,4	0,02	20,1
gesamtes		1,6	0,06	25,6
oberes	EG 16	1,4	0,05	30,5
unteres	EG 17	0,6	0,03	23,0
gesamtes		2,0	0,07	27,7
oberes	HE 02	0,6	0,03	18,6
unteres	HE 03	0,4	0,03	16,2
gesamtes		1,1	0,06	17,5
oberes	HE 06	0,6	0,03	19,1
unteres	HE 07	0,6	0,03	19,4
gesamtes		1,2	0,06	19,2
oberes	HE 11	0,7	0,04	17,5
unteres	HE 12	0,8	0,05	16,6
gesamtes		1,5	0,09	17,0
oberes	HE 17	0,6	0,03	18,8
unteres	HE 18	0,6	0,04	13,9
gesamtes		1,1	0,07	16,0

Bodenkompartiment	Probe	Skelettgehalt %	Mächtigkeit (in cm)	LD (g cm ⁻³)	FEM (kg m ⁻²)	pH
oberes	HK 19	0,0	2,5	0,10	2,6	3,5
unteres	HK 20	0,0	2,5	0,05	1,3	2,9
gesamtes					3,8	3,3
oberes	HK 24	0,0	2,5	0,07	1,9	3,6
unteres	HK 25	0,0	2,5	0,10	2,6	3,0
gesamtes					4,5	3,3
oberes	HK 29	0,0	2,5	0,09	2,3	3,3
unteres	HK 30	0,0	2,5	0,14	3,4	3,0
gesamtes					5,7	3,1
oberes	HS 02	0,0	2,8	0,04	1,2	3,0
unteres	HS 03	0,0	2,2	0,04	0,8	2,8
gesamtes					2,0	2,9
oberes	HS 08	0,0	3	0,04	1,1	3,1
unteres	HS 09	0,0	2	0,02	0,3	2,8
gesamtes					1,5	3,1
oberes	HS 14	0,0	3	0,08	2,3	2,9
unteres	HS 15	0,0	2	0,09	1,9	2,7
gesamtes					4,2	2,8
oberes	HS 20	0,0	4,2	0,05	1,9	3,0
unteres	HS 21	0,0	0,8	0,08	0,6	2,7
gesamtes					2,5	2,9
oberes	MR 19	0,7	3	0,65	19,4	4,1
unteres	MR 20	1,2	2	1,06	20,9	3,8
gesamtes					40,3	3,9
oberes	MR 25	0,0	2,5	0,44	11,1	4,2
unteres	MR 26	0,3	2,5	0,49	12,2	4,0
gesamtes					23,3	4,1
oberes	MR 31	0,0	2	0,30	5,9	4,5
unteres	MR 32	0,0	3	0,44	13,1	4,4
gesamtes					19,0	4,4
oberes	MR 37	1,1	2,5	0,59	14,7	4,5
unteres	MR 38	0,4	2,5	0,59	14,6	4,3
gesamtes					29,3	4,4

Bodenkompartiment	Probe	Si _{CaCl2} (kg m ⁻²)	Si _{Tiron} (kg m ⁻²)	Al _{Tiron} (kg m ⁻²)	Fe _{Tiron} (kg m ⁻²)
oberes	HK 19	0,00002	0,015	0,003	0,003
unteres	HK 20	0,00001	0,003	0,001	0,001
gesamtes		0,00003	0,019	0,004	0,004
oberes	HK 24	0,00001	0,003	0,001	0,001
unteres	HK 25	0,00003	0,010	0,007	0,004
gesamtes		0,00004	0,013	0,008	0,005
oberes	HK 29	0,00002	0,003	0,001	0,001
unteres	HK 30	0,00004	0,004	0,003	0,002
gesamtes		0,00005	0,007	0,004	0,003
oberes	HS 02	0,00001	0,007	0,000	0,000
unteres	HS 03	0,00001	0,005	0,001	0,000
gesamtes		0,00002	0,012	0,001	0,001
oberes	HS 08	0,00001	0,011	0,000	0,000
unteres	HS 09	0,00000	0,003	0,000	0,000
gesamtes		0,00002	0,015	0,001	0,001
oberes	HS 14	0,00003	0,023	0,001	0,001
unteres	HS 15	0,00006	0,014	0,001	0,001
gesamtes		0,00009	0,037	0,003	0,002
oberes	HS 20	0,00002	0,010	0,001	0,000
unteres	HS 21	0,00000	0,004	0,001	0,000
gesamtes		0,00002	0,013	0,001	0,001
oberes	MR 19	0,00028	0,119	0,050	0,092
unteres	MR 20	0,00015	0,081	0,055	0,098
gesamtes		0,00043	0,200	0,105	0,190
oberes	MR 25	0,00016	0,062	0,024	0,044
unteres	MR 26	0,00017	0,076	0,032	0,060
gesamtes		0,00033	0,138	0,056	0,103
oberes	MR 31	0,00011	0,036	0,012	0,026
unteres	MR 32	0,00016	0,080	0,031	0,064
gesamtes		0,00027	0,116	0,043	0,090
oberes	MR 37	0,00024	0,083	0,039	0,072
unteres	MR 38	0,00017	0,075	0,038	0,074
gesamtes		0,00041	0,158	0,077	0,146

Bodenkompartiment	Probe	SOC (kg m ⁻²)	N (kg m ⁻²)	C/N-Gehalt
oberes	HK 19	1,4	0,05	31,1
unteres	HK 20	0,6	0,02	32,9
gesamtes		2,0	0,06	31,6
oberes	HK 24	0,4	0,01	34,6
unteres	HK 25	1,4	0,05	30,6
gesamtes		1,9	0,06	31,5
oberes	HK 29	0,9	0,02	41,0
unteres	HK 30	1,3	0,03	41,2
gesamtes		2,3	0,06	41,1
oberes	HS 02	0,5	0,01	42,6
unteres	HS 03	0,4	0,01	39,4
gesamtes		1,0	0,02	41,2
oberes	HS 08	0,6	0,01	40,4
unteres	HS 09	0,2	0,00	39,6
gesamtes		0,8	0,02	40,2
oberes	HS 14	1,2	0,03	38,5
unteres	HS 15	1,0	0,03	35,8
gesamtes		2,2	0,06	37,3
oberes	HS 20	1,0	0,02	44,1
unteres	HS 21	0,2	0,01	36,9
gesamtes		1,2	0,03	42,6
oberes	MR 19	0,8	0,04	18,6
unteres	MR 20	0,4	0,02	18,6
gesamtes		1,2	0,06	18,6
oberes	MR 25	0,6	0,03	18,5
unteres	MR 26	0,5	0,03	18,6
gesamtes		1,1	0,06	18,5
oberes	MR 31	0,4	0,02	21,5
unteres	MR 32	0,7	0,03	20,8
gesamtes		1,1	0,05	21,1
oberes	MR 37	0,7	0,04	18,2
unteres	MR 38	0,4	0,02	16,5
gesamtes		1,1	0,06	17,5

Bodenkompartiment	Probe	Skelettgehalt %	Mächtigkeit (in cm)	LD (g cm ⁻³)	FEM (kg m ⁻²)	pH
oberes	PP 02	0,0	2	0,18	3,6	4,5
unteres	PP 03	2,5	3	0,84	24,5	3,9
gesamtes					28,2	3,9
oberes	PP 09	0,0	2,5	0,50	12,6	4,1
unteres	PP 10	3,2	2,5	0,94	22,7	3,7
gesamtes					35,3	3,8
oberes	PP 16	0,0	2	0,27	5,3	4,2
unteres	PP 17	4,7	3	0,52	14,8	3,7
gesamtes					20,2	3,8
oberes	PP 23	0,0	2	0,24	4,8	4,4
unteres	PP 24	2,6	3	0,61	17,7	3,9
gesamtes					22,6	4,0
oberes	RO 06	0,0	3	0,16	4,7	3,4
unteres	RO 07	0,0	2	0,13	2,6	3,0
gesamtes					7,3	3,3
oberes	RO 12	0,0	3	0,16	4,9	3,3
unteres	RO 13	2,5	2	0,27	5,2	2,9
gesamtes					10,1	3,1
oberes	RO 18	0,0	3	0,15	4,4	3,3
unteres	RO 19	0,0	2	0,10	2,0	2,9
gesamtes					6,4	3,2
oberes	RO 24	0,0	3	0,14	4,1	3,3
unteres	RO 25	3,7	2	0,40	7,7	2,9
gesamtes					11,8	3,0
oberes	SL 02	0,0	2,5	0,10	2,4	4,2
unteres	SL 03	0,7	2,5	0,48	12,0	3,5
gesamtes					14,4	3,6
oberes	SL 09	0,0	2	0,32	6,5	4,1
unteres	SL 10	0,6	3	0,49	14,7	3,4
gesamtes					21,1	3,6
oberes	SL 16	0,0	3,5	0,23	8,1	3,6
unteres	SL 17	0,2	1,5	0,86	12,9	3,3
gesamtes					21,1	3,4
oberes	SL 23	0,0	2	0,37	7,3	3,8
unteres	SL 24	0,9	3	0,55	16,3	3,6
gesamtes					23,6	3,7

Bodenkompartiment	Probe	Si _{CaCl2} (kg m ⁻²)	Si _{Tiron} (kg m ⁻²)	Al _{Tiron} (kg m ⁻²)	Fe _{Tiron} (kg m ⁻²)
oberes	PP 02	0,00010	0,026	0,006	0,011
unteres	PP 03	0,00020	0,097	0,049	0,108
gesamtes		0,00030	0,123	0,055	0,120
oberes	PP 09	0,00016	0,064	0,026	0,074
unteres	PP 10	0,00019	0,092	0,053	0,119
gesamtes		0,00035	0,156	0,079	0,193
oberes	PP 16	0,00008	0,037	0,013	0,037
unteres	PP 17	0,00011	0,067	0,037	0,086
gesamtes		0,00018	0,104	0,050	0,123
oberes	PP 23	0,00008	0,035	0,011	0,025
unteres	PP 24	0,00018	0,086	0,045	0,090
gesamtes		0,00026	0,120	0,056	0,116
oberes	RO 06	0,00006	0,052	0,003	0,008
unteres	RO 07	0,00003	0,023	0,003	0,006
gesamtes		0,00009	0,075	0,006	0,014
oberes	RO 12	0,00004	0,031	0,004	0,007
unteres	RO 13	0,00004	0,025	0,005	0,010
gesamtes		0,00008	0,056	0,009	0,018
oberes	RO 18	0,00005	0,075	0,004	0,008
unteres	RO 19	0,00002	0,018	0,002	0,003
gesamtes		0,00008	0,094	0,005	0,011
oberes	RO 24	0,00004	0,030	0,004	0,006
unteres	RO 25	0,00005	0,048	0,008	0,019
gesamtes		0,00008	0,079	0,012	0,025
oberes	SL 02	0,00006	0,038	0,005	0,005
unteres	SL 03	0,00008	0,074	0,026	0,029
gesamtes		0,00014	0,112	0,031	0,034
oberes	SL 09	0,00009	0,065	0,011	0,012
unteres	SL 10	0,00009	0,096	0,037	0,040
gesamtes		0,00018	0,161	0,048	0,053
oberes	SL 16	0,00007	0,070	0,015	0,016
unteres	SL 17	0,00011	0,057	0,035	0,099
gesamtes		0,00018	0,127	0,050	0,116
oberes	SL 23	0,00006	0,053	0,020	0,049
unteres	SL 24	0,00009	0,073	0,041	0,087
gesamtes		0,00015	0,126	0,061	0,136

Bodenkompartiment	Probe	SOC (kg m⁻²)	N (kg m⁻²)	C/N-Gehalt
oberes	PP 02	0,8	0,03	30,2
unteres	PP 03	1,0	0,05	19,5
gesamtes		1,7	0,07	23,1
oberes	PP 09	1,5	0,05	27,6
unteres	PP 10	0,8	0,04	20,2
gesamtes		2,3	0,09	24,4
oberes	PP 16	1,0	0,03	33,9
unteres	PP 17	0,5	0,03	19,3
gesamtes		1,5	0,06	27,1
oberes	PP 23	0,8	0,02	32,3
unteres	PP 24	0,6	0,04	15,0
gesamtes		1,3	0,06	22,0
oberes	RO 06	2,3	0,07	30,3
unteres	RO 07	1,0	0,03	30,9
gesamtes		3,2	0,11	30,5
oberes	RO 12	2,0	0,07	28,8
unteres	RO 13	1,0	0,04	22,4
gesamtes		3,0	0,11	26,3
oberes	RO 18	2,2	0,07	30,3
unteres	RO 19	1,0	0,03	31,8
gesamtes		3,1	0,10	30,8
oberes	RO 24	1,8	0,07	25,7
unteres	RO 25	2,2	0,08	28,6
gesamtes		3,9	0,14	27,2
oberes	SL 02	1,1	0,03	31,3
unteres	SL 03	0,9	0,05	20,4
gesamtes		2,0	0,08	25,1
oberes	SL 09	2,0	0,07	27,4
unteres	SL 10	0,7	0,04	18,4
gesamtes		2,7	0,11	24,3
oberes	SL 16	2,3	0,08	29,8
unteres	SL 17	0,7	0,03	22,5
gesamtes		3,1	0,11	27,7
oberes	SL 23	1,6	0,06	28,2
unteres	SL 24	0,6	0,03	21,2
gesamtes		2,3	0,09	25,9

Bodenkompartiment	Probe	Skelettgehalt %	Mächtigkeit (in cm)	LD (g cm ⁻³)	FEM (kg m ⁻²)	pH
oberes	ZE 02	1,6	3	0,54	15,8	4,6
unteres	ZE 03	0,0	2	0,85	16,9	4,1
gesamtes					32,7	4,3
oberes	ZE 07	2,5	2,5	0,73	17,8	4,5
unteres	ZE 08	40,8	2,5	0,76	11,3	4,2
gesamtes					29,1	4,4
oberes	ZE 12	5,0	2,5	0,63	14,9	4,6
unteres	ZE 13	5,1	2,5	0,72	17,0	4,2
gesamtes					31,9	4,4
oberes	ZE 17	19,2	2,5	0,52	10,5	4,8
unteres	ZE 18	36,3	2,5	0,71	11,3	4,4
gesamtes					21,8	4,6
Bodenkompartiment	Probe	Si _{CaCl2} (kg m ⁻²)	Si _{Tiron} (kg m ⁻²)	Al _{Tiron} (kg m ⁻²)	Fe _{Tiron} (kg m ⁻²)	
oberes	ZE 02	0,00025	0,072	0,061	0,217	
unteres	ZE 03	0,00022	0,105	0,075	0,304	
gesamtes		0,00048	0,177	0,136	0,521	
oberes	ZE 07	0,00023	0,080	0,069	0,222	
unteres	ZE 08	0,00022	0,055	0,053	0,182	
gesamtes		0,00045	0,135	0,122	0,405	
oberes	ZE 12	0,00019	0,062	0,072	0,327	
unteres	ZE 13	0,00017	0,086	0,095	0,381	
gesamtes		0,00036	0,148	0,167	0,707	
oberes	ZE 17	0,00022	0,030	0,036	0,140	
unteres	ZE 18	0,00021	0,067	0,051	0,166	
gesamtes		0,00043	0,097	0,086	0,307	
Bodenkompartiment	Probe	SOC (kg m ⁻²)	N (kg m ⁻²)	C/N-Gehalt		
oberes	ZE 02	1,3	0,07	19,2		
unteres	ZE 03	0,7	0,06	13,1		
gesamtes		2,0	0,12	16,5		
oberes	ZE 07	1,0	0,06	17,0		
unteres	ZE 08	0,5	0,03	14,6		
gesamtes		1,4	0,09	16,1		
oberes	ZE 12	1,2	0,06	19,0		
unteres	ZE 13	0,9	0,06	14,8		
gesamtes		2,1	0,12	16,9		
oberes	ZE 17	1,3	0,06	24,1		
unteres	ZE 18	0,8	0,04	20,2		
gesamtes		2,1	0,09	22,5		

II. Erfasste Thekamöben (obere 5 cm) der einzelnen Feldwiederholungen (I bis IV). Angaben für die Waldstandorte siehe nächste Seite.

Fläche		Thekamöben (Ind. cm ⁻²)										
		<i>Assulina muscorum</i>	<i>Corythion dubium</i>	<i>Euglypha spec.</i>	<i>Euglypha rotunda</i>	<i>Euglypha strigosa</i>	<i>Tracheleuglypha dentata</i>	<i>Trinema complanatum</i>	<i>Trinema encheleyis</i>	<i>Trinema lineare</i>	Idiosomenformen	Arcellinida
3 unc	I	0	0	0	0	0	0	0	0	195	0	1013
	II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	945
	III	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	669
	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	108	0	2957
3 cov	I	0	0	70	0	0	0	0	0	0	0	4007
	II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3641
	III	0	0	285	0	0	0	0	0	0	0	1869
	IV	0	0	0	335	0	0	0	0	0	0	6675
5 unc	I	0	0	374	0	0	0	120	0	0	0	4022
	II	0	0	109	0	0	0	0	0	109	0	3570
	III	0	0	234	0	0	0	0	0	333	117	3649
	IV	0	0	209	0	0	0	0	0	1256	313	6017
5 cov	I	0	0	836	0	0	0	391	0	782	0	11215
	II	0	0	333	444	0	0	333	0	598	0	3628
	III	0	0	734	0	0	0	0	0	1290	0	7524
	IV	406	0	305	459	0	0	459	0	0	406	5847
10 cov	I	182	273	546	1827	0	0	654	273	563	3209	9753
	II	532	201	401	310	0	0	134	0	278	1141	3662
	III	1033	1269	4033	2583	112	1179	1122	1571	2460	4459	8444
	IV	1455	1252	387	3287	0	0	2371	1772	3941	1887	9852

Standort		Thekamöben (Ind. cm ⁻²)										
		<i>Asulina muscorum</i>	<i>Corythion dubium</i>	<i>Euglypha spec.</i>	<i>Euglypha rotunda</i>	<i>Euglypha strigosa</i>	<i>Tracheuglypha dentata</i>	<i>Trinema complanatum</i>	<i>Trinema enchelys</i>	<i>Trinema lineare</i>	Idiosomenformen	Arcellinida
AB	I	0	0	211	2786	53	258	3512	364	2565	263	4302
	II	0	203	253	4274	77	176	6323	77	2482	226	5988
	III	0	71	0	3049	109	71	2349	367	2190	0	2580
	IV	0	131	187	2803	0	182	3742	318	2889	143	3378
EG	I	450	586	0	1275	53	212	826	291	1418	0	2989
	II	641	189	88	554	0	0	369	238	792	0	3168
	III	324	312	119	1629	0	53	870	345	1280	0	3852
	IV	693	483	209	1100	68	170	726	346	1273	0	3505
HE	I	0	177	1073	1613	0	190	630	748	2337	1395	5528
	II	0	299	747	787	0	189	189	0	937	199	4467
	III	0	0	146	2789	83	541	999	985	7357	2774	6523
	IV	0	250	964	1882	71	413	684	1060	4276	1915	7422
MR	I	0	694	1365	3920	99	1663	3287	1266	9610	3928	12919
	II	0	40	140	804	40	60	678	301	2107	800	2894
	III	0	150	574	1627	30	330	1779	210	3557	1072	5908
	IV	0	636	566	1901	0	1548	1251	1198	6269	3509	7449
PP	I	232	659	2510	5712	323	1096	6070	1070	6245	3923	27491
	II	0	956	2009	1932	0	449	4858	644	2908	1054	16240
	III	0	323	323	1975	25	410	3163	210	3376	2107	8219
	IV	263	305	1189	2109	43	922	2953	552	2618	1083	7065
ZE	I	94	94	100	1853	100	0	790	94	2040	1752	9521
	II	0	0	0	471	0	0	1635	0	1131	189	6119
	III	88	88	0	1123	0	0	1150	88	1563	934	8047
	IV	74	0	92	1421	92	0	1272	74	1682	1088	9443
HS	I	569	2685	2610	433	48	0	384	0	2167	4952	26188
	II	412	3060	2581	1639	185	0	1349	122	1005	2564	13226
	III	1537	6514	6404	2810	224	0	2097	0	3821	9552	52194
	IV	864	7746	6673	2509	257	0	2263	292	3419	8809	39561
RO	I	1108	5744	3696	14741	468	2060	20554	345	18330	17732	26286
	II	1890	4119	4013	7972	908	1103	24745	0	20135	14611	38865
	III	1420	3449	3749	19577	1303	5890	15595	0	19946	20807	53121
	IV	2033	7740	2497	18389	892	2163	26228	0	17773	20265	50874
SL	I	0	269	923	2676	98	1216	12744	948	7605	2480	25647
	II	0	1240	1469	6338	0	975	21069	1340	19316	6863	43311
	III	0	1139	618	4879	197	663	11102	1532	7087	1884	21480
	IV	0	1574	1040	5224	0	723	25871	4760	21348	4833	39370
HK	I	2798	18191	7416	8703	0	0	15363	406	13432	18849	61899
	II	2493	16922	6729	12126	0	0	18801	221	21657	12780	66263
	III	3192	15615	4473	8608	0	0	14987	0	8281	20078	74477

A9 Korrelationsmatrix Gesamtdatensatz (Spearman's Rangkorrelationen; N = 15; obere 5 cm).

		pH	FEM	Si _{CaCl2}	Si _{Tiron}	Al _{Tiron}	Fe _{Tiron}	N _t	SOC	C:N	TA _{ges}	Si-Pool (TA)
pH	Korrelationskoeffizient	1,000										
	Sig. (2-seitig)											
FEM	Korrelationskoeffizient	,864**	1,000									
	Sig. (2-seitig)	,000										
Si_{CaCl2}	Korrelationskoeffizient	,950**	,861**	1,000								
	Sig. (2-seitig)	,000	,000									
Si_{Tiron}	Korrelationskoeffizient	,550*	,554*	,654**	1,000							
	Sig. (2-seitig)	,034	,032	,008								
Al_{Tiron}	Korrelationskoeffizient	,675**	,664**	,725**	,904**	1,000						
	Sig. (2-seitig)	,006	,007	,002	,000							
Fe_{Tiron}	Korrelationskoeffizient	,432	,496	,532*	,821**	,904**	1,000					
	Sig. (2-seitig)	,108	,060	,041	,000	,000						
N_t	Korrelationskoeffizient	-,650**	-,571*	-,561*	-,096	-,114	,114	1,000				
	Sig. (2-seitig)	,009	,026	,030	,732	,685	,685					
SOC	Korrelationskoeffizient	-,829**	-,771**	-,746**	-,329	-,396	-,214	,886**	1,000			
	Sig. (2-seitig)	,000	,001	,001	,232	,143	,443	,000				
C:N	Korrelationskoeffizient	-,886**	-,961**	-,879**	-,504	-,604*	-,450	,561*	,800**	1,000		
	Sig. (2-seitig)	,000	,000	,000	,056	,017	,092	,030	,000			
TA_{ges}	Korrelationskoeffizient	-,896**	-,721**	-,789**	-,475	-,661**	-,429	,589*	,786**	,711**	1,000	
	Sig. (2-seitig)	,000	,002	,000	,074	,007	,111	,021	,001	,003		
Si-Pool (TA)	Korrelationskoeffizient	-,893**	-,743**	-,782**	-,518*	-,693**	-,461	,589*	,800**	,729**	,993**	1,000
	Sig. (2-seitig)	,000	,002	,001	,048	,004	,084	,021	,000	,002	,000	

* Die Korrelation ist auf dem 0,05 Niveau signifikant (zweiseitig); ** Die Korrelation ist auf dem 0,01 Niveau signifikant (zweiseitig).

Gesonderter Ergänzungsteil

Während der Promotionszeit entstandene Publikationen:

- S. 138 Ehrmann, O., D. Puppe, M. Wanner, D. Kaczorek & M. Sommer (2012). Testate amoebae in 31 mature forest ecosystems – Densities and micro-distribution in soils. *European Journal of Protistology* 48, 161-168.
- S. 146 Sommer, M., H. Jochheim, A. Höhn, J. Breuer, Z. Zagorski, J. Busse, D. Barkusky, K. Meier, D. Puppe, M. Wanner & D. Kaczorek (2013). Si cycling in a forest biogeosystem – the importance of transient state biogenic Si pools. *Biogeosciences* 10, 4991-5007.
- S. 163 Puppe, D., D. Kaczorek, M. Wanner & M. Sommer (2014). Dynamics and drivers of the protozoic Si pool along a 10-year chronosequence of initial ecosystem states. *Ecological Engineering* 70, 477-482.
- S. 169 Wanner, M., M. Elmer, M. Sommer, R. Funk & D. Puppe (2015). Testate amoebae colonizing a newly exposed land surface are of airborne origin. *Ecological Indicators* 48, 55-62.
- S. 177 Puppe, D., O. Ehrmann, D. Kaczorek, M. Wanner & M. Sommer (2015). The protozoic Si pool in temperate forest ecosystems – Quantification, abiotic controls and interactions with earthworms. *Geoderma* 243-244, 196-204.



Testate amoebae in 31 mature forest ecosystems – Densities and micro-distribution in soils

Otto Ehrmann^a, Daniel Puppe^{b,c}, Manfred Wanner^{b,*}, Danuta Kaczorek^{c,d}, Michael Sommer^{c,e}

^aBureau for Soil Micromorphology and Soil Biology, Münster 12, 97993 Creglingen, Germany

^bBrandenburg University of Technology Cottbus, Chair General Ecology, 03013 Cottbus, Germany

^cLeibniz-Centre for Agricultural Landscape Research (ZALF) e.V., Institute of Soil Landscape Research, 15374 Müncheberg, Germany

^dDepartment of Soil Environment Sciences, Warsaw University of Life Sciences (SGGW), Nowoursynowska 159, 02-776 Warsaw, Poland

^eUniversity of Potsdam, Institute of Earth and Environmental Sciences, 14476 Potsdam, Germany

Received 25 May 2011; received in revised form 22 December 2011; accepted 11 January 2012
Available online 16 February 2012

Abstract

We studied testate amoebae and possible correlated abiotic factors in soils of 31 mature forest ecosystems using an easily applicable and spatially explicit method. Simple counting on soil thin-sections with a light microscope resulted in amoeba densities comparable to previously reported values, i.e. 0.1×10^8 to 11.5×10^8 individuals m^{-2} (upper 3 cm of soil). Soil moisture and soil acidity seem to be correlated with amoeba densities. At sites of moderate soil moisture regimes (SMR 2–7) we found higher densities of testate amoebae at $pH < 4.5$. At wetter sites ($SMR \geq 8$) higher individual densities were recorded also at less acidic sites. The in situ description of amoebae, based on the analysis of a complete soil thin-section, showed a relatively uniform spatial micro-distribution throughout the organic and mineral soil horizons (no testate amoeba clusters). We discuss the pros and cons of the soil thin-section method and suggest it as an additional tool to improve knowledge of the spatial micro-distribution of testate amoebae.

© 2012 Elsevier GmbH. All rights reserved.

Keywords: Microhabitats; Soil thin-section; Soil moisture regimes; Soil reaction

Introduction

Protozoa in soils are not only important bioindicators of environmental conditions and changes in natural and human-influenced ecosystems (Foissner 1999), but they also play a pivotal role as regulators of ecosystem processes (Darbyshire 1994; Wetzel 2001), especially for nutrient dynamics. Their potential importance for terrestrial Si cycling

has been addressed, but quantitative knowledge still is very scarce (Clarke 2003; Sommer et al. 2006; Aoki et al. 2007). Testate amoebae constitute the dominant protozoan group, e.g., in coniferous forest soils (Schönborn 1992). Schröter et al. (2003) demonstrated that testate amoebae from forest soils have an overwhelming contribution to C and N mineralization; among the fauna, testate amoebae made by far the largest contributions to mineralization. In some forest soils, testate amoebae, with an annual biomass production of more than 200 g m^{-2} (Meisterfeld 2002), are as important as earthworms for processes such as decomposition. Due to their shells, they are very resistant to soil drought and other adverse conditions. Additionally, they are one of the very first colonizers of newly exposed soil substrates. They

Abbreviations: MPN, Most Probable Number; WRB, World Reference Base for Soil Resources; SMR, soil moisture regime; SOC, soil organic carbon; C_t , total carbon; N_t , total nitrogen; C_{carb} , carbonate – C.

*Corresponding author.

E-mail address: wanner@tu-cottbus.de (M. Wanner).

0932-4739/\$ – see front matter © 2012 Elsevier GmbH. All rights reserved.
doi:10.1016/j.ejop.2012.01.003

build up populations of some 100 million individuals per m² within a few months facilitating plant succession (Hodkinson et al. 2002; Wanner and Xylander 2005). Furthermore, testate amoebae reveal a high diversity in ecological function and occupy numerous ecological niches in soils (Wanner and Xylander 2005; Wanner et al. 2008).

Forest composition influences testate amoeba communities and functional diversity significantly (e.g., Schönborn 1992; Coûteaux and Darbyshire 1998; Dunger et al. 2001; Wanner and Dunger 2001). Different afforestations (e.g., alder, pine, poplar) on a recultivated mine site resulted in different testate amoeba communities (Balík 1996; Dunger et al. 2001; Wanner and Dunger 2001, 2002), and there is a clear correspondence between humus type and testate amoeba communities (e.g., Bonnet 1964).

An accurate estimate of protozoan densities is one of the most fundamental problems in soil protozoology. Most studies are based on culture methods resulting in biased data (Zwart et al. 1994; Adl and Gupta 2006). Culturing techniques (usually MPN) are unsuitable for testate amoebae, since culturing these protozoa is quite complex and extremely time-consuming. In most cases a direct counting method was applied by microscopical analysis of aqueous soil suspensions (Wanner 1999; Schröter et al. 2003). Using this method, Schröter et al. (2003) estimated that considering total fauna, testate amoebae make the largest contribution to N and C mineralization and mobilization in (acid) forest soils.

With respect to protozoa microhabitats, analyses of (general) soil pore space availability were conducted (Darbyshire et al. 1985; Griffiths and Young 1994), but no study on testate amoeba distribution in relation to microhabitats using soil thin-sections has been published so far.

The aim of our study was to test the potential of a new method (soil thin-section) for analysis of 31 mature forest ecosystems covering broad gradients in terms of climate and soil to quantify total density and spatial micro-distribution of testate amoebae. To identify possible drivers on amoeba densities we determined abiotic soil properties (soil moisture regime, soil acidity, soil organic carbon, nitrogen).

Material and Methods

Soil sampling and analysis

The 31 study sites of mature forested ecosystems in Southwest Germany represent 11 different soil types according to the World Reference Base for Soil Resources (WRB 2006, Table 1). Five of these sites are coniferous and 26 sites deciduous forested. Samples were taken during summertime (July–August 1998) within six weeks. A detailed site description and sampling information are given in Friedel et al. (2006) and Sommer et al. (2002).

At each site 4 field replicates (25 cm × 25 cm) were chosen randomly in a 100 m² area for soil sampling omitting areas

nearby tree stems (1 m distance min.) to exclude stem-flow effects. Samples were taken per horizon down to 25 cm. Bulk densities were determined by volumetric soil sampling using 3 soil cores with a volume of 100 cm³ each per field replicate and horizon. If soil core sampling was not applicable (soil horizon too thin), 0.25 m² (4 × 25 cm × 25 cm) of the respective horizon was sampled completely, dried at 105 °C and weighted.

Soil texture was determined in the laboratory (under standardized moisture) by standardized finger probes using samples of known texture for calibration (AG Boden 1996). Clay contents (<2 µm) of the soil samples were estimated with the help of a texture triangle (AG Boden 1996). Soil samples were air-dried and sieved prior to laboratory analyses. The fraction <2 mm (fine earth) was analyzed for pH, soil organic carbon (SOC) and nitrogen as well as carbonates (C_{carb}). The total carbon (C_t) and nitrogen (N_t) contents were determined by dry combustion with a CNS analyzer. C_{carb} contents were measured conductometrically (Schlichting et al. 1995) and SOC was calculated by subtraction (C_t minus C_{carb}). C:N ratios were calculated by dividing SOC by N_t. Soil pH was measured using a pH glass electrode in 0.01 M CaCl₂ soil suspensions (soil:water = 1:2.5). All results, except pH, are expressed on an oven-dry basis (105 °C). The results of the soil chemical analyses represented in this paper are means of two lab repetitions per field replicate. To calculate mass densities (g m⁻² soil depth⁻¹) of SOC and N_t horizon thicknesses, bulk densities and skeleton contents (soil fraction >2 mm) were considered. The soil moisture regime (SMR) was characterized according to the “Procedures for Soil Protection Purposes” (Umweltministerium Baden-Württemberg 1995; Sommer et al. 2002). The SMR combines local climatic water balance with topographic position and soil characteristics, classifying soils in relative units reaching from 1 (driest) to 10 (wettest).

Soil thin-sections

At each site, three undisturbed topsoil samples (upper 8 cm) were taken using Kubiena boxes. After acetone-drying, samples were impregnated with Leguval resin under vacuum (Schlichting et al. 1995). One sample from each site, representing best an average humus profile, was chosen for soil thin-section preparation. After hardening thin-sections (thickness 30 µm) were prepared. Testate amoebae (full and empty shells combined) were counted at 12 representative segments of 5 mm² each per thin-section resulting in a total enumeration-area of 60 mm² (12 × 5 mm²). Shells were enumerated in the upper 3 cm using phase contrast and dark field microscopy (10:1 objective). Since testate amoeba shells were about 60 µm on average in size, we assumed that our 30 µm thin-sections revealed also shell-parts from adjacent soil sections. To compensate repeated counting, we doubled soil thin-section width to 60 µm for calculation of individual densities. As thin-sections were assumed to represent a

Table 1. Study sites, soil characteristics of the upper 25 cm (means and SD, $n = 4$) and testate amoebae densities (no SD calculated, because only one soil thin-section was analyzed per site, upper 3 cm).

Soil moisture regime	Site no.	Reference Soil Group WRB (2006)	pH (CaCl ₂)		% clay		SOC (kg m ⁻²)		N _t (g m ⁻²)		C:N ratio		Testate amoebae	
			Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
2.5	622	Podzol	2.7	<0.05	5	1.2	4.3	0.9	0.2	<0.05	19	2.4	8.8	231,094
3	606	Podzol	2.9	0.2	5	0.3	6.8	2.0	0.3	0.1	26	4.6	3.2	97,908
4	604	Cambisol	3.1	0.2	5	2.8	7.9	1.4	0.4	<0.05	19	1.9	1.6	31,676
8	607	Planosol	4.9	0.3	–	–	12.7	3.4	0.5	0.1	24	<0.05	11.5	279,368
10	621	Planosol	2.8	0.1	–	–	17.6	4.3	0.7	0.1	26	3.9	4.6	141,708
1	1302	Leptosol	5.9	0.5	37	2.8	5.7	0.6	0.4	0.1	13	0.2	0.1	394
2	401	Leptosol	6.7	0.1	21	3.7	8.2	1.2	0.7	0.1	12	0.8	0.4	2834
2	1031	Cambisol	5.5	0.3	42	4.2	9.1	0.4	0.7	0.1	13	0.6	0.8	3499
2	1405	Vertisol	4.4	0.2	37	0.9	7.9	1.6	0.6	0.1	14	0.4	4.6	31,812
2.5	1420	Vertisol	5.5	0.5	37	4.4	10.6	1.2	0.9	0.1	12	0.4	0.3	1134
3	1503	Vertisol	5.3	0.2	24	<0.05	3.2	0.7	0.3	0.1	12	0.3	0.1	346
3.5	206	Luvisol	4.0	0.1	7	0.1	4.0	0.6	0.2	<0.05	20	1.7	5.2	33,792
3.5	909	Vertisol	3.8	0.1	33	1.6	5.0	1.3	0.4	0.1	12	1.2	5.6	38,753
4	1005	Regosol	7.2	<0.05	21	0.7	6.5	1.3	0.6	0.1	10	1.4	0.3	859
4.5	1501	Regosol	6.8	0.1	18	0.9	7.8	1.7	0.9	0.1	9	0.5	0.3	1050
5	504	Luvisol	3.8	0.1	22	0.2	3.9	0.2	0.3	<0.05	15	0.5	3.2	24,477
5	520	Regosol	7.0	0.1	21	0.4	6.2	0.9	0.6	0.1	11	1.2	0.3	2699
5	1103	Arenosol	3.9	0.1	5	0.0	4.9	0.9	0.4	<0.05	13	2.8	6.3	36,508
5.5	221	Stagnosol	3.5	0.1	19	0.6	4.7	0.6	0.4	0.1	11	2.0	5.9	134,151
6	220	Stagnosol	3.9	<0.05	19	0.8	5.2	0.3	0.5	<0.05	11	<0.05	1.5	4859
6	801	Stagnosol	3.7	<0.05	22	0.8	4.9	0.6	0.3	<0.05	16	1.3	2.2	15,038
6	802	Stagnosol	4.5	0.2	26	1.5	6.0	0.9	0.6	0.1	11	0.1	2.0	17,441
6.5	207	Stagnosol	4.5	0.3	25	0.8	8.7	0.9	0.8	0.1	12	0.6	2.6	26,624
6.5	1116	Gleysol	4.0	<0.05	27	1.1	8.3	0.5	0.8	0.1	10	0.1	3.1	12,484
7	1206	Stagnosol	4.6	0.4	23	2.1	7.6	2.0	0.5	0.1	14	4.3	0.4	1363
8	702	Gleysol	6.9	0.3	19	1.0	9.1	1.8	0.8	0.2	11	0.6	1.0	11,728
8	1403	Gleysol	6.6	0.2	24	0.4	9.2	1.5	0.8	0.1	11	0.3	1.8	15,588
9	1104	Histosol	7.1	0.1	–	–	19.2	1.1	1.7	0.1	11	<0.05	0.0	0
9	1208	Histosol	6.2	0.2	–	–	15.1	1.1	1.2	0.1	13	0.2	5.3	89,276
10	107	Gleysol	4.4	0.5	11	1.7	5.1	0.5	0.4	<0.05	12	0.5	1.9	7949
10	923	Gleysol	6.3	0.1	11	5.1	8.5	1.0	0.7	0.1	11	0.5	0.2	1383

The first five sites (nos. 622, 606, 604, 607, and 621) are under coniferous forests; the remaining data represent soils under deciduous forests. SOC = Soil organic carbon; N_t = total nitrogen; Testate amoebae = shell numbers (living and dead shells, ×10⁸ m⁻²) and individuals in soil dry mass (ind. g⁻¹).

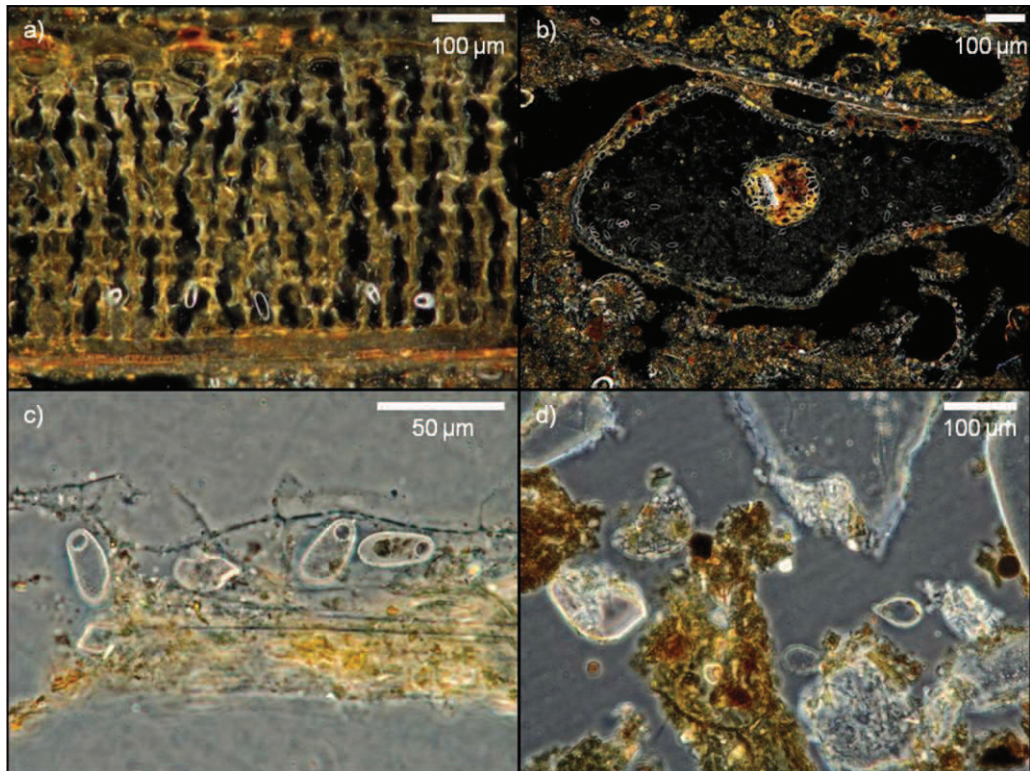


Fig. 1. Thin-section micrographs of the spatial distribution (in situ) of testate amoebae (a–d, different soils); testate amoebae within a leaf (*Trinema lineare*, a), in plant debris (numerous *T. lineare* and a large *Centropyxis* sp., b), *T. lineare* attached to plant debris (c) and xenosomic and idiosomic testate amoebae among mineral soil particles (d). a,b = dark field; c,d = phase contrast.

soil compartment of 3.6 mm^3 ($60 \text{ mm}^2 \times 60 \text{ }\mu\text{m}$ thickness) shell numbers had to be multiplied by 8.33×10^6 to report testate amoeba density per m^2 in the upper 3 cm of soil ($1000 \text{ mm} \times 1000 \text{ mm} \times 30 \text{ mm}/3.6 \text{ mm}^3$).

Additionally, to analyze the micro-distribution of testate amoebae, amoeba shells from one soil thin-section (“MD” for micro-distribution; size approx. $30 \text{ mm} \times 75 \text{ mm}$; deciduous forest) were enumerated using a grid ($2 \text{ mm} \times 1 \text{ mm}$, resulting in 16×76 “spots” for testate amoeba enumeration; 40:1 objective). Shell location within this soil thin-section (“MD”) was recorded for a total enumeration-area of 364.8 mm^2 (16×76 “spots” $\times 0.3 \text{ mm}^2$).

In soil thin-sections, testate amoeba shells can be separated into shells composed of self-synthesized silica shell platelets (“idiosomes”), and shells covered with extraneous material, e.g., small quartz particles (“xenosomes”; Fig. 1a–d), but an identification at the species level is in most cases not possible because the shell opening (pseudostome) of the amoebae, important for determination, is not always visible. Best observation results of the unstained samples were obtained using dark field or phase contrast illumination (Fig. 1a–d).

Statistical analysis

Correlations were analyzed using Spearman’s nonparametric rank coefficient r_s (data from Table 1), and the

Kolmogorov–Smirnov test on uniformity (two-tailed test) was used to analyze testate amoeba micro-distribution (thin-section “MD”). For statistical analysis (software package IBM SPSS Statistics 19, SPSS Inc.), we added up testate amoeba numbers (full and empty shells, total shell counts) of every horizontal enumeration “spot” derived from the used grid for every soil horizon (as shown in Fig. 2). We assume that a $P > 0.1$ indicates a uniform distribution (Fig. 2). Using these testate amoeba data from Fig. 2 (total shell counts), a vertical gradient analysis was conducted by calculating a running average over five (adjacent) samples including standard error and coefficient of variation.

Results

The 31 sampled sites differed considerably in the analyzed abiotic parameters and testate amoeba densities (Table 1). The study sites covered the full range of soil moisture regimes, from 1 (very dry) to 10 (very wet). Soils under coniferous forests showed pH values from 2.7 to 4.9 and C:N ratios from 19 to 26. Soils of the deciduous forests were characterized by a larger range of pH values (3.5 to 7.2) compared to coniferous sites. C:N ratios ranged from 9 to 20 (Table 1). A clear relationship between C:N and amoeba density is not visible ($R^2 = 0.15$, $P = 0.037$, $n = 30$).

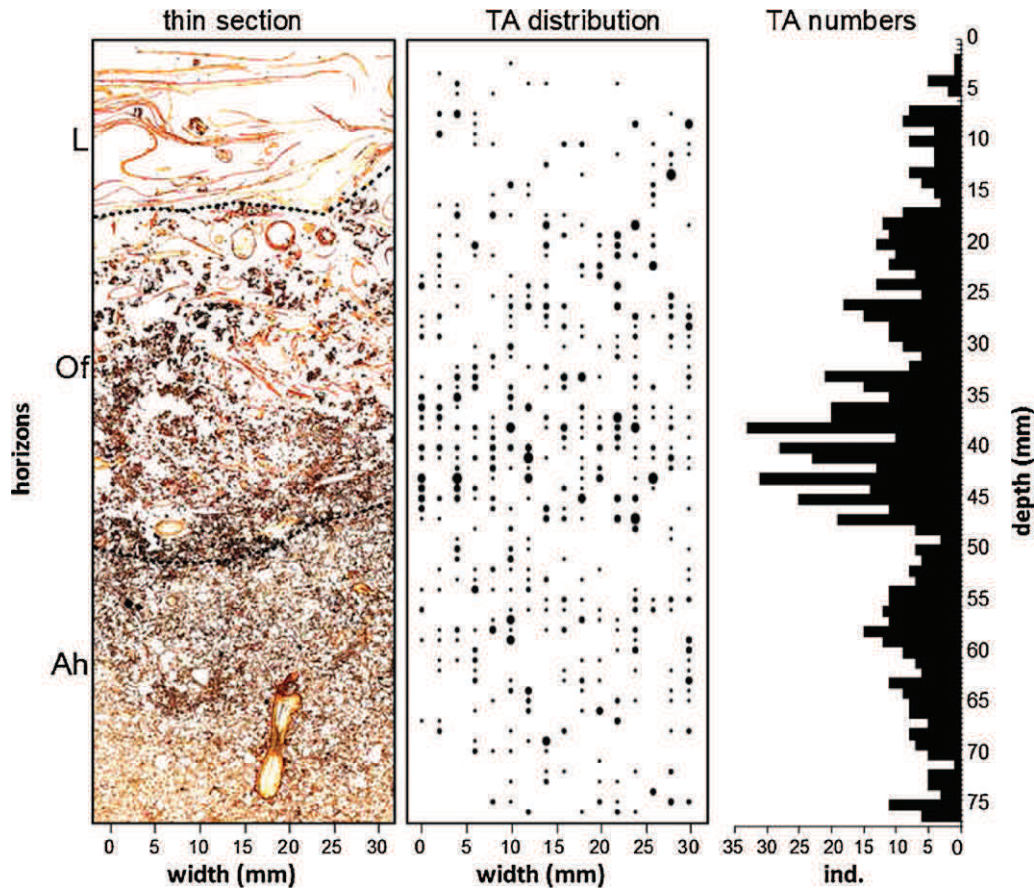


Fig. 2. Testate amoeba (TA) densities of a thin-section (“MD”; 30 mm horizontally, 75 mm vertically, left) from a Luvisol (loess) (Ehrmann 2004). Shells were enumerated using a grid of 2 mm × 1 mm resulting in 16 × 76 “spots” for enumeration. Enumerated individual numbers (horizontally summed; right) and their distribution at these “spots” (center) are given. Circle diameters at the “spots” are proportional to individual densities ranging from 0 (no circle) to 7 (biggest circle) testate amoebae. L = litter layer; Of = organic surface horizon with soil organic carbon >15 wt.%, structure of plant residues still visible; Ah = mineral surface horizon with soil organic carbon <15 wt.% (AG Boden 1996).

At all sites except one (a drained, eutrophic Histosol), testate amoebae were detected by the thin-section counting method (Table 1). The densities of testate amoebae ranged from 1.6×10^8 to 11.5×10^8 individuals m^{-2} in coniferous and between 0.1×10^8 to 6.3×10^8 individuals m^{-2} in deciduous soils. Coniferous forested soils revealed a considerable variability with respect to environmental parameters and amoeba densities; compared to soils under deciduous forests, these densities were higher.

Testate amoebae occurred mainly in the organic layers, especially in Of- and Oh-horizons, and amoeba densities decreased towards mineral soil horizons (Fig. 2).

In general, our analysis of the 31 soil thin-sections revealed a horizontal spatial micro-distribution of testate amoebae without remarkable clumping. An example is shown for one thin-section (“MD”) where a total enumeration-area of 364.8 mm² was analyzed for testate amoebae (Fig. 2). Considering amoeba densities, the Kolmogorov-Smirnov-test revealed uniformity for the L- and Ah-horizon ($P=0.620$ and $P=0.334$, respectively), but not for the Of-horizon ($P=0.001$). A vertical gradient analysis, based on the running

average of total amoeba shell counts, allowed to put limits between distinct vertical zones within this soil thin section at ca. 7 mm, 15 mm, 30 mm, 48 mm, and 67 mm (Fig. 3). These results correspond with the distribution of the enumerated amoeba individual numbers given in Fig. 2.

Soil reaction (pH) seems to affect, directly or indirectly, amoeba densities ($r_s = -0.680$, $P < 0.01$, $n = 31$, data from Table 1). Sites of moderate soil moisture regimes (SMR 2–7) are characterized by higher amoeba densities at pH < 4.5; at wetter sites (SMR ≥ 8) amoeba densities are also higher at pH > 4.5 (Fig. 4). In both groups the C:N ratio – an indicator for microbial substrate availability – seems to play no role since C:N ratios cover almost the full range of humus forms (10–26).

Discussion

The 31 sample sites represent a broad range of forested ecosystems and their abiotic soil conditions. Hence, they enable the application of the soil thin-section method used for

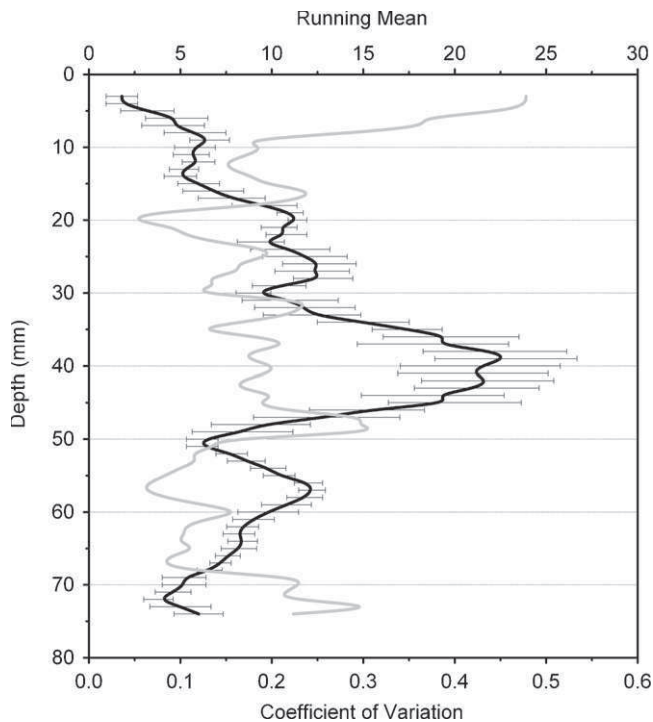


Fig. 3. Vertical gradient analysis of testate amoeba densities of the thin-section “MD” (data from Fig. 2) containing a running average (over five samples), corresponding standard error (black) and coefficient of variation (grey). This allows to put limits between the zones (at ca. 7 mm, 15 mm, 30 mm, 48 mm, 67 mm). Thus, a separation of the Of horizon into two parts (ca. 15–30 mm and 30–48 mm) may be appropriate.

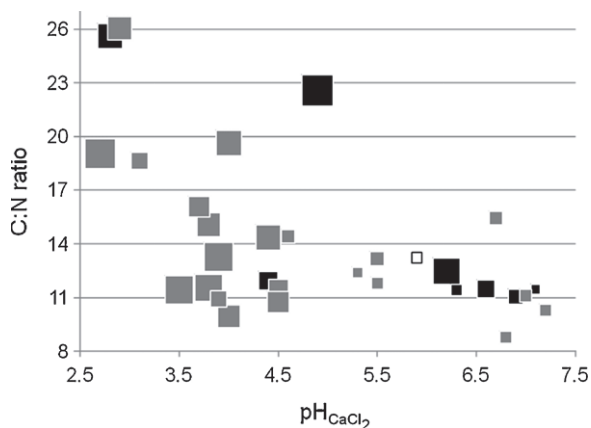


Fig. 4. Soil C:N ratios and pH values of the 31 analyzed forest sites. Square sizes represent ranked testate amoeba densities (individuals $\times 10^8 \text{ m}^{-2}$) ranging from 0 (smallest square) to 11.5 (biggest square) $\times 10^8$ shells m^{-2} . Sample sites with wet (SMR ≥ 8), dry to moderate (SMR 2–7) and very dry (SMR ≤ 1) soils are represented by black, grey and white squares, respectively.

testate amoeba enumeration under diverse ecological conditions. The densities of testate amoebae found at our sampling sites are in the range of other publications. Wanner and Dunger (2001) found individual densities between 0.27/0.69

and $3.0/12.9 \times 10^8$ individuals m^{-2} (full tests/full + empty tests; depth 0–5 cm) at recultivated forest stands in Eastern Germany. In our approach, empty (dead) and full (living) testate amoebae were combined, resulting in 0.1×10^8 to 11.5×10^8 individuals m^{-2} . Since it is not always possible to differentiate clearly between full and empty shells in soil thin sections, further studies should provide a conversion factor offered by additional microscopical analysis of soil suspensions. However, in this approach we focused on the artefact-free micro-distribution of testate amoebae.

Terrestrial testate amoeba densities and species numbers are especially high in organic-rich layers (Bamforth 1971; Krashevskaya et al. 2007). Our analyses of the soil thin-sections confirm these observations and suggest a more homogeneous distribution of testate amoebae in suitable habitats. With respect to the suggested homogeneous distribution of testate amoebae, our soil thin-section analysis demonstrated for thin-section “MD” a horizontal spatial micro-distribution without remarkable clumping. However, the statistical analysis revealed uniformity of amoeba distribution for the L- and Ah-horizon, but not for the Of-horizon. This is probably due to the vertical habitat differentiation of the Of-horizon between an upper part dominated by organic material and a lower part with a higher portion of inorganic soil material. A vertical gradient analysis, which enables a fine-scaled resolution of amoeba distribution patterns, suggests also a separation of the Of-horizon into two parts.

According to Ettema and Wardle (2002), the fine scale spatial distribution of testate amoeba populations is correlated to organic matter and its accumulation. Wanner et al. (2008) and Wanner and Elmer (2009) indicated a simple relationship between the availability of organic matter and testate amoeba colonization at initial ecosystem states.

Testate amoebae appear to be controlled primarily by soil moisture and – pH (e.g., Lousier 1974a,b; Booth 2001; Mitchell et al. 2008), and are suitable bioindicators for biomonitoring studies (e.g., Lamentowicz and Mitchell 2005). Our results on hand confirm these findings. Both, soil moisture and pH generally seemed to affect amoeba individual densities, and in combination these factors may define an “optimal range” for the occurrence of testate amoebae. However, a detailed statistical analysis, based on numerous replicates, is necessary for a final conclusion (in preparation).

Studies dealing with the spatial distribution of soil microorganisms are scarce and need a common method (Mitchell et al., 2000); we suggest the soil thin-section method to be suitable with respect to micro-distribution studies. However, there are several shortcomings regarding the soil thin-section method. This method is limiting the sample size due to the time consuming microscopy and it is restricted to two-dimensional pictures. These shortcomings are effective for other enumeration methods, too. Furthermore, for the soil thin-section preparation special laboratory equipment is needed (e.g., a grinder) and, due to the drying and hardening process, sample preparation takes a minimum period of two months. In addition, soil thin-section preparation is relatively

cost intensive and a classification of the testate amoebae on species level is not always possible, as a clear separation between full and empty shells is not guaranteed.

On the other hand, there are several advantages of the soil thin-section method. It has been successfully used in soil sciences for a long time (see e.g., Low 1954). Unfortunately, protozoa have been overlooked in most cases and were not reported from soil thin-sections (e.g., FitzPatrick 1993). Soil thin-section analyses give an insight into the microstructure of soil samples in situ containing heterogeneous substrate mineral particles, micro aggregates and organic matter forming diverse microhabitats for testate amoebae. Using soil thin-sections, intact spatial micro-distribution of xenosomic and idiosomic shells of testate amoebae can be enumerated directly – within “natural”, artefact-free microhabitats! Additionally, testate amoebae inside plant debris or humus particles can be located. These amoeba shells are often not recorded using soil suspensions. By analyzing thin-sections from several spots and different soil depths, both vertical and horizontal spatial distributions of the testate amoebae can be considered.

These advantages let us suggest using the soil thin-section as an additional method to improve our knowledge of the intact spatial micro-distribution of testate amoebae in their artefact-free microhabitats.

Acknowledgements

Ralf Meisterfeld (RWTH Aachen, Germany) improved this manuscript with helpful discussions on testate amoeba distribution and literature. Udo Bröring (BTU Cottbus, Germany) supported us with SPSS analyses. Edward Mitchell and Bertrand Fournier (Université de Neuchâtel, Switzerland) helped us with a vertical gradient analysis. This study was partly supported by the objective agreement 2010–2012 between the Brandenburg University of Technology Cottbus (BTU) and the Ministry of Science, Research and Culture (MWFK) of the State of Brandenburg.

References

- Adl, M.S., Gupta, V.V.S.R., 2006. Protists in soil ecology and forest nutrient cycling. *Can. J. For. Res.* 36, 1805–1817.
- AG Boden, 1996. *Bodenkundliche Kartieranleitung*, 4th edn., Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe und Geologische Landesämter in der BRD, Hannover.
- Aoki, Y., Hoshino, M., Matsubara, T., 2007. Silica and testate amoebae in a soil under pine-oak forest. *Geoderma* 141, 29–35.
- Bálfk, V., 1996. Soil testate amoebae (Protozoa, Rhizopoda) in environs of the Sokolov city. *Sbornik Okresního muzea v Moste, rada přírodovědná* 18, 5–17.
- Bamforth, S.S., 1971. The numbers and proportions of Testacea and Ciliates in litters and soils. *J. Protozool.* 18 (1), 24–28.
- Bonnet, L., 1964. Le peuplement thécamoebien des sols. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 1, 123–408.
- Booth, R.K., 2001. Ecology of testate amoebae (Protozoa) in two Lake Superior coastal wetlands. Implications for Paleoecology and environmental monitoring. *Wetlands* 21, 564–576.
- Clarke, J., 2003. The occurrence and significance of biogenic opal in the regolith. *Earth Sci. Rev.* 60, 175–194.
- Coûteaux, M.-M., Darbyshire, J.F., 1998. Functional diversity amongst soil protozoa. *Appl. Soil Ecol.* 10, 229–237.
- Darbyshire, J.F., 1994. *Protozoa*. Darbyshire J.F. (Ed.), CAB International, Wallingford.
- Darbyshire, J.F., Robertson, L., Mackie, L.A., 1985. A comparison of two methods of estimating the soil pore network available to protozoa. *Soil Biol. Biochem.* 17, 619–624.
- Dunger, W., Wanner, M., with Hauser, H., Hohberg, K., Schulz, H.-J., Schwalbe, T., Seifert, B., Vogel, J., Voigtländer, K., Zimdars, B., Zulka, K.P., 2001. Development of soil fauna at mine sites during 46 years after afforestation. *Pedobiologia* 45, 243–271.
- Ehrmann, O., 2004. Protozoen in Bodendünnschliffen. *Mitteilungen Dt. Bodenkundl. Gesellsch.* 103, 23–24.
- Ettema, C.H., Wardle, D.A., 2002. Spatial soil ecology. *Trends Ecol. Evol.* 17, 177–183.
- FitzPatrick, E.A., 1993. *Soil Microscopy and Micromorphology*. Wiley, Chichester, 304pp.
- Foissner, W., 1999. Soil protozoa as bioindicators, pros and cons, methods, diversity, representative examples. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74, 95–112.
- Friedel, J.K., Ehrmann, O., Pfeffer, M., Stemmer, M., Vollmer, T., Sommer, M., 2006. Soil microbial biomass and activity, the effect of site characteristics in humid temperate forest ecosystems. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 169, 175–184.
- Griffiths, B.S., Young, I.M., 1994. The effects of soil structure on protozoa in a clay-loam soil. *Eur. J. Soil Sci.* 45, 285–292.
- Hodkinson, I.D., Webb, N.R., Coulson, S.J., 2002. Primary community assembly on land – the missing stages, why are the heterotrophic organisms always there first? *J. Ecol.* 90, 569–577.
- Krashevskaya, V., Bonkowski, M., Maraun, M., Scheu, S., 2007. Testate amoebae (protista) of an elevational gradient in the tropical mountain rain forest of Ecuador. *Pedobiologia* 51, 319–331.
- Lamentowicz, M., Mitchell, E.A.D., 2005. The Ecology of testate amoebae (protists) in *Sphagnum* in north-western Poland in relation to peatland ecology. *Microb. Ecol.* 50, 48–63.
- Lousier, J.D., 1974a. Response of soil testacea to soil moisture fluctuations. *Soil Biol. Biochem.* 6, 235–239.
- Lousier, J.D., 1974b. Effects of experimental soil moisture fluctuations on turnover rates of testacea. *Soil Biol. Biochem.* 6, 19–26.
- Low, A.J., 1954. The study of soil structure in the field and the laboratory. *J. Soil Sci.* 5, 57–74.
- Meisterfeld, R., 2002. Order Arcellinida Kent. In: Lee, J.J., Leedale, G.F., Bradbury, P. (Eds.), *An Illustrated Guide to the Protozoa*, 2nd ed. Society of Protozoologists, Lawrence, pp. 827–860.
- Mitchell, E.A.D., Borcard, D., Buttler, A.J., Grosvernier, P., Gilbert, D., Gobat, J.-M., 2000. Horizontal Distribution Patterns of Testate Amoebae (Protozoa) in a *Sphagnum magellanicum* Carpet. *Microb. Ecol.* 39, 290–300.
- Mitchell, E.A.D., Charman, D.J., Warner, B.G., 2008. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands, past, present and future. *Biodivers. Conserv.* 17, 2115–2137.
- Schlichting, E., Blume, H.P., Stahr, K., 1995. *Soils practical*. Blackwell, Berlin, Wien, Germany, Austria (in German).

- Schönborn, W., 1992. The role of protozoan communities in fresh-water and soil ecosystems. *Acta Protozool.* 31, 11–18.
- Schröter, D., Wolters, V., De Ruyter, P.C., 2003. C and N mineralisation in the decomposer food webs of a European forest transect. *Oikos* 102, 294–308.
- Sommer, M., Ehrmann, O., Friedel, J.K., Martin, K., Vollmer, T., Turian, G., 2002. Böden als Lebensraum für Organismen – Regenwürmer, Gehäuselandschnecken und Bodenmikroorganismen in Wäldern Baden-Württembergs. *Hohenheimer Bodenkundliche Hefte* 63, 1–163.
- Sommer, M., Kaczorek, D., Kuzyakov, Y., Breuer, J., 2006. Silicon pools and fluxes in soils and landscapes – a review. *J. Plant Nutr. Soil Sc.* 169, 310–329.
- Umweltministerium Baden-Württemberg, 1995. Bewertung von Böden nach ihrer Leistungsfähigkeit. *Luft Boden Abfall* 31, 1–34.
- Wanner, M., 1999. A review on the variability of testate amoebae, methodological approaches, environmental influences and taxonomical implications. *Acta Protozool.* 38, 15–29.
- Wanner, M., Dunger, W., 2001. Biological activity of soils from reclaimed open-cast coal mining areas in Upper Lusatia using testate amoebae (protists) as indicators. *Ecol. Eng.* 17, 323–330.
- Wanner, M., Dunger, W., 2002. Primary immigration and succession of soil organisms on reclaimed opencast coal mining areas in eastern Germany. *Eur. J. Soil Biol.* 38, 137–143.
- Wanner, M., Xylander, W.E.R., 2005. Biodiversity development of terrestrial testate amoebae, is there any succession at all? *Biol. Fertil. Soils* 41, 428–438.
- Wanner, M., Elmer, M., Kazda, M., Xylander, W.E.R., 2008. Community assembly of testate amoebae: how is the very first beginning characterized? *Microb. Ecol.* 56, 43–54.
- Wanner, M., Elmer, M., 2009. Hot spots” on a new soil surface – how do testate amoebae settle down? *Acta Protozool.* 48, 281–289.
- Wetzel, R.G., 2001. Protists, key ecosystem regulators. *BioScience* 51, 997.
- WRB, 2006. World Reference Base for Soil Resources 2006 – World Soil Resources Report No. 103. FAO, Rome.
- Zwart, K.B., Kuikman, P.J., Van Veen, J.A., 1994. Rhizosphere protozoa, their significance in nutrient dynamics. In: Darbyshire, J.F. (Ed.), *Soil Protozoa*. CAB International, Wallingford, pp. 93–121.



Si cycling in a forest biogeosystem – the importance of transient state biogenic Si pools

M. Sommer^{1,2}, H. Jochheim³, A. Höhn¹, J. Breuer⁴, Z. Zagorski⁵, J. Busse⁶, D. Barkusky⁷, K. Meier⁸, D. Puppe^{1,9}, M. Wanner⁹, and D. Kaczorek^{1,5}

¹Leibniz Centre for Agricultural Landscape Research (ZALF), Institute of Soil Landscape Research, Eberswalder Str. 84, 15374 Müncheberg, Germany

²University of Potsdam, Institute of Earth and Environmental Sciences, Karl-Liebknecht-Str. 24–25, 14476 Potsdam, Germany

³Leibniz Centre for Agricultural Landscape Research (ZALF), Institute of Landscape Systems Analysis, Eberswalder Str. 84, 15374 Müncheberg, Germany

⁴Landwirtschaftliches Technologiezentrum Augustenberg (LTZ), Referat 12, Neßlerstr. 23–32, 76227 Karlsruhe, Germany

⁵Department of Soil Environment Sciences, Warsaw University of Life Science (SGGW), Nowoursynowska 159, 02-776 Warsaw, Poland

⁶Leibniz Centre for Agricultural Landscape Research (ZALF), Institute for Landscape Biogeochemistry, Eberswalder Str. 84, 15374 Müncheberg, Germany

⁷Leibniz Centre for Agricultural Landscape Research (ZALF), Research Station Müncheberg, Eberswalder Str. 84, 15374 Müncheberg, Germany

⁸Leibniz Centre for Agricultural Landscape Research (ZALF), Institute of Land Use Systems, Eberswalder Str. 84, 15374 Müncheberg, Germany

⁹Brandenburg University of Technology Cottbus-Senftenberg, Chair General Ecology, 03013 Cottbus, Germany

Correspondence to: M. Sommer (sommer@zalf.de)

Received: 30 September 2012 – Published in Biogeosciences Discuss.: 19 December 2012

Revised: 11 June 2013 – Accepted: 18 June 2013 – Published: 24 July 2013

Abstract. The relevance of biological Si cycling for dissolved silica (DSi) export from terrestrial biogeosystems is still in debate. Even in systems showing a high content of weatherable minerals, like Cambisols on volcanic tuff, biogenic Si (BSi) might contribute > 50 % to DSi (Gerard et al., 2008). However, the number of biogeosystem studies is rather limited for generalized conclusions. To cover one end of controlling factors on DSi, i.e., weatherable minerals content, we studied a forested site with absolute quartz dominance (> 95 %). Here we hypothesise minimal effects of chemical weathering of silicates on DSi. During a four year observation period (05/2007–04/2011), we quantified (i) internal and external Si fluxes of a temperate-humid biogeosystem (beech, 120 yr) by BIOME-BGC (version ZALF), (ii) related Si budgets, and (iii) Si pools in soil and beech, chemically as well as by SEM-EDX. For the first time two compartments of biogenic Si in soils were analysed, i.e., phyto-

genic and zoogenic Si pool (testate amoebae). We quantified an average Si plant uptake of $35 \text{ kg Si ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ – most of which is recycled to the soil by litterfall – and calculated an annual biosilicification from idiosomic testate amoebae of 17 kg Si ha^{-1} . The comparatively high DSi concentrations (6 mg L^{-1}) and DSi exports ($12 \text{ kg Si ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$) could not be explained by chemical weathering of feldspars or quartz dissolution. Instead, dissolution of a relictic, phytogenic Si pool seems to be the main process for the DSi observed. We identified canopy closure accompanied by a disappearance of grasses as well as the selective extraction of pine trees 30 yr ago as the most probable control for the phenomena observed. From our results we concluded the biogeosystem to be in a transient state in terms of Si cycling.

1 Introduction

In recent years our understanding of Si cycling in different terrestrial biogeosystems has been improved substantially. Research on steppe (Blecker et al., 2006; Borrelli et al., 2010; White et al., 2012), savannah (Melzer et al., 2010, 2012; Alexandre et al., 2011), forest (Gerard et al., 2008; Cornelis et al., 2010a, 2011a) and wetland biogeosystems (Struyf and Conley, 2009; Struyf et al., 2009) enhanced our understanding of the “plant factor”, i.e., the importance of the biological Si cycling in terrestrial biogeosystems which had been studied in tropical and temperate climates so far (Sommer et al., 2006).

Recently, the complex effects of natural disturbances and anthropogenic perturbations on Si cycling came into focus in Si research. Deforestation (Conley et al., 2008), invading insects (Grady et al., 2007), or fire (Engle et al., 2008) clearly modifies annual DSi exports from catchments. Land use change (LUC) was added as another control on DSi exports at regional scale and conceptual models including those for human activities were developed (Struyf et al. 2010; Carey and Fulweiler, 2012). The results of these studies challenge the steady state assumption implied in most studies on Si budgets.

Although a spatial hierarchy of driving factors for DSi exports is well known (Sommer et al., 2006; Cornelis et al., 2011b), the origin of DSi is still under debate. The major research questions are the following: How large is the contribution of BSi pool to DSi compared to litho-/pedogenic sources? What are the main drivers of the relative importance of biogenic and mineral sources – climate, lithology, state of soil development, soil pattern, land use? To answer these questions Cornelis et al. (2011b) developed a conceptual framework. They defined four different scenarios (“end members”) based on climate, soil, and vegetation: scenario 1 (weathering unlimited) represents optimal climate and soil conditions. Here the DSi exports from soil-plant systems are controlled by climate, i.e., temperature and runoff. In scenario 2 (soil weathering limited) climate is optimal, but soils are poor in weatherable minerals. Consequently, DSi export is controlled by a near-surface biogeochemical cycling in the plant-soil system rather than by geochemical processes in deeper soil layer. In scenario 3 (climate weathering limited) soils contain weatherable minerals. Therefore, DSi might be controlled by either biogenic or pedo-/lithogenic sources. Their relative proportions depend on local conditions (lithology, geomorphology, land use). By scenario 4 (weathering limited) deserts are covered where eolian fluxes are the only relevant Si export from the system. According to Cornelis et al. (2011b) each scenario should be characterized by distinct DSi geochemical signatures ($\delta^{30}\text{Si}$, Ge/Si) which can be used in tracing Si pathways in soil-plant systems.

However these signatures have to be combined with Si flux analysis (incl. mass balances) and Si pool quantifications in order to understand the fate of Si in terrestrial bio-

geosystems. Unfortunately, the number of studies in which Si fluxes in/from the soil-plant system are directly linked to a detailed analysis of Si pools is still limited (e.g., Alexandre et al., 1997; Lucas, 2003; Blecker et al. 2006; Gerard et al., 2008; White et al. 2012). Furthermore, no study included a zoogenic Si pool, although first results on testate amoebae dynamics already showed its relevance in terms of biosilicification (comparable to plants, Aoki et al., 2007).

Here we present results on Si cycling in a forest biogeosystem which experienced vegetation shifts due to forest management. We hypothesised that the effects of Si biocycling on DSi must be most pronounced in cases of very low silicate weathering. Therefore, we selected a biogeosystem showing a quartz dominance in soils and parent material (> 95%). Based on a system approach, we quantified Si fluxes (internal, external) for a 4 yr period and interpreted DSi exports in terms of litho-/pedogenic and biogenic sources as well as vegetation shifts. For the first time the quantification of the biogenic Si pool comprises two compartments, the phyto- and zoogenic pool.

2 Materials and methods

2.1 Environmental setting

Our study site “Beerenbusch” is located in northern Brandenburg close to the village Rheinsberg (53°09' N, 12°59' E; 78 m a.s.l.; Fig. S1 in Supplement). The climate is characterised by mean annual air temperature of 8.7°C and average precipitation of 600 mm y⁻¹ according to long-term measurements (1981–2010) of the meteorological station Neuglobsow/Menz of the German Weather Service (DWD) which is located 4 km E of the forest stand. The mean precipitation during the study period (05/2007–04/2011) was 15% higher (689 mm) compared to the 30 yr average.

The study site is located at a Weichselian outwash plain (sandur) of the Rheinsberg Basin in the foreland of Late Pleistocene terminal moraines (“Fürstenberger Staffel”, Ginzler and Ertl, 2004). The soil is classified as *Brunica Arenosol (Dystric)* according to WRB (2006) and *Lamellic Udipsamment* according to Soil Taxonomy (Soil Survey Staff, 1999). Humus enriched topsoils extend down to a depth of 35 cm (Fig. S2 in Supplement). Bleached quartz grains indicate a slight podzolization for the first mineral horizon (AE). Brunification leads to a bright brownish color in the subsoil (Bw horizons) down to a depth of 80 cm. Single thin clay lamellae in subsoil and parent material indicate clay translocation macroscopically (down to 120 cm).

2.2 Land use and forest management history

The study site is embedded into a large forested area, called “Naturpark Stechlin-Ruppiner Land”. Reconstruction of land use history revealed Beerenbusch to be covered by forests for at least 230 yr (Fig. S3 in Supplement). Before 1888 the site

was used as pine forest (*Pinus sylvestris* L., planted in 1826) (Figs. S4, S5 in Supplement). In 1888 European beech (*Fagus sylvatica* L.) was planted into the pine stand as an understorey. A mixed forest of beech and pine developed since. As canopy closure continued, grasses of the understorey successively disappeared due to light limitation. Already in 1954 only few local spots with grasses in the ground vegetation existed (Table S6 in Supplement). Canopy closure was accomplished in the early 1980s. From 1985 to 1988, the upper pine layer of the mixed forest stand was cut stepwise. The recent plant community classifies as a *Majanthemo-Fagetum* with coverages of 85 % beech in the upper storey, 5 % in the intermediate layer and 20 % in the understorey. The recent ground vegetation shows herbs (1 % coverage), mosses (5 %), and lichens (< 1 %) (F. Becker, personal communication, 2004), but no grasses (Fig. S3 in Supplement). In 2008 the mature beech stand is characterised by a mean tree height of 28 m and a timber volume of 369 m³ ha⁻¹. An ICP Forests site (DE1207) was established and instrumented at a 0.5 ha fenced area in 2001 (Fig. S2 in Supplement).

2.3 Sampling and analysis of soils, plants, phytoliths, and testate amoebae

A representative soil and a sediment core had been analysed for basic textural and chemical properties prior to this study (Lachmann, 2002; Jochheim et al., 2007a; Fig. S2 in Supplement). Spatial soil heterogeneity was characterized in a 25 × 25 m raster by Lachmann (2002). From his results a quite similar soil horizonation and sediment layering can be concluded for the 0.5 ha study site. Therefore, we merged results of both samplings (soil pit, core) into one depth function (down to 2.8 m). For Si analysis a resampling from the original soil pit occurred end of September 2009.

Litter and soil material was taken by horizons down to a depth of 1.25 m and stored in plastic bags. Undisturbed soil cores (100 cm³) were taken in the middle of soil horizons and dried at 105 °C for determination of bulk density (BD) (Lachmann, 2002). Bulk densities for sediments of the core were calculated by bulk density = (1 – total porosity) × density. Assuming a total porosity of 0.36 (36 Vol. %), which is reasonable for near-surface glaciofluvial sands, and a quartz density of 2.65 g cm⁻³ we calculated a bulk density of 1.7 g cm⁻³. Bulk soil samples were air dried, gently crushed and sieved at 2 mm to separate the fine earth fraction (< 2 mm) from gravel (> 2 mm). The particle size distribution of the fine earth was determined by a combined wet sieving (> 63 μm) and pipette (< 20 μm) method (DIN ISO 11277, 1998). Pretreatment for particle size analysis was done by wet oxidation of organic matter using H₂O₂ (10 Vol. %) at 80 °C and dispersion by shaking the sample end over end for 16 h with a 0.01 M Na₄P₂O₇-solution (Schlichting et al., 1995). Soil pH was measured using a glass electrode in 0.01 M CaCl₂ suspensions at a soil to solution ratio of 1 : 5 (*w/v*) (DIN ISO 10390, 1997) af-

ter a 60 minute equilibration period. The total carbon content was determined by dry combustion using an elemental analyser (Vario EL, Elementar Analysensysteme, Hanau, Germany). CaCO₃ was determined conductometrically following Scheibler (Schlichting et al., 1995). Organic carbon (C_{org}) was calculated as the difference between total carbon and carbonate carbon. In soil horizons and sediments without carbonates total carbon equals soil organic carbon. Pedogenic oxides were characterised by dithionite-soluble (DCB) Fe (Fe_d) and dark acid-oxalate soluble Fe, Al, and Si (Al_o, Fe_o, Si_o) following the procedures of Mehra and Jackson (1960) and Schwertmann (1964), respectively (Schlichting et al., 1995). The element concentrations in solutions were determined by ICP-OES. All basic soil analyses were performed in two lab replicates.

2.3.1 Water extractable Si (Si_{H₂O})

Water extractable Si was determined by the method of Schachtschabel and Heinemann (1967). Ten grams of dry soil (< 2 mm) were weighted into 80 mL plastic centrifuge tubes and 50 mL distilled water added together with three drops of a 0.1 % NaN₃-solution to prevent microbial activity. The total extraction lasted seven days in which tubes were shaken by hand twice a day. Tubes were not shaken mechanically to avoid abrasion of coarse mineral particles colliding during shaking (Mc Keague and Cline, 1963). Finally the extraction solution was centrifuged (4000 rpm, 20 min), filtrated (0.45 μm polyamide membrane filters) and Si was measured by ICP-OES. Analyses were performed in three lab replicates.

2.3.2 Tiron extractable Si (Si_{Tiron})

The Tiron (C₆H₄Na₂O₈S₂·H₂O) extraction procedure was developed by Biermans and Baert (1977) and modified by Kodama and Ross (1991). It has been used to quantify amorphous biogenic and pedogenic Si, so-called “pedogenic silica” (Kendrick and Graham, 2004), although a partial dissolution of primary minerals is well known (Kodama and Ross, 1991; Sauer et al., 2006). The extraction procedure is as follows: dilution of 31.42 g Tiron (ACROS Organics, Geel, Belgium) with 800 mL of distilled water, followed by addition of 100 ml sodium carbonate solution (5.3 g Na₂CO₃ in 100 mL distilled water) under constant stirring. After that the pH of the solution increases from 3.3 to 7.5. Finally, the pH is brought to 10.5 by adding small volumes of a 4 M NaOH-solution. The Tiron solution is transferred into a 1 L volumetric flask and has a final concentration of 0.1 M. For the extraction 30 mg of dry soil is weighted into 80 mL centrifuge tubes and a 30 mL aliquot of the Tiron solution added. The tubes are then heated at 80 °C in a water bath for 1 h. After cooling adhering water on the surface of the tubes is removed, the tubes are weighted and water lost by evaporation is replaced. The extracted solutions were centrifuged at

4000 rpm for 30 min, filtrated (0.45 μm polyamide membrane filters, Whatman NL 17) and elements were measured by ICP-OES. Analyses were performed in three lab replicates.

2.3.3 Mineralogy, micromorphology and SEM-EDX analysis

Powder samples of each soil horizon (< 2 mm fraction) were analysed for basic mineral composition using a BRUCKER AXS D5000 Diffractometer (Cu-K α radiation). The relative intensities of the diffraction maxima were used for a semiquantitative estimation of the concentration of mineral species present. The counts from the main reflection peak of all minerals were summed up and the relative proportion of each mineral was calculated as percent of the total. A subsample of the < 2 mm fraction was placed on an Al-stub, fixed by adhesive tape, coated with minimal amount of gold-palladium and analysed on element composition by microprobe analysis (Hitachi S-2700 device, EDX-X-Flash-Detector with SAMX-Software at ZELMI, TU-Berlin).

Four undisturbed soil samples (Kubiena boxes of 8 cm height) were taken from 0–8 cm (AE, Ah), 10–18 cm (AB), 44–52 cm (Bw₁) and 104–112 cm (2Cwt) (Fig. S2 in Supplement). Air-dried samples were impregnated with Leguval resin under vacuum. After hardening 24 μm thick thin sections were prepared. The micromorphological features were described according to the concepts and terminology proposed by Stoops (2003). For thin section descriptions a SM-LUX-POL (Leitz) microscope with polarisation filter was used. After description thin sections were coated with carbon in a vacuum evaporator, and then examined with electron microprobe analyses (Cameca Camebax Microbeam, ZELMI at TU Berlin), using an accelerating potential of 20 kV. Element distribution maps (Si, Al, Fe, K, Mg, Ca, Na, Ti) were obtained with the same instrument. Feldspar grains and cutans (Fig. 5) were identified by microscopic examination on all thin sections (between 10 and 20 replicates, depending on the number of feldspar grains in each thin section). To obtain information about the weathering state of potassium feldspars, strewn slides of soil material from three different depths (10–20, 40–60, and 100–130 cm) were prepared and analysed using SEM (Fig. 6). For identification of feldspars, samples were analysed with REM-EDX and the potassium distribution in the slides was recorded. Each strewn slide was divided into four subsections and a minimum of ten replicates per subsection were analysed.

2.3.4 Phytolith separation from plants and soils, SEM-EDX analysis

Phytoliths were extracted from litterfall, the organic surface layer (L) as well as from the first three mineral horizons (AE, Ah, AB). Litterfall from one sampling date (May to August 2008) was separated into four groups: leaves, bud scales, fruit capsules and wood from twigs and branches. The ex-

traction procedure for litterfall was similar to soil horizons except steps 3 and 4 (see below). From each horizon 10 g of dry soil material (< 2 mm) were processed in four steps (adapted from Alexandre et al., 1997). First organic matter is oxidized using H₂O₂ (35 Vol. %), HNO₃ (65 Vol. %), HClO₄ (70 Vol. %) at 80 °C until reaction subsides. Secondly, carbonates and Fe oxides are dissolved by boiling the sample in HCl (10 Vol. %) for 30 min. Thirdly, the < 2 μm granulometric fraction is removed by dispersion of remaining solid phase of step 2 with 2 Vol. % sodium hexametaphosphate solution (6–12 h), centrifugation at 1000 rpm for 2–3 min, and subsequent decantation. Finally, the phytoliths are separated by shaking the remaining solid phase of step 3 with 30 mL of sodium polytungstate Na₆(H₂W₁₂O₄₀)·H₂O (density of 2.3 g cm⁻³), centrifugation at 3000 rpm for 10 min, carefully pipetting the supernatant, and filtering by 5 μm teflon filter. This step was repeated three times. The filter residue was washed with water, bulked, dried at 105 °C, and weighted.

A subsample was placed on an Al-stub, fixed by adhesive tape, and coated with minimal amount of gold-palladium. Ten micrographs per stub were made using a JEOL JSM6060 LV SEM microscope (500 \times magnification). Phytoliths of each micrograph (coverage approx. 200 \times 200 μm^2) were counted. The database comprises a total number of 462 (L), 459 (AE), 422 (Ah), and 238 phytoliths (AB). They were described by shape according to ICPN (Madelá et al., 2005) and assigned to vegetation (Golyeva, 2001) wherever applicable. Further, all counted phytoliths were assigned to one of three classes of phytolith dissolution: (i) plain phytoliths, (ii) phytoliths showing some surface etching, and (iii) phytoliths with strong dissolution features. Phytoliths at stubs were analysed on element composition by microprobe analysis (Hitachi S-2700 device, EDX-X-Flash-Detector with SAMX-Software at ZELMI, TU Berlin).

The Si pool of phytoliths was calculated assuming phytoliths to consist of pure SiO₂. This results in a slight overestimation of the real Si pools, because biogenic opal contains ca. 10% H₂O and some accessory elements (< 1%) (Bartoli and Wilding, 1980).

2.3.5 Plant analysis

The collected plant litter (see Sect. 2.4) was oven dried at 105 °C and milled in a planet type ball mill using milling vessels and balls made from ZrO₂. Sample aliquots of approximately 200 mg were digested under pressure in PFA digestion vessels using a mixture of 2.5 mL HNO₃ and 1 mL HF at 220 °C and approximately 100 bar (Ultra Clave II, MLS GmbH, Leutkirch, Germany). Silicon was measured by ICP-OES (Vista Pro, Varian Inc., Australia) using a HF-resistant sample introduction system, radial viewing of the plasma, and matrix matched external calibration.

2.3.6 Quantification of testate amoebae and related Si pool

For testate amoebae analysis 5 field replicates (20 cm × 20 cm) were placed randomly at Beerenbusch site avoiding areas close to stems (April 2011; Fig. S2 in Supplement). The litter layer (beech leaves) was removed and volumetric soil samples were taken in two segments: 0–2.5 cm and 2.5–5 cm (= sample volume of 1000 cm³). Aliquots of 2 g were taken for amoebae analysis in the field and stored in 8 mL formalin (4% aqueous formaldehyde solution). Total soil material of each depth increment and 20 cm × 20 cm area was oven dried at 105 °C and weighted. Bulk densities were calculated by dividing total soil mass by sample volume (1000 cm³). Testate amoebae were determined at species level and enumerated directly with an inverted microscope using stained (aniline blue) soil suspensions received from serial dilution (30–500 mg soil in 8 mL water per sample) as reported by Wanner (1999). Thereby living individuals and empty tests were distinguished. All species were assigned either to idiosomic or xenosomic amoebae taxa building up their tests from idiosomes (siliceous platelets synthesised by amoebae from H₄SiO₄ in soil solution) or xenosomes (extraneous materials such as mineral particles), respectively (e.g., Meisterfeld 2002a, b). Idiosomic Si pools (g m⁻²) of the upper 5 cm were calculated by (1) multiplying Si content of tests (Table 1 in Aoki et al., 2007) with counted individuals of each species, (2) multiplying these data with bulk densities and thickness (2.5 cm), and (3) finally summing up both depth increments.

2.4 Site instrumentation for flux determinations

The investigations of the study site water budget started in May 2001. The instrumentation as well as results of the first 4 yr are described in Jochheim et al. (2007a). Precipitation was measured continuously at an open field located 500 m south of the study site using a heated rain gauge (F&C GmbH Gülzow). Gaps in the precipitation data were filled by using open land precipitation data of either (i) the ICP Forests level II plot DE1202, or (ii) the weather station in Neuglobsow/Menz of the German Weather Service (DWD). For silicon analysis (started in May 2007) precipitation water of two rain samplers (RS200, UMS GmbH, Munich; 314 cm² each) were collected weekly. Throughfall was measured continuously using a gutter of 0.8 m² area with a tipping bucket rain gauge. Additionally, weekly measurements were carried out using 15 rain samplers (see above). Stemflow was measured continuously at one stem with a tipping bucket rain gauge, and additional weekly on 4 stems by sampling the water in barrels. For silicon analysis the weekly samples of open land precipitation, throughfall, and stemflow were bulked to monthly samples. Si concentrations in all waters were determined by ICP-OES.

Table 1. Mineralogical composition (wt.-%) of soil horizons and sediment layers by semiquantitative X-ray diffraction.

Depth (cm)	Quartz	Feldspar	Pyroxene
0–10	97.1	2.5	0.4
10–20	96.0	3.6	0.4
30–60	97.7	1.8	0.5
60–80	96.5	3.0	0.5
80–100	93.0	6.6	0.4
100–130	97.4	2.1	0.5
240–260	97.4	2.6	nd
480–500	98.0	2.0	nd

nd = not detected.

Litterfall was collected in 8 inverted pyramidal litter traps (0.25 m² each) bi-weekly during four years (05/2006–04/2010) and separated into leaves, flowers, bud scales, beechnuts, fruit capsules, and wood from twigs and branches. Each fraction was bulked into three periods per year (Jan–Apr, May–Aug, Sep–Dec). For silicon analysis see Sect. 2.3.5.

Soil solution was sampled using borosilicate suction probes (EcoTech Bonn GmbH) from 20, 70, and 250 cm soil depths (mean of 150 cm and 250 cm distance to stem; 4 replicates per depth and distance). The samples were collected by applying a suction of –30 kPa in 20 and 70 cm, and –35 kPa in 250 cm. Water was stored within the shafts of the suction probes and sampled bi-weekly. For silicon analysis the 4 field replicates per depth and distance were bulked. Si in soil water was measured by ICP-OES.

Analysis of water content was conducted hourly at different distances to stem (50, 150, 250 cm) of one stem in soil depths 20, 70, and 250 using Theta-probes ML2 (Delta-T Devices Ltd Cambridge, UK). Additionally, close to two further trees using identical distances to stem soil moisture were measured bi-weekly using TDR-probes (FOM/m-TDR, EasyTest Lublin, Poland) at identical soil depths.

Xylem sap flux was measured continuously during the vegetation periods of 2002–2005 on ten selected trees in 1.3 m tree height using the method after Granier (1985) and calculated to representative stand canopy transpiration following Lüttschwager and Remus (2007).

Aboveground woody tree biomass and forest growth were calculated by measuring stem diameter at breast height and tree height of all 108 trees of the plot in spring of 2006, 2008, and 2010 using form factors derived from the beech yield table (Dittmar et al., 1986), wood density (Trendelenburg and Mayer-Wegelin, 1955), bark density (Dietz, 1975), and bark fractions (Altherr et al., 1974).

2.5 Calculation and modeling of Si fluxes

Deposition of Si was calculated from the open land precipitation. Si fluxes were calculated by multiplying water fluxes

with Si concentrations. Stand precipitation equals the sum of Si fluxes in throughfall and stemflow, whereas leaching from canopy is the difference of Si fluxes in stand precipitation and open land precipitation. Silicon uptake equals the sum of Si fluxes in litter fall, leaching from canopy, and wood increment. Si export through harvest was calculated as a sum of current accumulation of Si in stem wood including bark.

The simulation of water budget was carried out with the dynamic model Biome-BGC (version ZALF; Jochheim et al., 2007b; Puhlmann and Jochheim, 2007) which is based on Biome-BGC (Thornton et al., 2002). The model runs in daily time steps. It was re-calibrated and validated on the basis of data from intensive forest monitoring sites (Jochheim et al., 2009) as well as on forest yield tables. For this application the model was calibrated based on the measurements of the stand started in 2001. Silicon fluxes with drainage water were calculated for four years (05/2007–04/2011) by multiplying the Si concentrations in soil water from suction probes with simulated soil water fluxes. Vertical distribution of passive Si uptake in soil was estimated from vertical distributed soil water uptake rates multiplied by Si concentrations in soil water. As the Si concentrations in soil water were analyzed in 3 soil depths only (20, 70, 250 cm), they were extrapolated to all other soil depths using the vertical distribution of water extractable Si.

3 Results

3.1 Basic soil properties and soil mineralogy

The studied soil is very sandy showing a sand content > 85 % and a dominance of medium sand fraction (0.2–0.63 mm, Fig. 1). In the upper 50 cm a slight increase in silt can be observed. Clay content is always below 3 % with slightly higher values in the upper 1.5 m. The soil is decalcified down to a depth of 1.8 m (Fig. 1). Acidification leads to pH values between 4.3 and 4.5 in the upper 1.6 m. Below that depth pH increases to > 7.0 due to carbonatic sediments (2–4 % CaCO₃). Quartz is the dominant mineral throughout the soil horizons and sediment layers (Table 1). Only minor additions of feldspars (orthoclase > plagioclase), pyroxene and calcite occurred. Organically complexed Fe, Al and pedogenic oxides (Fe, Al) decreased from C-enriched surface horizons (upper 20 cm) to subsoil horizons as crystallinity of iron oxides increased (Fe_o:Fe_d 0.6 → 0.2). The molar Si/Al ratios in oxalate extracts (Si_o:Al_o) remained below 0.3 in all soil horizons rendering neof ormation of short-range order minerals, like allophane or imogolite (Si/Al ≈ 0.5), hardly probable.

3.2 Si pools in soils

Water soluble Si shows a decrease from 16 mg kg⁻¹ in the upper 2 cm to 4 mg kg⁻¹ in subsoil horizons and a recurring increase in sediments containing carbonates (Fig. 1).

The water-soluble Si pool down to 2.8 m equals 21 g Si m⁻² (= 210 kg Si ha⁻¹). The uppermost meter contains 6 g Si m⁻² (= 60 kg Si ha⁻¹).

Tiron extractable Si is three orders of magnitude higher compared to water soluble Si. The depth function of Tiron extractable Si shows a continuous decrease from 3 g kg⁻¹ in topsoil horizons to < 2 g kg⁻¹ in deepest sediments. The highest Si content can be observed in the uppermost horizon (AE). The Tiron extractable Si pool down to 2.8 m equals 10 kg Si m⁻² (= 100 Mg Si ha⁻¹). The uppermost meter contains 4 kg Si m⁻² (= 40 Mg Si ha⁻¹).

3.2.1 Phylogenetic Si pool in soil

Phytolith contents decrease from litter to mineral soil horizons by one order of magnitude (Table 2a). The upper 20 cm of the soil contain 140 g phytoliths m⁻² (= 1400 kg ha⁻¹). Assuming all phytoliths to consist of pure SiO₂ (EDX spectra in Fig. 2c) we calculated 66 g Si m⁻² for the phytolith Si pool in the upper 20 cm (= 660 kg Si ha⁻¹). This simplification results in a slight overestimation of the true phylogenetic Si pool as biogenic opal contains approx. 10 % H₂O and some accessory elements (< 1 %) (Bartoli and Wilding, 1980).

The phytolith assemblage of soil horizons – as assignable by shape (ICPN, Madella et al., 2005) – is dominated by elongate (polylobate, fusiform) and short-cell phytoliths (bilobate, trapeziform) with minor contribution of globular and vascular phytoliths. In terms of vegetation a dominance of grass phytoliths were found in mineral soil horizons below 2 cm (Table 2b, Fig. 2b). This fits very well to the vegetation survey from 1954 which showed plants high in Si, such as *Calamagrostis epigejos* (2.2 % Si), *Brachypodium sylvaticum* (3.1 % Si), and *Agrostis capillaris* (1.4 % Si), dominating the ground vegetation (Table S6 in Supplement, Si data from Hodson et al., 2005). Pine and moss phytoliths (rounded particles, Al-rich) can be identified as well (Table 2b, Fig. 2b). However, as there are no more pine and grasses growing at the study site (at least for the last 30 yr) pine and grass phytoliths extracted from the soil represent a relictic biogenic Si pool. Surprisingly, clearly identifiable beech phytoliths only account for a minor portion in the upper centimeters. Further, those forms isolated from litterfall (Fig. 2a) are hardly detectable in their original shape in the soil, even not in the upper 2 cm (Fig. 2b). From these findings either a rapid mechanical destruction or a preferential dissolution of beech phytoliths can be concluded. Nevertheless, one has to recognize that 50–75 % of all phytoliths counted cannot be assigned to any vegetation throughout the uppermost 20 cm of the soil (Table 2b).

3.2.2 Zoogenic Si pool in soil

A total number of 6.1 × 10⁸ m⁻² testate amoebae (60 % living individuals) was determined in the upper 5 cm of the soil. This number lies in the range of published data (e.g.,

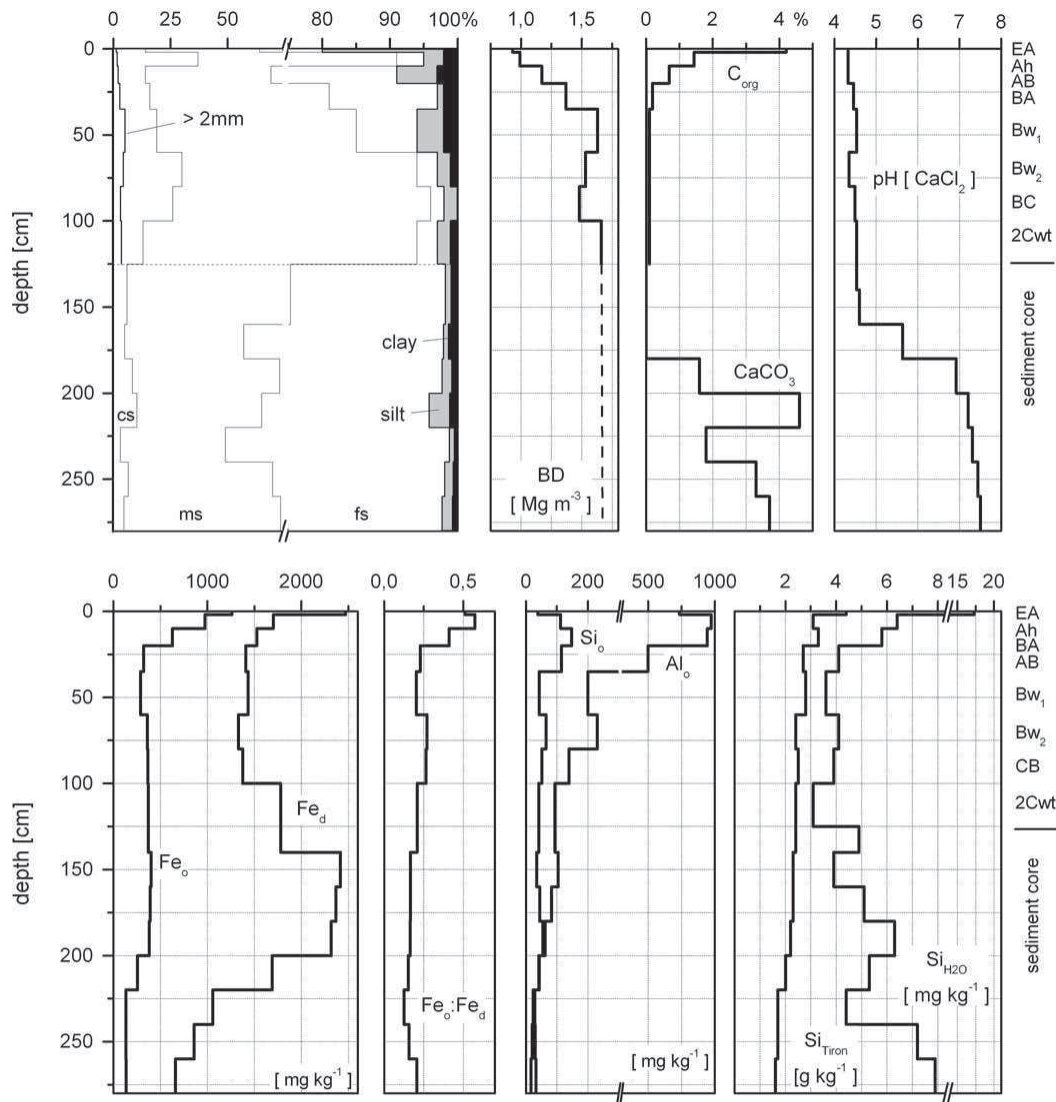


Fig. 1. Depth functions of basic soil properties from the *Brunic Arenosol (Dystric)*.

Aoki et al., 2007; Ehrmann et al., 2012; Wanner and Dunger, 2001). Approximately 50 % of all individuals (living and empty tests) belong to either idiosomic or xenosomic taxa of testate amoebae. Xenosomic taxa build up their tests from extraneous materials such as mineral soil particles. Dominant xenosomic taxa at our site are *Phryganella acropodia*, *Plagiopyxis declivis*, and *Centropyxis sphagnicola* (Fig. 3d). Dominant idiosomic taxa embrace *Trinema complanatum*, *Euglypha rotunda*, and *Trinema lineare* (Fig. 3a–c). Only idiosomic taxa can be regarded as a biogenic Si pool influencing dissolved Si (DSi), because they synthesise siliceous platelets for their tests from silica of the soil solution (Anderson, 1994). Therefore, we calculated the zoogenic Si pool only on basis of idiosome-producing amoebae and came up with 0.19 g Si m⁻² in the upper 5 cm of the soil (= 1.9 kg Si ha⁻¹, Table 3). Compared to soil's phytolith Si

pool as derived from density separation, these numbers are two orders of magnitude lower.

3.3 Si in aboveground plant biomass

Beech leaves showed the highest Si concentrations followed by bark of branch and stem wood, bud scales, and fruit capsules (Table 4). Beechnuts and woody biomass without bark contain the lowest Si concentrations. Interannual variations in Si concentrations are largest in leaves, bud scales, and fruit capsules. In 2006 lowest Si concentrations in leaves were measured (7 g kg⁻¹). In litterfall of 2007 Si concentrations nearly doubled (13.6 g kg⁻¹) which might be an effect of the length of growing period (dry summer in 2006). In terms of intra-annual variations a seasonal trend of Si concentrations can be observed: Si concentrations of leaves from early

Table 2a. Phytoliths and related Si pools.

		Depth (cm)	Bulk density (Mg m ⁻³)	Phytolith (g kg ⁻¹)	Phytolith (g m ⁻²)	Si content (g kg ⁻¹)	Phytolith Si, calculated (g kg ⁻¹)	Phytolith Si, calculated (g m ⁻²)
Litterfall (5–8/08)	leaves	–		5.1	–	4.4	2.4	–
	bud scales	–		7.0	–	3.6	3.3	–
	fruit capsules	–		1.1	–	1.1	0.5	–
	branches	–		1.0	–	1.4	0.5	–
Soil	litter layer (L)			8.7			4.1	
	AE	0–2	0.92	0.9	17		0.4	8
	Ah	2–10	0.99	1.2	92		0.5	43
	AB	10–20	1.17	0.3	32		0.1	15
	<i>sum</i>	<i>0–20</i>				<i>140</i>		

Table 2b. Morphological description and identification of phytoliths; n.a. = not assignable.

Soil Horizon	Depth (cm)	Count-% of total phytolith number (10 SEM micrographs)									
		Globular	Elongate	Short cell	Vascular	n.a.	Grasses	Beech	Mosses	Pine	n.a.
Litter layer (L)		7	25	18	1	49	7	12	4	1	75
AE	0–2	7	25	20	2	45	16	5	5	3	72
Ah	2–10	0	38	15	0	47	44	0	1	2	53
AB	10–20	0	27	8	0	64	45	0	0	1	54

Table 3. Si pools of idiosomic testate amoebae; mean values and standard deviation (in brackets), $n = 5$ field replicates.

Depth (cm)	Bulk density (Mg m ⁻³)	Living mg Si m ⁻²	Empty shells mg Si m ⁻²	Total mg Si m ⁻²
0–2.5	0.10 (0.04)	81 (110)	54 (48)	135 (158)
2.5–5	0.36 (0.11)	34 (25)	22 (11)	57 (23)
<i>sum 0–5</i>		<i>116 (106)</i>	<i>76 (43)</i>	<i>192 (148)</i>

stages of vegetation development (May–Aug) were lowest (4.4–6.8 g kg⁻¹), whereas during autumn/winter (Sep–Dec) or winter/spring (Jan–Apr) Si concentrations range from 6 to 14 g kg⁻¹ (depending on single year).

Taking into account the biomass of each plant compartment the total Si pool in aboveground biomass summarises up to 83 kg Si ha⁻¹ (Table 4). The stem bark contributes the largest fraction (50%) followed by leaves (36%), branch bark (6%), and stem wood (3%).

3.4 Internal and external Si fluxes

Si uptake by plants contributes the largest internal Si flux in the biogeosystem (35 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹, Fig. 4). The major part is transported into the leaves (30 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹) rendering autumn litter fall the most important annual flux component to the soil. Minor fluxes are related to annual litterfall of twigs, bud scales, fruits, and flowers (4 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹) or

dendromass increments (0.7 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹). Although the Si pool size of testate amoebae is very small their relevance for internal Si cycling cannot be neglected. Due to relatively short generation times of idiosome-producing amoebae, e.g., Euglyphida with 2–16 days resulting in 12–130 generations per year (Schönborn, 1975, 1982; Lousier, 1984; Aoki et al., 2007), the annual biosilicification by idiosomes are in the order of the cumulative annual Si uptake by plants: using a conservative estimate of 15 generations per year we calculated an annual biosilicification of 17 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹ (Si pool of living idiosomic taxa). The turnover rates of idiosomic Si pool must be much higher compared to phytolithic Si pool as can be deduced from (only) 47% empty tests of total idiosomic Si pool. Consequently, testate amoebae can be regarded as a temporal Si pool on a very short, monthly timescale.

The total Si input with open land precipitation is rather low (< 1 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹) which fits to the data from literature (Sommer et al., 2006; Cornelis et al., 2011b). The Si export by seepage equals 12 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹ showing average silica concentrations of approx. 6 mg Si L⁻¹ (Table 5). The high temporal variability between years (CV = 50–64%) can be related to varying seepage (Table 5), while temporal variability in silica concentrations were rather small (CV increase with depth: 4 → 11%). Mean silica concentration increases only slightly from acid soil horizons (0.2 m, 0.7 m) to the calcareous parent material in 2.5 m (4.9 → 5.7 mg Si L⁻¹,

Table 4. Pools and increments of plant biomass, Si concentrations (mass weighted mean values), Si pools in aboveground biomass, Si fluxes with increment of tree biomass; *: calculated from litter fall of 05/2006–04/2010; **: calculated from stem volume of 2010 or stem growth of 2006–2009; no. in brackets = std.dev. ($n = 4$ yr).

	Biomass pools (t DM ha ⁻¹)	Litterfall/ increment (t DM ha ⁻¹ yr ⁻¹)	Si content (mg kg ⁻¹)	Si pools (kg ha ⁻¹)	Si fluxes (kg ha ⁻¹ yr ⁻¹)
Leaves*	3.4	3.4 (0.30)	8952 (3101)	29.7	29.7 (7.5)
Bud scales*	0.5	0.5 (0.04)	2395 (431)	1.2	1.2 (0.3)
Beechnuts*	0.7	0.7 (0.80)	280 (252)	0.2	0.2 (0.3)
Fruit capsules*	1.6	1.6 (1.20)	913 (275)	1.4	1.4 (1.1)
Other*		0.1 (0.03)	10229 (2979)		0.6 (0.4)
Branches/twigs including bark*		0.4 (0.30)	1649 (183)		0.7 (0.5)
<i>Total litterfall</i>		<i>6.7</i>			<i>33.7</i>
Branch wood without bark**	24.4	0.4	17	0.4	0.01
Stem wood without bark**	196.1	3.1	17	3.4	0.05
Bark of branch wood**	2.0	0.0	2565	5.2	0.08
Bark of stem wood**	16.3	0.2	2565	41.9	0.59
<i>Dendromass increment</i>		<i>3.7</i>			<i>0.70</i>
<i>Aboveground biomass</i>	<i>245.0</i>			<i>83.4</i>	

Table 5). This increase goes along with an increase in the water-soluble Si fraction (Fig. 1).

We set the annual accumulation rate of Si in stem wood and bark (0.6 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹) as the (annual) harvest export. Although not realized yet, at the end of a rotation period stem harvest leads to a complete Si export of this compartment. By adding this Si export to seepage losses we come up with a gross Si loss of 13 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹. Taking into account the inputs by deposition our biogeosystem reveals a net loss of 12 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹.

4 Discussion

The low atmospheric Si input is in accordance with reported values from other forested biogeosystems (< 2 kg ha⁻¹ yr⁻¹, Sommer et al., 2006; Cornelis et al., 2011b). Throughfall and stemflow can also be neglected in terms of Si fluxes. The small annual increase in Si stored in the vegetation (biomass increment = 0.7 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹) is lower compared to reported data (European beech = 3.5 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹, Cornelis et al., 2010a) which might be explained by the lower forest growth of our mature beech stand (120 yr). The Si uptake by beech (35 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹) and return flux by litterfall (34 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹) lies in the range of other European beech stands in temperate climates (19–47 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹: Pavlov, 1972; Bartoli and Souchier, 1978; Ellenberg et al., 1986; Cornelis et al., 2010a). We calculated an averaged passive Si-uptake of 17 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹ as the product of vertically distributed mean Si concentrations and modeled transpiration flux (239 mm yr⁻¹). When compared to the measured

Table 5. Water fluxes, Si concentrations, and Si fluxes in water (m = measurements, s = simulation); all fluxes are expressed as mean annual values for a four year period (5/2007–4/2011), number in brackets = std.dev ($n = 4$ yr).

	Water flux (L m ⁻² yr ⁻¹)	Si concentr. (mg L ⁻¹)	Si flux (kg ha ⁻¹ yr ⁻¹)
Precipitation (m)	689 (195)	0.1 (0.03)	0.6 (0.2)
Leaching from canopy (m)			0.3 (0.1)
Canopy evaporation (s)	168 (28)		
Transpiration (s)	239 (24)		
Evapotranspiration (s)	476 (62)		
Throughfall (m)	491 (189)	0.1 (0.04)	0.8 (0.3)
Stemflow (m)	32 (13)	0.3 (0.03)	0.1 (0.0)
Stand precipitation (m)	523 (203)		0.9 (0.3)
Drainage from 20 cm (s)	316 (152)	4.9 (0.20)	15.4 (7.6)
Drainage from 70 cm (s)	262 (139)	5.3 (0.30)	13.9 (8.0)
Drainage from 250 cm (s)	214 (133)	5.7 (0.60)	12.3 (7.9)

Si-uptake of 34 kg Si ha⁻¹ yr⁻¹ an active uptake of 50 % of total uptake can be inferred.

Generally, the magnitude of Si uptake at Beerenbusch surprises, when considering the very low content of weatherable minerals in the rooting zone (soils, sediments). In principal three processes might cause the silica concentrations observed: (i) quartz dissolution, (ii) weathering of silicates, and (iii) dissolution of the biogenic Si pool (non-steady state).

4.1 Quartz dissolution and silicate weathering

Quartz has a water solubility of 1–7 mg L⁻¹ (36–250 μmol L⁻¹) depending on particle size and temperature (Iler, 1979; Bartoli and Wilding, 1980; Dove, 1995). The

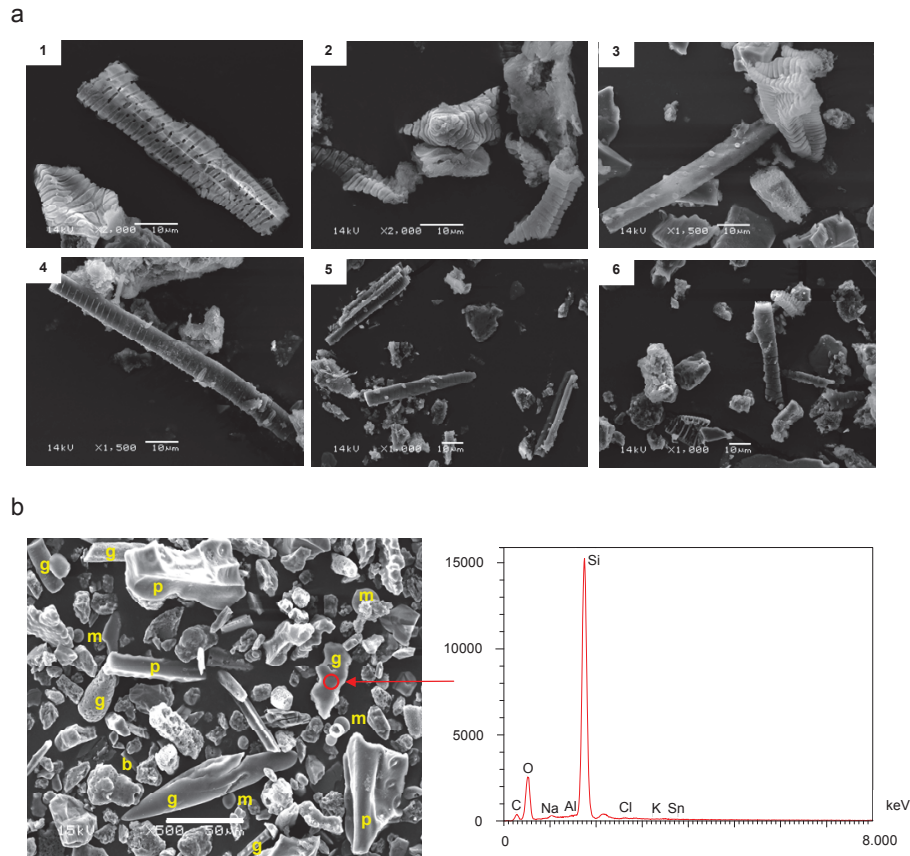


Fig. 2. (a) SEM micrographs of opal phytoliths in *Fagus sylvatica* litterfall (1, 2, 3 leaves, 4, 5 bud scales, 6 fruit capsules), scale bars at all micrographs = 10 μm; (b) SEM micrographs of opal phytoliths in AE horizon, 0–2 cm, scale bar = 50 μm (b = beech, p = pine, g = grass, m = moss); (c) element distribution of a grass opal phytolith (SEM-EDX).

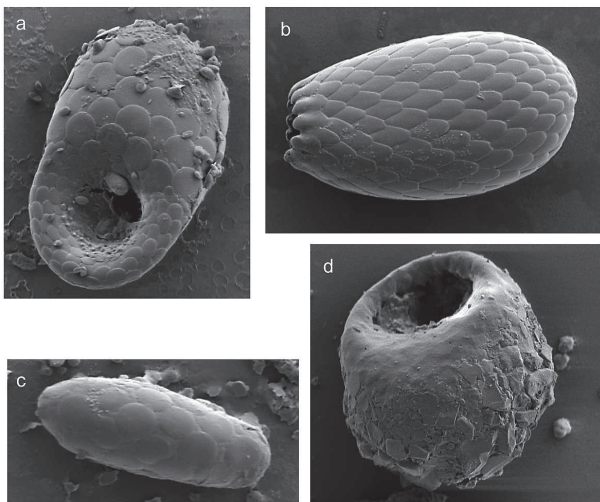


Fig. 3. SEM micrographs of dominant testate amoebae; idiosomic taxa: (a) *Trinema complanatum* (length = 46 μm), (b) *Euglypha rotunda* (length = 49 μm), (c) *Trinema lineare* (length = 23 μm); xenosomic taxa: (d) *Centropyxis sphagnicola* (length = 65 μm).

lower value is more realistic for soils. This is supported by soil water data from quartz-rich, non-redoximorphic soils developed on quartzitic or granitic lithologies in the Black Forest (Podzols, Cambisols) showing silica concentrations always $< 2.5 \text{ mg L}^{-1}$ (Sommer et al., 2006). Studies from tropical soils with absolute quartz dominance also confirm low silica concentrations in soil waters ($< 1.2 \text{ mg Si L}^{-1}$; Cornu et al., 1998; Lucas, 2001; Patel-Sorrentino et al., 2007; do Nascimento et al., 2008).

There are two reasons for observed lower in situ silica concentrations compared to lab experiments on pure phases: (i) lab studies on quartz dissolution kinetics mostly use samples ground to silt size which leads to fresh mineral surfaces and high surface : volume ratios compared to our site showing sand as the dominating particle size class. (ii) Surface coatings (Fe oxides, organic matter) protect quartz grains from intense dissolution, because of the reduced access of soil solution to quartz surfaces. Chemical interactions between soil solution and solid phase mainly take place at the surface of coatings. The latter occur at all soil depths as depicted from thin sections (Fig. 5, upper). Coatings show dark to light brown colors and an average thickness

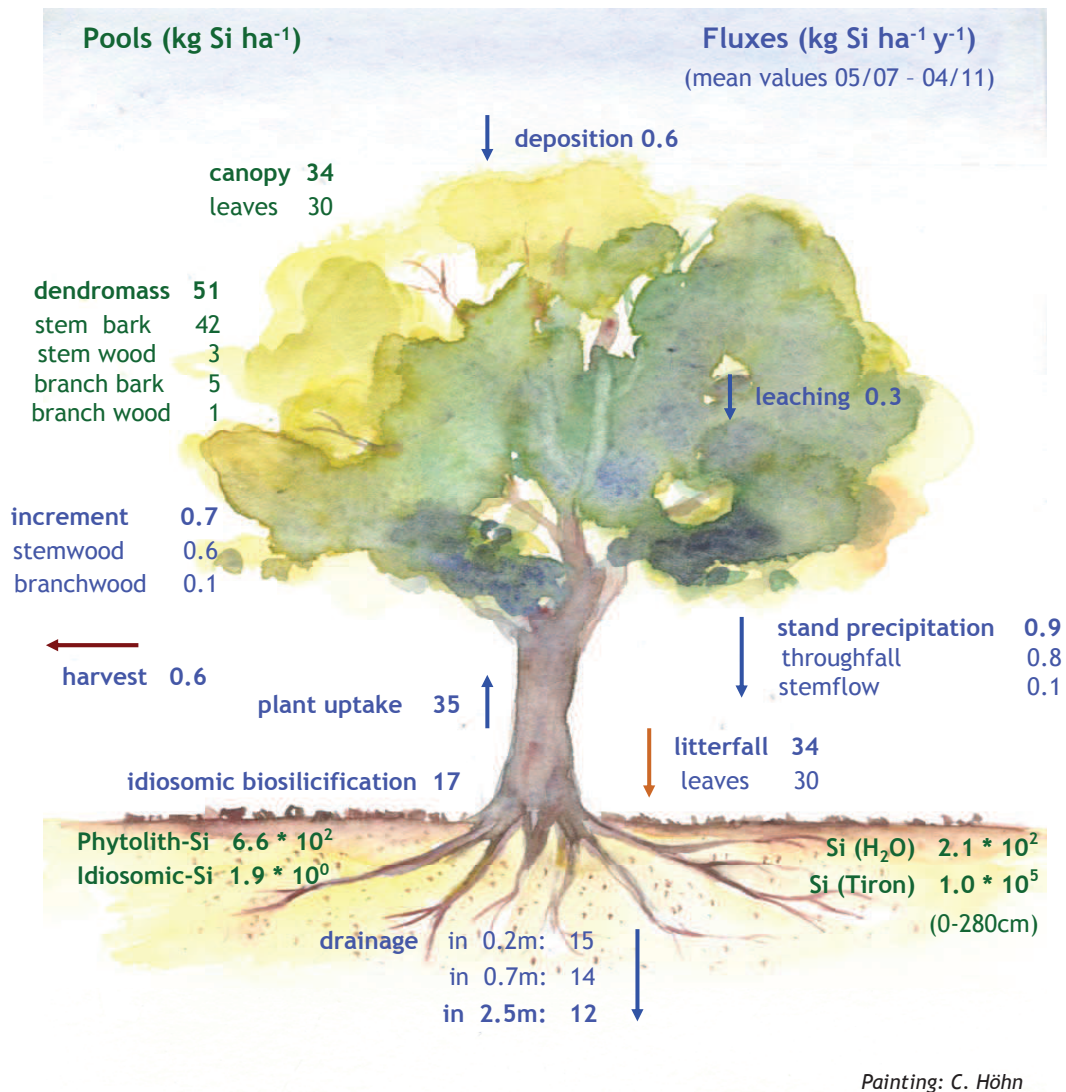


Fig. 4. Si pools and fluxes at Beerenbusch (mean values 05/2007–04/2011) (painting: Cornelia Höhn, Müncheberg).

of 10–20 μm. From element distribution (EDX analysis on several coatings, Fig. 5 lower) two different mineral phases can be inferred – an iron bearing oxyhydroxide, most probably goethite, and kaolinite. Subsoil horizons show a higher percentage of Fe in the coatings (“ferri-argillans”, compare Chartres, 1987; Stoops, 2003; Li et al., 2008). Because feldspar and quartz coatings showed a similar chemical composition they cannot be interpreted as weathering rinds. Instead, a vertical redistribution of fine material by clay translocation (see macroscopic lamellae in 2 Cwt) and podzolization (precipitation of organic Fe-Al-complexes), combined with a μm-scale horizontal redistribution of fines during desiccation (water films around grains) are the most probable explanations. From these findings we conclude that quartz dissolution will contribute only a minor fraction to the silica concentrations observed.

Weatherable silicates (mainly K-feldspars, few plagioclase) contribute 3% (average) to the mineral assemblage of our soil and sediments. Due to the low content and a higher stability of orthoclase, we expected a comparative low contribution of feldspar weathering to DSi. Nevertheless, we checked feldspar weathering intensity by thin sections and SEM. In thin sections some feldspars have been found as part of compact multiminerals sand grains (Fig. S2 in Supplement), probably derived from glacier grinding of granites and subsequent glaciofluvial sorting processes. Here the accessible surface area for chemical weathering is very limited. Further, single feldspar grains appear only slightly weathered in SEM micrographs compared, e.g., to feldspars in White et al. (2008). Furthermore there is no trend with depth (Fig. 6). These findings are surprising, because the high input of organic acids by podzolization should enhance acid hydrolysis.

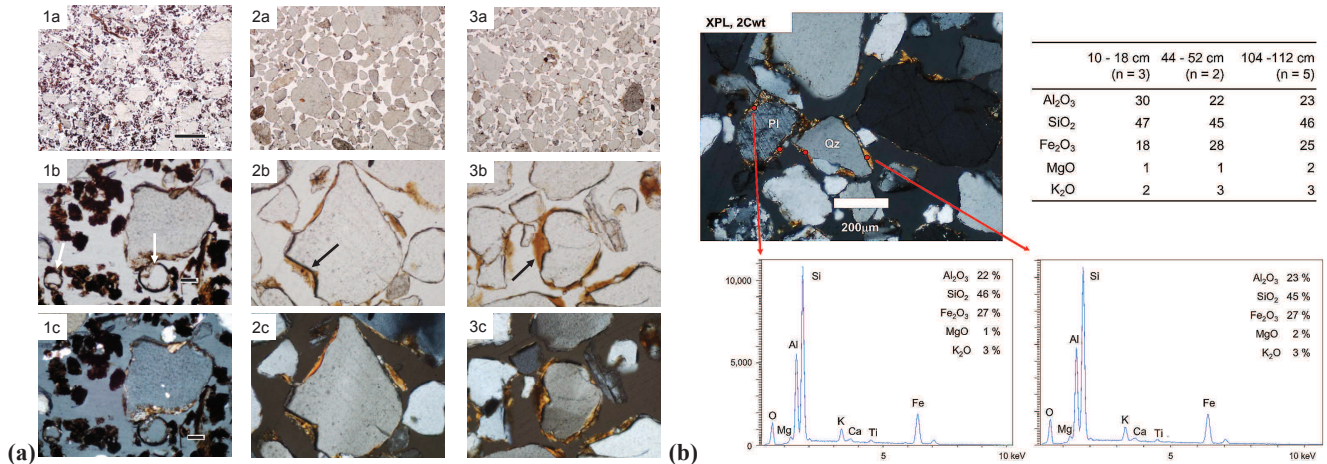


Fig. 5. (a) Micromorphological properties of soil horizons; microstructure (a, b = PPL, c = XPL) of selected soil horizons: (1) AE (0–2 cm), arrows point to testate amoebae; (2) Bw₁ (44–51 cm), arrow points to Fe-oxides/clay coating; (3) 2Cwt (104–112 cm), arrow points to Fe-oxides/clay coating; widths of photo: 1a, 2a, 3a = 6 mm; other = 0.6 mm. (b) SEM-EDX micrographs of cutans in 2Cwt (104–112 cm); average chemical composition (wt.-%) of coatings of different depths analysed by electron microprobe; number in brackets = no. of cutans analysed by EDX in each thin section.

Coatings on feldspar grains (Fig. 5) most probably explain this apparent contradiction as coatings reduce accessibility of soil water to feldspar surfaces, hence chemical reactions. Soil solution chemistry measured from 2001 to 2012 supports our SEM findings (mean concentrations at 20, 70, 250 cm in mg L⁻¹): Neither Na (5.8, 5.5, 5.9) nor Cl (7.9, 7.4, 8.7) give evidence for a silicate weathering front. Instead, the depth trends of DOC (23.6, 15.1, 6.7 mg L⁻¹), Al (1.5, 0.5, 0.03 mg L⁻¹), and Fe (41, 12, 5 µg L⁻¹) confirms podzolization to be the main pedogenic process. In summary, we conclude feldspar weathering to be of very low influence on DSi concentrations.

4.2 Dissolution of biogenic Si pool

The biogenic Si pool contains the phytogenic and the zoogenic Si pool, both of which differ remarkably in dynamics and turnover rates. The annual biosilicification of idiosomic amoebae by binary fission adds up to 17 kg Si ha⁻¹ which is in the order of magnitude of the Si flux by litterfall, hence phytogenic silicification. On the other hand, the idiosomic Si pool of 2 kg Si ha⁻¹ is comparatively small. Empty tests comprise only 40 % (0.8 kg Si ha⁻¹) of total idiosomic Si pool, while living amoebae make up 60 % (1.2 kg Si ha⁻¹). This leads to our conclusion of a very high solubility of the idiosomic Si pool. Consequently, turnover rates are too high for interannual pool changes to become relevant for DSi exports.

Annual biosilicification by plants sums up to 35 kg Si ha⁻¹, most of which is returned to the soil by litterfall. Compared to the phytolith Si pool of 660 kg Si ha⁻¹ this flux is relatively large, hence residence time is rather short (pool/flux = 19 yr). Therefore decadal changes of phytogenic

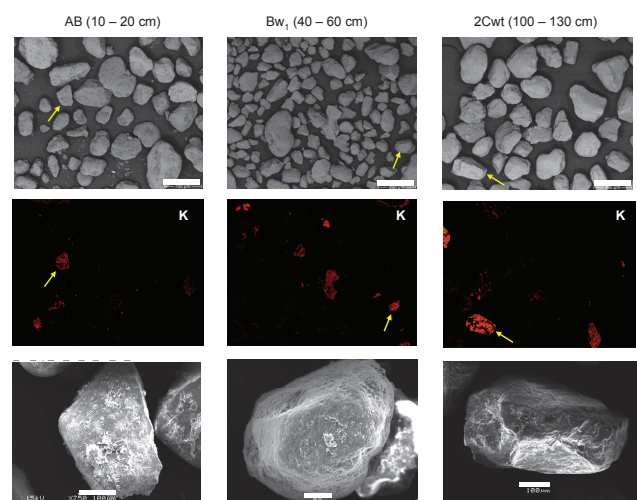


Fig. 6. SEM-micrographs and EDX element mapping (K) of soil material (< 2 mm) from three different depths; scale bars: upper row = 700 µm; lower row, left and right = 100 µm, middle = 50 µm; yellow arrows point to orthoclase mineral grains shown in lower row.

Si pools are relevant for DSi exports in principal. Early experiments on phytolith dissolution in distilled water showed silicic acid equilibrium concentrations of 2–10 mg Si L⁻¹ (Bartoli and Wilding, 1980) depending on plant species as well as surface area. These concentrations were higher than those determined for quartz (1 mg Si L⁻¹), but lower than synthesised pure silica gels (56 mg Si L⁻¹). The latter might be closer to solubilities of nm-sized phytogenic Si. Recent experiments on the reactivity of plant phytoliths in soil solutions have shown the solubility product to be close

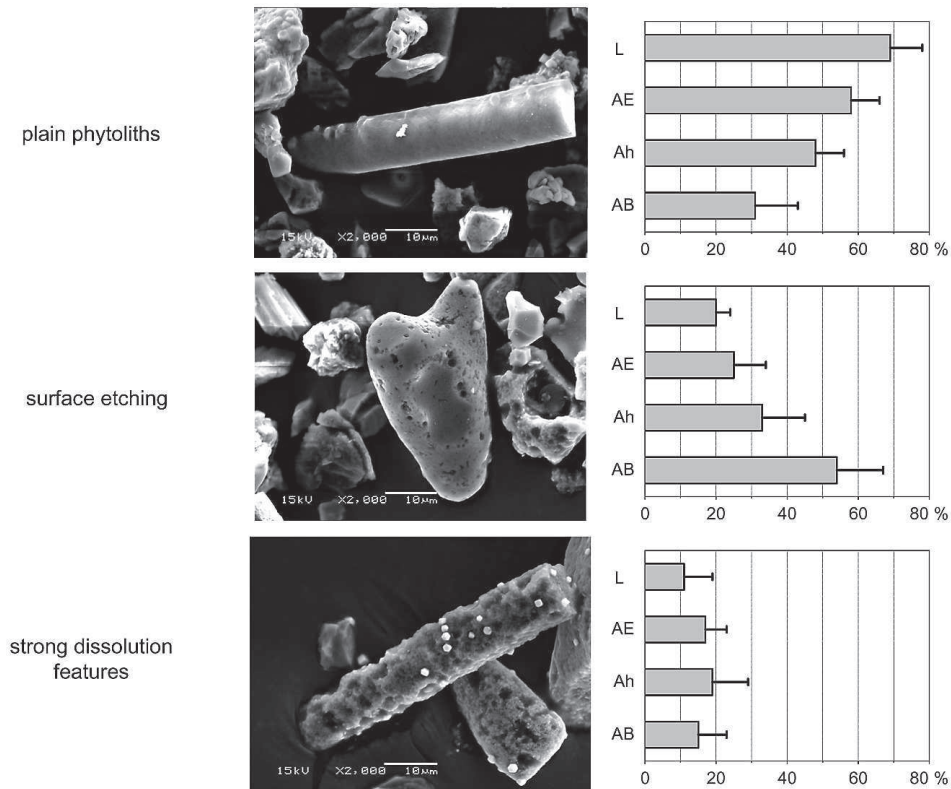


Fig. 7. Categories and depth functions of phytolith dissolution (based on counting in SEM micrographs): fresh, plain phytoliths (upper), phytoliths showing clear signs of surface etching (middle), and phytoliths showing strong dissolution features (lower); horizontal bars = mean \pm SD ($n = 10$ micrographs), total number of phytoliths counted: L = 462, AE = 459, Ah = 422, AB = 238.

to that of amorphous silica and up to one order of magnitude higher than those of clay minerals (Frayse et al., 2009, 2010). Half-life times of the studied phytoliths range from 10–12 yr ($\text{pH} < 3$) to < 1 yr ($\text{pH} > 6$). From these studies it is concluded that phytoliths represent a very reactive Si pool in soil solutions which contributes substantially to DSi.

To check the status of phytolith dissolution in our soil we defined three classes of increasing dissolution and counted assigned phytoliths in SEM micrographs (Fig. 7). The percentage of plain phytoliths showing no signs of dissolution or surface etching significantly decreased from 69 % at the soil surface to 31 % in the AB horizon (10–20 cm). Simultaneously phytoliths showing slight surface etching increased to 54 %. Strongly dissolved phytoliths revealed a maximum of 19 % in Ah (2–10 cm), but no clear trend with depth. Combining these findings with (i) the observation of missing fresh beech phytoliths in soil horizons (see Sect. 3.2), and (ii) the parallel increase of water-soluble Si with phytolith Si pool (upper 25 cm), we regard dissolution of phytogenic Si as the most important driver of DSi concentrations, hence DSi exports.

The influence of phytogenic Si on DSi must be regarded even stronger as the total phytogenic Si pool in soils is definitely higher than the phytolith Si pool. Only the $> 5 \mu\text{m}$ frac-

tions of soil horizons are quantified by phytolith separation procedure (see Sect. 2.3). Comparing the Si content of leaves calculated on basis of the phytolith content with measured Si content supports this consideration: the calculated Si content of 2.4 g kg^{-1} (Table 2a) only comprises 55 % of the measured Si content of 4.4 g kg^{-1} (Table 2a). BSi in the $< 2 \mu\text{m}$ fraction probably explains this difference, because this fraction is lost during phytolith extraction procedure. In their early work Wilding and Drees (1971) quantified 50 % of total leaf opal (*Fagus grandifolia*) in the $< 2 \mu\text{m}$ fraction, another 22 % in the 2–5 μm fraction. Watteau and Villemin (2001) provided evidence for nm-size phytogenic Si granules in leaves and soils. This fraction has a higher reactivity in soil solutions compared to phytoliths due to its higher surface : volume ratio.

Our conclusion about BSi as the main driver for the DSi observed is indirectly supported by process-based modeling of the Si cycle in a forest biogeosystem (Gerard et al., 2008). In a Cambisol from volcanic tuff – containing less quartz (30 %) and higher percentages of clays and weatherable minerals (K-feldspars) compared to our site – the BSi still account for 60 % of DSi after all. Finally, as grasses – which are now absent at the beech stand – contribute a major part to recent phytolith pool, we concluded the phytogenic Si pool

not to be at steady state, but transient state: the continuous decomposition of the relictic phytogenic Si pool is actually not compensated by an equivalent upbuilding.

5 Conclusions

Our studied forest biogeosystem exhibits surprisingly high DSi concentrations and exports compared to the very low content of weatherable minerals in soil and sediments. From our findings we excluded geochemical weathering processes as a major control on DSi, but concluded a strong biogenic footprint on DSi. The disappearance of Si-rich grasses during canopy closure as well as pine logging 30 yr ago seems to be the ultimate reason for the phenomena observed. The related phytogenic Si pool is in disequilibrium with recent vegetation and is dissolving successively. This has to be confirmed by Si isotope analysis of the different phases like it has been done in Cornelis et al. (2010b), Engström et al., (2010), Opfergelt et al. (2010), or Steinhöfel et al. (2011). Furthermore, phytolith dissolution experiments on grasses are needed in future research to understand the dissolution kinetics of Si-rich species, like *Calamagrostis epigejos*.

We regard our study as another example highlighting the importance of disturbances and perturbations in Si cycling (Ittekkot et al., 2006; Laruelle et al., 2009; Struyf et al., 2010; Clymans et al., 2011; Struyf and Conley, 2012). Our study complements the conceptual model of Struyf et al. (2010). It adds vegetation changes by forest management, i.e., without dramatic LUC, as another driver for transient state Si cycling. Future research on Si cycling should explicitly consider decadal transient states and their main drivers.

Supplementary material related to this article is available online at: <http://www.biogeosciences.net/10/4991/2013/bg-10-4991-2013-supplement.pdf>.

Acknowledgements. First of all the authors would like to thank three anonymous reviewers for very helpful comments as well as Jürgen Kesselmeier for editing. Further we would like to thank Angela Müsebeck, Matthias Lemme, Regina Richter, Jürgen Beutler, and Michael Bähr for technical assistance and collecting samples at Beerenbusch, Dagmar Schulz for chemical analysis of samples, Dietmar Lüttschwager for providing data on sap flow analyses. Martin Kaupenjohann (TU Berlin), Francois Galbert and Jörg Nissen supported and performed EDX analysis at ZELMI (TU Berlin). Alexander Konopatzky (LFE Brandenburg, Eberswalde) provided historical data of soil and vegetation surveys. We are deeply grateful about his support. Alexandra Golyeva and Chad Yost from the *Phy-Talk* forum provided help in identifying vegetation from phytoliths. This study was funded by the German Research Foundation (DFG) – PAK 179 “Multiscale analysis of Si cycling in terrestrial biogeosystems”.

Edited by: J. Kesselmeier

References

- Alexandre, A., Meunier, J. D., Colin, F., and Koud, J. M.: Plant impact on the biogeochemical cycle of silicon and related weathering processes, *Geochim. Cosmochim. Ac.*, 61, 677–682, 1997.
- Alexandre, A., Bouvet, M., and Abbadie, L.: The role of savannas in the terrestrial Si cycle: A case study from Lamto, Ivory Coast, *Global Planet. Change*, 78, 162–169, 2011.
- Altherr, E., Unfried, P., Hradetzky, J., and Hradetzky, V.: Statistische Rindenbeziehungen als Hilfsmittel zur Ausformung und Aufmessung unentrindeten Stammholzes, *Mitteilungen der Forstlichen Versuch- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg*, 61, 1–137, 1974.
- Anderson, O. A.: Cytoplasmic origin and surface deposition of siliceous structures in *Sarcodina*, *Protoplasma*, 181, 61–77, 1994.
- Aoki, Y., Hoshino, M., and Matsubara, T.: Silica and testate amoebae in a soil under pine-oak forest, *Geoderma*, 141, 29–35, 2007.
- Bartoli, F. and Souchier, B.: Cycle et rôle du silicium d'origine végétale dans les écosystèmes forestiers tempérés, *Ann. Sci. For.*, 35, 187–202, 1978.
- Bartoli, F. and Wilding, L. P.: Dissolution of biogenic opal as a function of its physical and chemical properties, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 44, 873–878, 1980.
- Biermans, V. and Baert, L.: Selective extraction of the amorphous Al, Fe and Si oxides using an alkaline Tiron solution, *Clay Miner.*, 12, 127–135, 1977.
- Blecker, S. W., McCulley, R. L., Chadwick, O. A., and Kelly, E. F.: Biologic cycling of silica across a grassland bioclimate sequence, *Global Biogeochem. Cy.*, 20, GB3023, doi:10.1029/2006GB002690, 2006.
- Borrelli, N., Alvarez, M. F., Osterrieth, M. L., and Marcovecchio, J. E.: Silica content in soil solution and its relation with phytolith weathering and silica biogeochemical cycle in Typical Argiudolls of the Pampean Plain, Argentina – a preliminary study, *J. Soils Sediments*, 10, 983–994, 2010.
- Carey, J. C. and Fulweiler, R. W.: Human activities directly alter watershed dissolved silica fluxes, *Biogeochemistry*, 111, 125–138, 2012.
- Chartres, C. J.: The composition and formation of grainy void cutans in some soils with textural contrast in Southeastern Australia, *Geoderma*, 39, 209–233, 1987.
- Clymans, W., Struyf, E., Govers, G., Vandevenne, F., and Conley, D. J.: Anthropogenic impact on amorphous silica pools in temperate soils, *Biogeosciences*, 8, 2281–2293, doi:10.5194/bg-8-2281-2011, 2011.
- Conley, D. J., Likens, G. E., Buso, D. C., Saccone, L., Bailey, S. W., and Johnson, C. E.: Deforestation causes increased dissolved silicate losses in the Hubbard Brook Experimental Forest, *Glob. Change Biol.*, 14, 2548–2554, 2008.
- Cornelis, J. T., Ranger, J., Iserentant, A., and Delvaux, B.: Tree species impact the terrestrial cycle of silicon through various uptakes, *Biogeochem.*, 97, 231–245, 2010a.
- Cornelis, J. T., Delvaux, B., Cardinal, D., Andre, L., Ranger, J., and Opfergelt, S.: Tracing mechanisms controlling the release of dissolved silicon in forest soil solutions using Si isotopes and Ge/Si ratios, *Geochim. Cosmochim. Ac.*, 74, 3913–3924, 2010b.
- Cornelis, J. T., Titeux, H., Ranger, J., and Delvaux, B.: Identification and distribution of the readily soluble silicon pool in a temperate forest below three distinct tree species, *Plant Soil*, 342, 369–378, 2011a.

- Cornelis, J.-T., Delvaux, B., Georg, R. B., Lucas, Y., Ranger, J., and Opfergelt, S.: Tracing the origin of dissolved silicon transferred from various soil-plant systems towards rivers: a review, *Biogeosciences*, 8, 89–112, doi:10.5194/bg-8-89-2011, 2011b.
- Cornu, S., Lucas, Y., Ambrosi, J. P., and Desjardins, T.: Transfer of dissolved Al, Fe and Si in two Amazonian forest environments in Brazil, *Eur. J. Soil Sci.*, 49, 377–384, 1998.
- Dietz, P.: Dichte und Rindengehalt von Industrieholz, *Holz Roh. Werkst.*, 33, 135–141, 1975.
- DIN ISO 1039.: Bodenbeschaffenheit: Bestimmung des pH-Wertes, Deutsches Institut für Normung, Beuth, Berlin, 1997.
- DIN ISO 11277: Bodenbeschaffenheit: Bestimmung der Partikelgrößenverteilung in Mineralböden – Verfahren mittels Siebung und Sedimentation, Deutsches Institut für Normung, Beuth, Berlin, 1998.
- Dittmar, O., Knapp, E., and Lembcke, G.: DDR-Buchenertragstafel 1983, Institut für Forstwissenschaften Eberswalde, Eberswalde, 1986.
- do Nascimento, N. R., Fritsch, E., Bueno, G. T., Bardy, M., Grimaldi, C., and Melfi, A. J.: Podzolization as a deferralitization process: dynamics and chemistry of ground and surface waters in an Acrisol – Podzol sequence of the upper Amazon Basin, *Eur. J. Soil Sci.*, 59, 911–924, 2008.
- Dove, P. M.: Kinetic and thermodynamic controls on silica reactivity in weathering environments, in: Chemical weathering rates of silicate minerals, Mineralogical Society of America and the Geochemical Society, *Rev. Mineral. Geochem.*, 31, 235–290, 1995.
- Ehrmann, O., Puppe, D., Wanner, M., Kaczorek, D., and Sommer, M.: Testate amoebae in 31 mature forest ecosystems – densities and micro-distribution in soils, *Eur. J. Protistol.*, 48, 161–168, doi:10.1016/j.ejop.2012.01.003, 2012.
- Ellenberg, H., Mayer, R., and Schauerer, J.: Ökosystemforschung – Ergebnisse des Sollingprojekts 1966–1986, Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 1986.
- Engle, D. L., Sickman, J. O., Moore, C. M., Esperanza, A. M., Melack, J. M., and Keeley, J. E.: Biogeochemical legacy of prescribed fire in a giant sequoia-mixed conifer forest: A 16-year record of watershed balances, *J. Geophys. Res.*, 113, G01014, doi:10.1029/2006JG000391, 2008.
- Engström, E., Rodushkin, I., Ingri, J., Baxter, D. C., Ecke, F., Österlund, H., and Öhlander, B.: Temporal isotopic variations of dissolved silicon in a pristine boreal river, *Chem. Geol.*, 271, 142–152, 2010.
- Frayse, F., Pokrovsky, O. S., Schott, J., and Meunier, J.-D.: Surface chemistry and reactivity of plant phytoliths in aqueous solutions, *Chem. Geol.*, 258, 197–206, 2009.
- Frayse, F., Pokrovsky, O. S., and Meunier, J.-D.: Experimental study of terrestrial plant litter interaction with aqueous solutions, *Geochim. Cosmochim. Ac.*, 74, 70–84, 2010.
- Gerard, F., Francois, M., and Ranger, J.: Processes controlling silica concentration in leaching and capillary soil solutions of an acidic brown forest soil (Rhône, France), *Geoderma*, 107, 197–226, 2002.
- Gerard, F., Mayer, K. U., Hodson, M. J., and Ranger, J.: Modelling the biogeochemical cycle of silicon in soils: Application to a temperate forest ecosystem, *Geochim. Cosmochim. Ac.*, 72, 741–758, 2008.
- Ginzel, G., and Ertl, C.: Geologie, Hydrologie und Klima, in: Das Naturschutzgebiet Stechlin, edited by: Lütkepohl, M. and Flade, M., *Natur & Text in Brandenburg, Rangsdorf*, 15–23, 2004.
- Golyeva, A.: Phytoliths and their information role in natural and archaeological objects, Moscow, Syktyvkar Elista, 2001.
- Grady, A. E., Scanlon, T. M., and Galloway, J. N.: Declines in dissolved silica concentrations in western Virginia streams (1988–2003): Gypsy moth defoliation stimulates diatoms?, *J. Geophys. Res.*, 112, G01009, doi:10.1029/2006JG000251, 2007.
- Granier, A.: Une nouvelle methode pour la mesure du flux de serve brute dans le tronc des arbres, *Ann. Sci. Forest.*, 42, 193–200, 1985.
- Guntzer, F., Keller, C., and Meunier, J.-D.: Determination of the silicon concentration in plant material using Tiron extraction, *New Phytol.*, 188, 902–906, 2010.
- Hodson, M. J., White, P. J., Mead, A., and Broadley, M. R.: Phylogenetic variation in the silicon composition of plants, *Ann. Bot.*, 96, 1027–1046, 2005.
- Iler, R. K.: The chemistry of silica, Wiley-Interscience, New York, 1979.
- Ittekkot, V., Unger, D., Humborg, C., and Tac An, N. (Eds.): The silicon cycle – Human perturbations and impacts on aquatic systems, *SCOPE 66*, Island Press, Washington, 2006.
- Jochheim, H., Einert, P., Ende, H.-P., Kallweit, R., Lüttschwager, D., and Schindler, U.: Wasser- und Stoffhaushalt eines Buchen-Altbestandes im Nordostdeutschen Tiefland – Ergebnisse einer 4jährigen Messperiode, *Archiv für Forstwesen und Landschaftsökologie*, 41, 1–14, 2007a.
- Jochheim, H., Puhlmann, M., and Pohle, D.: Implementation of a forest management module into BIOME-BGC and its application, *EOS Transactions Supplement*, 88, B24A-04, 2007b.
- Jochheim, H., Puhlmann, M., Beese, F., Berthold, D., Einert, P., Kallweit, R., Konopatzky, A., Meesenburg, H., Meiwes, K. J., Raspe, S., Schulte-Bisping, H., and Schulz, C.: Modelling the carbon budget of intensive forest monitoring sites in Germany using the simulation model BIOME-BGC, *iForest*, 2, 7–10, 2009.
- Kendrick, K. J. and Graham, R. C.: Pedogenic silica accumulation in chronosequence soils, Southern California, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 68, 1295–1303, 2004.
- Kodama, H. and Ross, G. J.: Tiron dissolution method used to remove and characterize inorganic components in soils, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 55, 1180–1187, 1991.
- Lachmann, M.: Intensität und räumliche Verteilung der Durchwurzelung im Buchenbestand in Abhängigkeit von den Bodenbedingungen auf einer Dauerbeobachtungsfläche, *BSc. Thesis, International Forest Ecosystem Management, FH Eberswalde*, 2002.
- Laruelle, G. G., Roubeix, V., Sferratore, A., Brodherr, B., Ciuffa, D., Conley, D. J., Dürr, H. H., Garnier, J., Lancelot, C., Le Thi Phuong, Q., Meunier, J.-D., Meybeck, M., Michalopoulos, P., Moriceau, B., Ni Longphui, S., Loucaides, S., Papush, L., Presti, M., Ragueneau, O., Regnier, P., Saccone, L., Slomp, C. P., Spiteri, C., and Van Cappellen, P.: Anthropogenic perturbations of the silicon cycle at the global scale: Key role of the land-ocean transition, *Global Biogeochem. Cy.*, 23, GB4031, doi:10.1029/2008GB003267, 2009.
- Li, H., Jun, H., Wenfeng, T., Hongqing, H., Fan, L., and Mingkuang, W.: Characteristics of micromorphology and element distribution of iron-manganese cutans in typical soils of subtropical China, *Geoderma*, 146, 40–47, 2008.

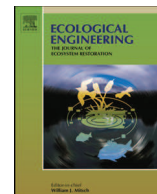
- Lucas, Y.: The role of plants in controlling rates and products of weathering: Importance of biological pumping, *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 29, 135–163, 2001.
- Lüttschwager, D. and Remus, R.: Radial distribution of sap flux density in trunks of a mature beech stand, *Ann. Sci. Forest.*, 64, 431–438, 2007.
- Madella, M., Alexandre, A., and Ball, T.: International code for phytolith nomenclature 1.0, *Ann. Bot.*, 96, 253–260, 2005.
- McKeague, J. A. and Cline, M. G.: Silica in soil solutions I. The form and concentration of dissolved silica in aqueous extracts of some soils, *Can. J. Soil Sci.*, 43, 70–82, 1963.
- Mehra, O. P. and Jackson, M. L.: Iron oxide removal from soils and clays by a dithionite-citrate system buffered with sodium bicarbonate, in: *Clays and Clay Minerals*, edited by: Swineford, A., Proc. 7th Natl. Conf., Washington DC, 1958, Pergamon Press, New York, 317–327, 1960.
- Meisterfeld, R.: Order Arcellinida Kent, 1880, in: *An Illustrated Guide to the Protozoa*, 2nd Edition, edited by: Lee J. J., Leedale, G. F., and Bradbury, P., Society of Protozoologists, Lawrence, 827–860, 2002a.
- Meisterfeld, R.: Testate amoebae with filopodia, in: *An Illustrated Guide to the Protozoa*, 2nd Edition, edited by: Lee J. J., Leedale, G. F., and Bradbury, P., Society of Protozoologists, Lawrence, 1054–1084, 2002b.
- Melzer, S. E., Knapp, A. K., Kirkman, K. P., Smith, M. D., Blair, J. M., and Kelly, E. F.: Fire and grazing impacts on silica production and storage in grass dominated ecosystems, *Biogeochem.*, 97, 263–278, 2010.
- Melzer, S. E., Chadwick, O. A., Hartshorn, A. S., Khomo, L. M., Knapp, A. K., and Kelly, E. F.: Lithological controls on biogenic silica cycling in South African savanna ecosystems, *Biogeochem.*, 108, 317–334, doi:10.1007/s10533-011-9602-2, 2012.
- Opfergelt, S., Cardinal, D., Andre, L., Delvigne, C., Bremond, L., and Delvaux, B.: Variations of $\delta^{30}\text{Si}$ and Ge/Si with weathering and biogenic input in tropical basalt ash soils under monoculture, *Geochim. Cosmochim. Ac.*, 74, 225–240, 2010.
- Patel-Sorrentino, N., Lucas, Y., Eyrolle, F., and Melfi, A. J.: Fe, Al and Si species and organic matter leached off a ferrallitic and podzolic soil system from Central Amazonia, *Geoderma*, 137, 444–454, 2007.
- Pavlov, M. B.: Bioelement-Inventur von Buchen- und Fichtenbeständen im Solling, *Göttinger Bodenkundliche Berichte*, 25, 1–174, 1972.
- Puhlmann, M. and Jochheim, H.: Implementation of a multi-layer soil model into Biome-BGC- calibration and application, *EOS Transactions Supplement*, 88, B24A-05, 2007.
- Saccone, L., Conley, D. J., Koning, E., Sauer, D., Sommer, M., Kaczorek, D., Blecker, S. W., and Kelly, E. F.: Assessing the extraction and quantification of amorphous silica in soils of forest and grassland ecosystems, *Eur. J. Soil Sci.*, 58, 1446–1459, 2007.
- Sauer, D., Saccone, L., Conley, D. J., Herrmann, L., and Sommer, M.: Review of methodologies for extracting plant-available and amorphous Si from soils and aquatic sediments, *Biogeochem.*, 80, 89–108, 2006.
- Schachtschabel, P. and Heinemann, C. G.: Wasserlösliche Kieselsäure in Lössböden, *Z. Pflanzenern. Bodenk.*, 118, 22–35, 1967.
- Schlichting, E., Blume, H. P., and Stahr, K.: *Soils Practical* (in German), Blackwell, Berlin, Wien, Germany, Austria, 1995.
- Schönborn, W.: Ermittlung der Jahresproduktion von Boden-Protozoen. I. Euglyphidae (Rhizopoda, Testacea), *Pedobiologia*, 15, 415–424, 1975.
- Schönborn, W.: Estimation of annual production of Testacea (Protozoa) in mull and moder (II), *Pedobiologia*, 23, 383–393, 1982.
- Schwertmann, U.: Differenzierung der Eisenoxide des Bodens durch Extraktion mit Ammoniumoxalat Lösung, *Z. Pflanzenern. Bodenk.*, 105, 194–202, 1964.
- Soil Survey Staff: *Soil Taxonomy – A basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys*, USDA-NRCS, Agriculture Handbook 436, <http://soils.usda.gov/technical/classification/taxonomy>, 1999.
- Sommer, M., Kaczorek, D., Kuzyakov, Y., and Breuer, J.: Silicon pools and fluxes in soils and landscapes – a review, *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 169, 310–329, 2006.
- Steinboefel, G., Breuer, J., Blanckenburg, F., Horn, I., Kaczorek, D., and Sommer, M.: Micrometer silicon isotope diagnostics of soils by UV femtosecond laser ablation, *Chem. Geol.*, 286, 280–289, 2011.
- Stoops, G.: Guidelines for analysis and description of soil and regolith thin sections, *Soil Sci. Soc. Am.*, Madison, WI, 2003.
- Struyf, E. and Conley, D. J.: Silica: an essential nutrient in wetland biogeochemistry, *Front. Ecol. Environ.*, 7, 88–94, doi:10.1890/070126, 2009.
- Struyf, E. and Conley, D. J.: Emerging understanding of the ecosystem silica filter, *Biogeochem.*, 107, 9–18, 2012.
- Struyf, E., Opdekamp, W., Backx, H., Jacobs, S., Conley, D. J., and Meire, P.: Vegetation and proximity to the river control amorphous silica storage in a riparian wetland (Biebrza National Park, Poland), *Biogeosciences*, 6, 623–631, doi:10.5194/bg-6-623-2009, 2009.
- Struyf, E., Smis, A., Van Damme, S., Garnier, J., Govers, G., Van Wesemael, B., Conley, D. J., Batelaan, O., Frot, E., Clymans, W., Vandevenne, F., Lancelot, C., Goos, P., and Meire, P.: Historical land use change has lowered terrestrial silica mobilization, *Nat. Commun.*, 1, 129, doi:10.1038/ncomms1128, 2010.
- Thornton, P. E., Law, B. E., Gholz, H. L., Clark, K. L., Falge, E., Ellsworth, D. S., Golstein, A. H., Monson, R. K., Hollinger, D., Falk, M., Chen, J., and Sparks, J. P.: Modelling and measuring the effects of disturbance history and climate on carbon and water budgets in evergreen needle leaf forests, *Agr. Forest Meteorol.*, 113, 185–222, 2002.
- Trendelenburg, R. and Mayer-Wegelin, H.: *Das Holz als Rohstoff*, Hanser, München, 1955.
- Wanner, M.: A review on the variability of testate amoebae: Methodological approaches, environmental influences and taxonomical implications, *Acta Protozool.*, 38, 15–29, 1999.
- Wanner, M. and Dunger, W.: Biological activity of soils from reclaimed open-cast coal mining areas in Upper Lusatia using testate amoebae (protists) as indicators, *Ecol. Eng.* 17, 323–330, 2001.
- Watteau, F. and Villemin, G.: Ultrastructural study of the biogeochemical cycle of silicon in the soil and litter of a temperate forest, *Eur. J. Soil Sci.*, 52, 385–396, 2001.
- White, A. F., Schulz, M. S., Vivit, D. V., Blum, A. E., Stonestrom, D. A., and Anderson, S. P.: Chemical weathering of a marine terrace chronosequence, Santa Cruz, California I: Interpreting

- rates and controls based on soil concentration-depth profiles, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 72, 36–68, 2008.
- White, A. F., Vivit, D. V., Schulz, M. S., Bullen, T. D., Evett, R. R., and Agarwal, J. : Biogenic and pedogenic controls on Si distributions and cycling in grasslands of the Santa Cruz soil chronosequence, California, *Geochim. Cosmochim. Ac.*, 94, 72–94, 2012.
- Wilding, L. P. and Drees, L. R.: Biogenic opal in Ohio soils, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 35, 1004–1010, 1971.
- WRB-World reference base for soil resources, *World Soil Resources Reports*, 103, p. 128, Rome, FAO, 2006.



Contents lists available at ScienceDirect

Ecological Engineering

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecoleng

Short communication

Dynamics and drivers of the protozoic Si pool along a 10-year chronosequence of initial ecosystem states

Daniel Puppe^{a,b,*}, Danuta Kaczorek^{b,c}, Manfred Wanner^a, Michael Sommer^{b,d}^a Brandenburg University of Technology Cottbus-Senftenberg, Department General Ecology, 03013 Cottbus, Germany^b Leibniz-Centre for Agricultural Landscape Research (ZALF) e.V., Institute of Soil Landscape Research, 15374 Müncheberg, Germany^c SGGW – Warsaw University of Life Sciences, Division of Soil Science, Nowoursynowska 166, 02 776 Warsaw, Poland^d University of Potsdam, Institute of Earth and Environmental Sciences, 14476 Potsdam, Germany

ARTICLE INFO

Article history:

Received 27 January 2014

Received in revised form 6 May 2014

Accepted 23 June 2014

Keywords:

Idiosomic Si pool

Amorphous silica

Terrestrial ecosystem development

Artificial catchment

Si fractions

Biosilicification

ABSTRACT

The size and dynamics of biogenic silicon (BSi) pools influence silicon (Si) fluxes from terrestrial to aquatic ecosystems. The research focus up to now was on the role of plants in Si cycling. In recent studies on old forests annual biosilicification rates of idiosomic testate amoebae (i.e. TA producing self-secreted silica shells) were shown to be of the order of Si uptake by trees. However, no comparable data exist for initial ecosystems. We analyzed the protozoic BSi pool (idiosomic TA), corresponding annual biosilicification rates and readily available and amorphous Si fractions along a 10-year chronosequence in a post-mining landscape in Brandenburg, Germany.

Idiosomic Si pools ranged from 3 to 680 g Si ha⁻¹ and were about 3–4 times higher at vegetated compared to uncovered spots. They increased significantly with age and were related to temporal development of soil chemical properties. The calculation of annual biosilicification resulted in maxima between 2 and 16 kg Si ha⁻¹ with rates always higher at vegetated spots. Our results showed that the BSi pool of idiosomic TA is built up rapidly during the initial phases of ecosystem development and is strongly linked to plant growth. Furthermore, our findings highlight the importance of TA for Si cycling in young artificial ecosystems.

© 2014 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

On a global scale the silicon (Si) cycle is connected to the C cycle by C-occlusion within phytoliths (e.g. Parr and Sullivan, 2011), weathering processes and fluxes of dissolved Si (DSi) from terrestrial to aquatic ecosystems, where it influences diatom production (Sommer et al., 2006; Struyf and Conley, 2012). DSi mainly originates from weathering of silicate minerals and dissolution of amorphous silica (ASi) of pedogenic and biogenic origin (Cornelis et al., 2011; Sauer et al., 2006). Biogenic silica (BSi) as the main component of the ASi pool is produced by several aquatic and terrestrial

organisms forming BSi pools (Clarke, 2003; Ehrlich et al., 2010). In terrestrial ecosystems BSi pools can be separated into phytogenic, microbial and protozoic Si pools influencing Si fluxes of DSi into aquatic systems (Sommer et al., 2006). While many publications on the phytogenic pool (phytoliths) highlight its importance for Si cycling (e.g. Bartoli, 1983; Carey and Fulweiler, 2012; Cornelis et al., 2014), little is known about microbial and protozoic Si pools (Aoki et al., 2007; Clarke, 2003; Wilkinson, 2008).

In soils the protozoic Si pool is represented by idiosomic testate amoebae (TA). TA are unicellular eukaryotes building up populations up to several millions of individuals per square metre even at young recultivated sites promoting the colonization by plants and animals (Hodkinson et al., 2002; Wanner and Dunger, 2001; Wanner et al., 2008). Generally, protozoa including TA form the base of the food web of heterotrophic eukaryotes in soil ecosystems and enhance decomposition (Foissner, 1999), which is of vital importance for nutrient cycling needed for a successful ecosystem development after restoration (Bradshaw and Hüttel, 2001).

TA are protected by a shell (test), which can be proteinaceous or agglutinated: agglutinated shells are either built from foreign

Abbreviations: DSi, dissolved Si; ASi, amorphous silica; Si_{Tiron}, Tiron extractable Si; BSi, biogenic silica; TA, testate amoebae; C_t, total carbon; N_t, total nitrogen; TIC, total inorganic carbon; SOC, soil organic carbon; Si_{CaCl2}, readily available, calcium chloride extractable Si; FEM, fine earth mass.

* Corresponding author at: Brandenburg University of Technology Cottbus-Senftenberg, Department General Ecology, 03013 Cottbus, Germany. Tel.: +49 355 69 2414.

E-mail address: daniel.puppe@tu-cottbus.de (D. Puppe).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.06.011>

0925-8574/© 2014 Elsevier B.V. All rights reserved.

materials (so-called xenosomes, e.g. mineral particles) or endogenous self-synthesized calcareous or siliceous platelets (so-called idiosomes) (Meisterfeld, 2002a,b). They evolved independently in the orders Euglyphida (Rhizaria; idiosomic shells) and Arcellinida (Amoebozoa; mainly proteinaceous and xenosomic shells) (Adl et al., 2012; Meisterfeld, 2002a,b). They have been used as model organisms and sensitive bioindicators in many ecological studies (e.g. Foissner, 1999; Wanner et al., 2008), but only few researchers focused on Si cycling yet (Aoki et al., 2007; Wilkinson, 2008). Sommer et al. (2013) recently analyzed Si cycling in a forested ecosystem including phylogenetic and protozoic BSi pools. They found a relatively small protozoic Si pool in comparison to the phylogenetic one. However, annual biosilicification of microscopic TA reached 50% of Si uptake of plants (beech, 35 kg Si ha⁻¹). Further on, Sommer et al. (2013) concluded that the BSi pool generally cannot be assumed to be in steady state at decadal time scales and concluded transient states should be studied. One option to quantify non-stationary BSi pool development is the chronosequence approach.

We studied idiosomic Si pools in differently aged initial states of artificial catchments in a post-mining landscape. These sites are well-suited landscape labs for studies of early ecosystem development (Gerwin et al., 2009). Due to the fact that at initial ecosystem states TA belong to the first colonizing organisms (see e.g. Wanner and Elmer, 2009) we hypothesized that the BSi pool represented by idiosomic TA is already significant in the beginning of ecosystem development influencing Si cycling. Age- and vegetation-related changes during pedogenesis should be reflected in soil parameters and idiosomic Si pool size. The aims of our work were (i) to quantify the protozoic Si pool (incl. annual biosilicification) and its contribution to the ASi fraction in soils of initial ecosystem states and (ii) to identify interactions of the protozoic Si pool with soil-related drivers (e.g. Si(OH)₄ as a source for synthesis of idiosomes) at vegetated and uncovered spots.

2. Materials and methods

2.1. Sites and sampling

The artificial catchments “Chicken Creek” (51°36′18″ N, 14°15′58″ E) and “Neuer Lugteich” (51°35′50″ N, 14°17′22″ E) are part of a post-mining landscape located in the active mining area “Welzow-South” (lignite open-cast mining, 150 km south-east of Berlin) in the state of Brandenburg, Germany (Kendzia et al., 2008; Russell et al., 2010). Climate is characterized by an average air temperature of 9.3 °C with an annual precipitation of 559 mm comprising data from 1971 to 2000 (Gerwin et al., 2009). The construction of “Chicken Creek” was completed in 2005 (time zero). In 2008 a small area west of the catchment was restored to time zero (removal of the upper 20 cm of soil) for additional experimental plots. Construction of the study site “Neuer Lugteich” was finished in 2001. Soils classify as Protic Arenosol (Calcaric, Transportic) or Haplic Arenosol (Hyperochric, Transportic) depending on site age (WRB, 2006). Detailed site descriptions and construction information of the catchment areas “Chicken Creek” and “Neuer Lugteich” can be found in Gerwin et al. (2009) and Kendzia et al. (2008), respectively. All samples were taken from Quaternary substrate at 3- and 5- (“Chicken Creek”) and 10-year-old (“Neuer Lugteich”) spots representing a chronosequence. Samples (20 cm × 20 cm × 5 cm; subdivided in two compartments: 0–2.5 and 2.5–5 cm depth) were taken at randomly chosen spots within an area of approx. 25 m². Vegetated (cov) and uncovered (unc) spots were sampled in four field replicates each to analyze possible impacts of vegetation (3 cov: *Tussilago farfara* and *Trifolium arvense*;

5 cov: *Corynephorus canescens* and *T. arvense*) on idiosomic Si pools. At “Neuer Lugteich” almost the whole surface was vegetated with biogenic crusts, Poales and several shrubs, which is why only vegetated spots (10 cov) were sampled. Samples were taken in May 2010 (5 unc, 5 cov), May 2011 (10 cov) and August 2011 (3 unc, 3 cov).

2.2. Soil analyses

Soil samples (total $n=40$) were air dried and sieved (2 mm). For soil analysis only fine earth (<2 mm) was used. Soil suspensions in 0.01 M CaCl₂ (soil:solution ratio = 1:5) were used for measurements of soil pH with a glass electrode. Total carbon (C_t) and nitrogen (N_t) contents were determined by dry combustion using an elemental analyzer and contents of total inorganic carbon (TIC) were measured with a multiphase analyzer. Soil organic carbon (SOC) contents were calculated by subtraction (C_t – TIC) and C:N ratios were calculated by division (SOC:N_t). For extraction of the readily available (mainly Si(OH)₄) Si fraction (Si_{CaCl₂}) and the ASi fraction (Si_{Iron}) we followed the description in Höhn et al. (2008). Mass densities (g m⁻²) were calculated considering thickness of soil compartments (2.5 cm), bulk densities (g cm⁻³) and skeleton contents (>2 mm) and were summed up for upper 5 cm of soil (Sommer et al., 2002). All results except for pH were converted to an oven-dry basis (105 °C).

2.3. Testate amoeba analyses

Samples (total $n=40$) were taken and analyzed as described in Sommer et al. (2013) using stained (aniline blue) aqueous soil (125 mg each) suspensions received from serial dilution (Wanner, 1999). Within the order Euglyphida we differentiated between idiosomic taxa with known silica contents per shell published by Aoki et al. (2007). Summarizing these data we calculated Si ($M=28.085$ g mol⁻¹) contents (pg shell⁻¹, below given in parentheses) from SiO₂ contents ($M=60.08$ g mol⁻¹) by simple multiplication (SiO₂ content × 28/60 = Si content) for 9 taxa: *Assulina muscorum* (750), *Corythion dubium* (580), *Euglypha spec.* (720), *Euglypha rotunda/laevis* (420), *Euglypha strigosa* (1420), *Tracheleuglypha dentata* (750), *Trinema complanatum* (500), *Trinema enchelys* (770) and *Trinema lineare* (360). Indistinctly idiosomic shells or other silica platelet-synthesizing taxa (e.g. *Valkanovia elegans*) were recorded as “idiosomic amoebae” with an averaged Si content of 700 pg per shell (mean of the 9 taxa above). Individual density of TA (ind. cm⁻²) was calculated from dry weight density of TA (ind. g⁻¹ dry mass (dm)) considering bulk density (g cm⁻³) and thickness (2.5 cm) of soil compartments. Idiosomic Si pool (BSi_{TA}; g ha⁻¹) was calculated per soil compartment using the following formula:

$$\text{BSi}_{\text{TA}} = (N_i \times \text{Si}_i \times \rho_b \times t \times 10^{-4}) \quad (1)$$

where N_i is the density of idiosomic individuals (living plus dead amoebae; ind. g⁻¹ dm), Si_i is the corresponding Si content (pg shell⁻¹), ρ_b is the bulk density (g cm⁻³) and t is the thickness per soil compartment (2.5 cm). In contrast, for estimation of annual biosilicification only living idiosomic amoebae (ind. g⁻¹ dm) were considered for N_i in Eq. (1) due to their ability of reproduction. After calculation steps as described in Eq. (1) results were multiplied with 13 and 90 (TA generations per year; Foissner, 1999) for minimal and maximal annual biosilicification, respectively. For the upper 5 cm of soil the results of the superimposed soil compartments were added up. For scanning electron microscopy TA were taken from soil suspensions by micromanipulation, washed in dist. H₂O and placed on clean cover slips. After air drying cover slips were stuck on aluminium-stubs equipped with adhesive tabs.

Table 1

Soil physico-chemical properties, densities of total testate amoebae (TA) and Euglyphida and Arcellinida at “Chicken Creek” (unc = uncovered, cov = vegetated, 3 and 5 years old) and “Neuer Lugteich” (10 years old). Values are means ($n=4$) with corresponding standard deviations in brackets. Different letters within rows of soil physico-chemical properties and total TA densities indicate significant differences.

	3 unc	3 cov	5 unc	5 cov	10 cov
Age (yrs)	3	3	5	5	10
FEM (kg m^{-2})	47a (7.8)	56a (8.4)	58a (4.7)	55a (7.7)	54a (11.4)
SOC (g m^{-2})	76.0a (12.9)	77.6a (20.0)	59.3a (1.9)	79.5a (12.5)	87.7a (31.4)
N_t (g m^{-2})	8.5a (2.2)	9.8a (3.6)	15.6a (4.3)	16.9a (3.2)	13.2a (3.1)
C:N	9a (2.2)	9a (3.3)	4a (1.3)	5a (0.8)	7a (2.4)
pH (CaCl_2)	7.5a (0.04)	7.3ab (0.2)	6.2ab (0.2)	6.1b (0.3)	6.1b (0.3)
$\text{Si}_{\text{CaCl}_2}$ (g m^{-2})	1.8ab (0.2)	2.3a (0.8)	0.9ab (0.1)	0.6b (0.1)	1.6ab (0.6)
Si_{Tiron} (g m^{-2})	222a (27.7)	212a (28.4)	119ab (43.4)	84ab (13.4)	57b (16.5)
TA (ind. $\times 10^7 \text{ m}^{-2}$)	1.5a (1.1)	4.2ab (2.0)	5.1ab (1.8)	9.0b (3.3)	19.6b (9.9)
Ind. cm^{-2}					
<i>Assulina muscorum</i>	0	0	0	102 (203)	800 (559)
<i>Corythion dubium</i>	0	0	0	0	749 (592)
<i>Euglypha spec.</i>	0	89 (135)	231 (109)	552 (273)	1342 (1795)
<i>Euglypha rotunda</i> -type	0	84 (167)	0	226 (261)	2002 (1276)
<i>Euglypha strigosa</i>	0	0	0	0	28 (56)
<i>Tracheleuglypha dentata</i>	0	0	0	0	295 (590)
<i>Trinema complanatum</i>	0	0	30 (60)	296 (204)	1070 (956)
<i>Trinema enchelys</i>	0	0	0	0	904 (897)
<i>Trinema lineare</i>	76 (95)	0	424 (572)	667 (532)	1810 (1719)
idiosomic amoebae	0	0	108 (148)	102 (203)	2674 (1465)
Arcellinida	1396 (1051)	4048 (1985)	4315 (1152)	7053 (3201)	7928 (2915)

FEM = fine-earth mass, SOC = soil organic carbon, N_t = total nitrogen, $\text{Si}_{\text{CaCl}_2}$ = readily available silicon, Si_{Tiron} = amorphous silicon, Ind. = individuals (full + empty shells).

Shells were sputter-coated with gold and micrographs were taken using a scanning microscope (Zeiss DSM 962) at ZAL (BTU Cottbus-Senftenberg).

2.4. Statistical analyses

Normality was tested with the Shapiro–Wilk test. Because data were not normally distributed in all cases, the non-parametric Kruskal–Wallis test followed by a pairwise multiple comparison procedure (SPSS-integrated) was conducted to reveal significant differences in physico-chemical soil properties and total TA densities at the different initial states. Correlations were analyzed using Spearman's rank correlation (r_s). All analyses above were performed using the software package SPSS Statistics (version 21.0, IBM Corp.).

Additionally, the compiled data of siliceous shell-producing taxa and Arcellinida TA and the influence of environmental data on TA community structure were analyzed with a multivariate statistical method using CANOCO (version 4.51, Biometris – Plant Research International, Wageningen, the Netherlands). We conducted a canonical correspondence analysis (CCA) combining data of TA (empty plus full shells) and environment comprising area age and soil physico-chemical properties (see Table 1).

3. Results

3.1. Physico-chemical soil properties and testate amoebae

Results of soil and TA analyses are presented in Table 1. The fine earth mass remained rather constant in the chronosequence (47–58 kg m^{-2}). SOC and N_t tendentially increased with age and vegetated spots showed higher values compared to uncovered spots. However, statistical analyses revealed no significant differences. Soil pH significantly decreased with age ($r_s = -0.949$, $p < 0.05$) showing slightly lower values at covered spots. $\text{Si}_{\text{CaCl}_2}$ showed neither a clear age-related trend nor differences between vegetated and uncovered spots. Results for Si_{Tiron} revealed a

significant decrease over time ($r_s = -0.949$, $p < 0.05$) but no differences between vegetated and uncovered spots.

TA densities significantly increased over time (Table 1). At all areas taxa of the orders Arcellinida and Euglyphida were found. Euglyphida included – next to ubiquitous taxa like *Euglypha* or *Trinema* – the taxon *Puytoracia bonneti* recorded for the first time for Germany (see Fig. 1 for an overview of various taxa found at the sites).

The performed CCA (Fig. 2a) explained 77.5% (2 axes) of variance of our TA data, whereas the first axis (strongly related with Si_{Tiron}) alone could explain 55.4%. The four most influencing marginal effects were ASi ($\lambda_1 = 0.18$), area age ($\lambda_1 = 0.16$), N_t ($\lambda_1 = 0.16$) and soil pH ($\lambda_1 = 0.15$). Calculating conditional effects, the Monte Carlo permutation test revealed significance only for Si_{Tiron} ($p < 0.01$; Fig. 2b).

3.2. Idiosomic Si pools and annual biosilicification

Idiosomic Si pools (empty plus full shells) increased with area-age ranging from 3 to 680 g Si ha^{-1} , whereby the Si pool made up of living TA ranged between 2 and 180 g Si ha^{-1} (Fig. 3). Idiosomic Si pools were 3–4 times bigger at vegetated spots compared to the corresponding uncovered spots of the same age. The idiosomic Si pool represents 0.0001% (3 unc) to 0.1% (10 cov) of the Tiron extractable ASi fraction.

A correlation between the idiosomic Si pool and $\text{Si}_{\text{CaCl}_2}$ was not detectable ($r_s = -0.600$, $p > 0.05$). However, we found very strong significant correlations between the idiosomic Si pool and area age ($r_s = 0.949$, $p < 0.05$), pH ($r_s = -1.000$, $p < 0.05$) and the ASi fraction ($r_s = -1.000$, $p < 0.05$).

Estimated minimal and maximal annual biosilicification ranged between 20–2300 and 160–16000 g Si ha^{-1} , respectively (Fig. 3).

4. Discussion

In general, analyzed soil parameters at “Chicken Creek” and “Neuer Lugteich” reflect their initial status of ecosystem development and the signature of substrates used for catchment

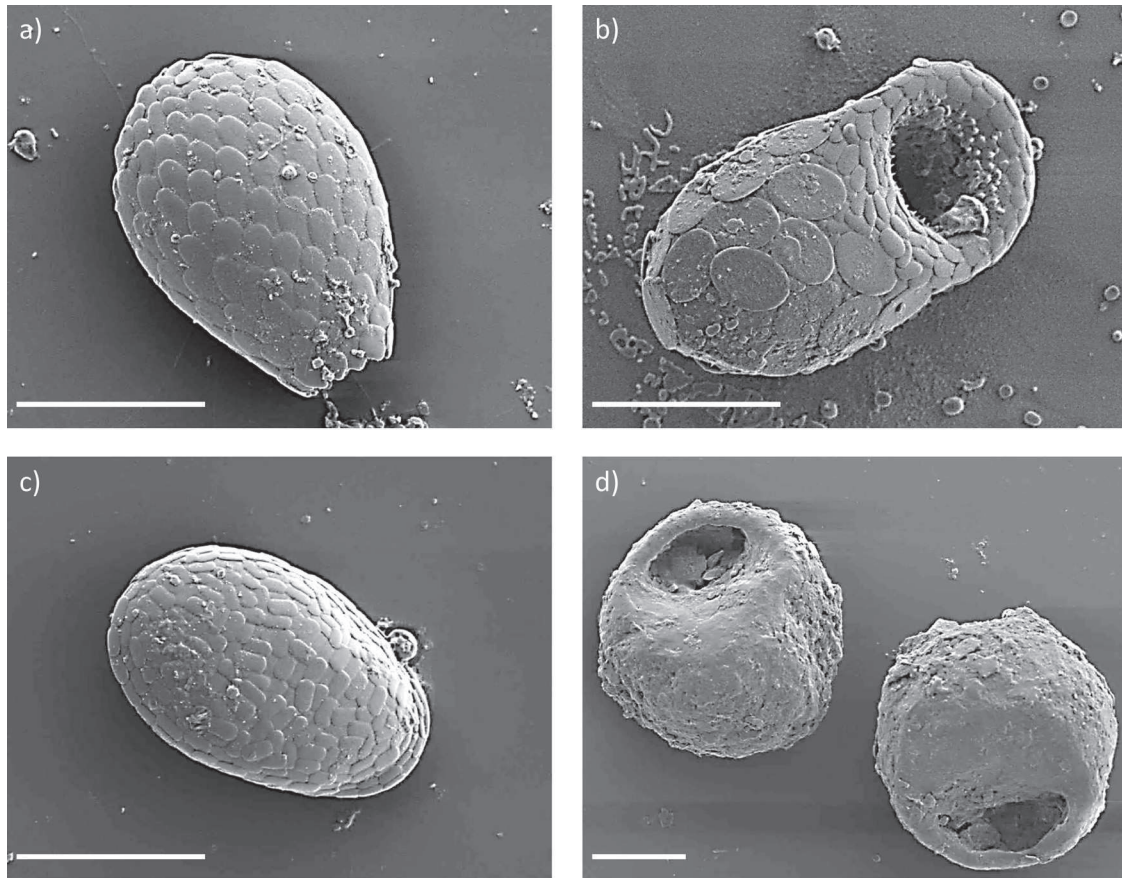


Fig. 1. SEM micrographs of various idiosomic (a, b, c) and xenosomic (d) TA found at our sampled initial ecosystem states: (a) *Euglypha rotunda*-like amoeba, (b) *Puytoracia bonneti* (first record for Germany), (c) *Corythion dubium* and (d) two individuals of *Centropyxis sphagnicola*. Scale bars in all micrographs = 20 μm.

construction. Compared to the soil properties at the beginning of monitoring at “Chicken Creek” in 2005 (see Gerwin et al., 2009) our data show an increase of N_t with values about two to three times higher and more or less constant SOC resulting in lower C:N values. Starting with a value of about 8 (Gerwin et al., 2009) soil

pH decreased over time mainly due to weathering of carbonates and accumulation of organic matter as described by Fischer et al. (2010) and Frouz et al. (2001). At “Neuer Lugteich” we found slightly higher SOC and a more acidic pH in the upper soil compartments comparable to the findings of Lemnitz et al. (2008).

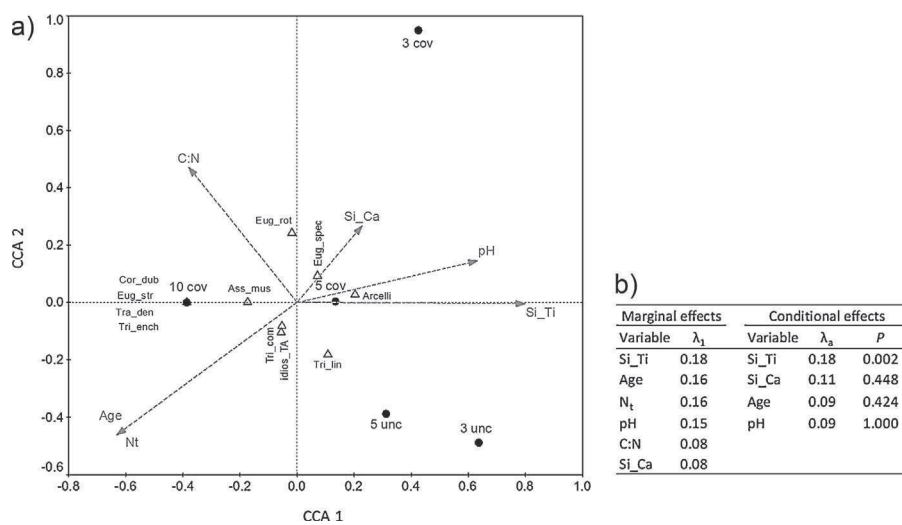


Fig. 2. Triplot (a) of TA data (living plus dead individuals, open triangles), environmental variables (soil physico-chemical properties and area age; grey arrows) and sampled areas (solid circles) based on a CCA. Marginal and conditional effects of the environmental variables are shown in the Table (b). The probability-values (p) of conditional effects were calculated using a Monte Carlo permutation test under full model (499 permutations). Abbreviations for environmental variables and TA are as follows: Si_{Ti} , Area Age, N_t (total nitrogen), soil pH, C:N ratio, Si_{Ca} ; *Assulina muscorum*, *Corythion dubium*, *Euglypha spec.*, *Euglypha rotunda/laevis*, *Euglypha strigosa*, *Tracheuleglypha dentata*, *Trinema complanatum*, *Trinema enchelys*, *Trinema lineare*, “idiosomic TA” and Arcellinida.

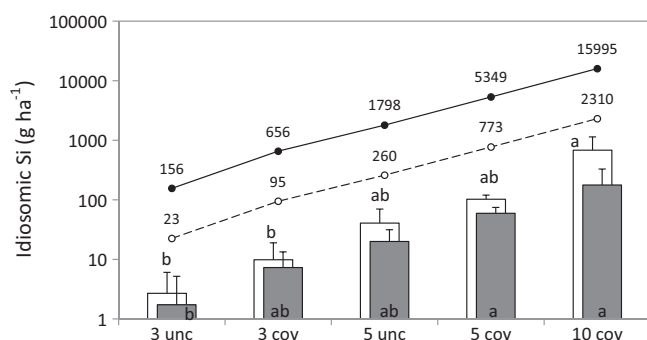


Fig. 3. Idiosomic Si pools of living plus dead TA (white bars) and living TA only (grey bars) in gram per hectare (means + SD, $n = 4$) at all sampled areas (unc = uncovered, cov = vegetated, aged 3, 5 and 10 years). Different letters indicate significant differences ($p < 0.05$) within total idiosomic Si pools (above white bars) or Si pools of living TA (on the bottom of grey bars). Minimal (open circles, dashed line) and maximal (solid circles and line) annual biosilicification rates are displayed. Note displayed values and log scale.

Densities of idiosomic TA including, e.g. the taxa *Euglypha*, *Trinema* and *Puytoracia bonneti* (see Nicholls, 2006 for detailed information on genus *Puytoracia*) were highest at 10 cov, while at the youngest areas especially Arcellinida TA were found. In this regard, the availability of sediment particles for xenosomic test construction has to be considered on the one hand (e.g. Lou sier, 1982). On the other hand, occasional immigration events are important for TA community building (Wanner et al., 2008). In this connection, analyses of wind-transported TA revealed that mainly xenosomic TA arrived at “Chicken Creek” (Wanner, unpublished data). Our findings support these and earlier results of TA colonization (Wanner and Dunger, 2001; Wanner and Elmer, 2009).

Contrary to Aoki et al. (2007), who analyzed the consumption of dissolved silica by idiosomic TA under lab conditions, we did not find a relationship between $\text{Si}_{\text{CaCl}_2}$ (extracting $\text{Si}(\text{OH})_4$ as a Si source for SiO_2 -platelet synthesis) and Euglyphida densities, i.e. the idiosomic Si pool. For evaluation of this aspect in situ, field studies at sites grown out of initial status with larger TA communities are required.

Regarding idiosomic Si pools and annual biosilicification by TA at initial ecosystem states there are no publications for comparison yet. However, our idiosomic Si pools at 10 cov account for about 36% of idiosomic Si pools at a 120-year-old beech forest in northeast Germany analyzed by Sommer et al. (2013). This – together with the estimated biosilicification rates – points to the significance of TA for Si cycling even at the beginning of ecosystem developing of man-made catchments. Our findings highlight the anthropogenic influence on the Si cycle as stated by Struyf et al. (2010), who analyzed landscape-cultivation by men and its impact on terrestrial Si fluxes.

As the sampled initial states mainly cover pioneer plants and no trees recent phytogenic Si input has to be considered as small. Our results indicate that there seems to be no impact of plants on ASi (no differences between vegetated and uncovered spots) through Si uptake and Si precipitation in phytoliths. Furthermore, the idiosomic Si pool contributes only a small proportion (<0.1%) to the ASi fraction. Especially at uncovered spots the accumulation of idiosomic Si can be assumed as complicated by the fact that particularly empty shells could be washed away by heavy rainfall or blown away by strong winds. In this context, TA densities and idiosomic Si pools were always larger at vegetated compared to uncovered spots. Plants provide rhizospheric micro-habitats with enhanced C supply and increased numbers of bacteria and fungi (food source) and can offer protection against weather phenomena as shown by comparable studies (Carlson et al., 2010; Wanner and Elmer, 2009).

From our findings, we assume that the extracted ASi fraction is mainly of remnant origin including pedogenic (e.g. Si included in iron oxides/hydroxides) and biogenic Si with only a minor proportion of recent BSi. However, our ongoing studies have to proof this by determination of the proportion of total (recent) BSi (phytoliths + terrestrial diatoms + idiosomic TA) to ASi as a control of (global) Si fluxes (see Cornelis et al., 2014; Meunier et al., 2014; Struyf and Conley, 2012).

Our preliminary results indicate, that weathering and dissolution rates of ASi exceed the input of recent biogenic ASi (confer Conley et al., 2008): as our chronosequence is too young (3–10 yrs.), we found no accumulation of (biogenic) ASi over time as it is known from forested catchments (Saccone et al., 2008) or old chronosequence soils (Kendrick and Graham, 2004). This is supported by our CCA results: for the TA community structure the most important factors are age-related changes (both Si_{Tiron} and pH changed significantly over time, see Section 3.1) in soil physico-chemical properties due to weathering processes.

5. Conclusions

Our results on hand lead us to the conclusion that artificial initial ecosystems have to be considered as important for Si cycling: during ecosystem development idiosomic TA are amongst the earliest representatives of the BSi pool. In this context, TA numbers, thus the idiosomic Si pool and correlated annual biosilicification rates are strongly linked to vegetated spots. After (only!) 10 years of development the idiosomic Si pool becomes comparable to the one at forested ecosystems, consequently future work on terrestrial BSi should not only focus on the plant factor, i.e. phytoliths but also include idiosomic TA.

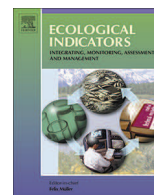
Acknowledgements

We would like to thank Udo Bröring and Michael Elmer (BTU Cottbus-Senftenberg) for statistical advice and organizational support, respectively. Wolfgang Wiehe (ZAL, BTU Cottbus-Senftenberg) is thanked for performing SEM micrographs of testate amoebae. Ralf Meisterfeld (RWTH Aachen) helped us in species determination. Thanks to Dagmar Schulz as well as her team (ZALF Münchenberg) for elemental analyses and Vattenfall Europe Mining AG for providing the research sites. This study was partly supported by the objective agreement 2010–2013 between the Brandenburg University of Technology Cottbus (BTU) and the Ministry of Science, Research and Culture (MWFK) of the State of Brandenburg. This study was part of the Transregional Collaborative Research Centre 38 (SFB/TRR 38) which was financially supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG, Bonn) and the Brandenburg Ministry of Science, Research and Culture (MWFK, Potsdam). This study has been supported by the DFG project “Spatiotemporal dynamics of biogenic Si pools in initial soils and their relevance for desilication” (SO 302/7-1). We also thank two anonymous reviewers and Dr. William J. Mitsch for their valuable comments and suggestions.

References

- Adl, S.M., Simpson, A.G.B., Lane, C.E., Lukeš, J., Bass, D., Bowser, S.S., Brown, M.W., Burki, F., Dunthorn, M., Hampl, V., Heiss, A., Hoppenrath, M., Lara, E., le Gall, L., Lynn, D.H., McManus, H., Mitchell, E.A.D., Mozley-Stanridge, S.E., Parfrey, L.W., Pawłowski, J., Rueckert, S., Shadwick, L., Schoch, C.L., Smirnov, A., Spiegel, F.W., 2012. The revised classification of eukaryotes. *J. Eukaryot. Microbiol.* 59, 429–493.
- Aoki, Y., Hoshino, M., Matsubara, T., 2007. Silica and testate amoebae in a soil under pine-oak forest. *Geoderma* 142, 29–35.
- Bartoli, F., 1983. The biogeochemical cycle of silicon in two temperate forest ecosystems. *Ecol. Bull.*, 469–476.

- Bradshaw, A.D., Hüttl, R.F., 2001. Future minesite restoration involves a broader approach. *Ecol. Eng.* 17, 87–90.
- Carey, J.C., Fulweiler, R.W., 2012. The terrestrial silica pump. *PLOS ONE* 7, e52932.
- Carlson, M.L., Flagstad, L.A., Gillet, F., Mitchell, E.A.D., 2010. Community development along a proglacial chronosequence: are above-ground and below-ground community structure controlled more by biotic than abiotic factors? *J. Ecol.* 98, 1084–1095.
- Clarke, J., 2003. The occurrence and significance of biogenic opal in the regolith. *Earth Sci. Rev.* 60, 175–194.
- Conley, D.J., Likens, G.E., Buso, D.C., Saccone, L., Bailey, S.W., Johnson, C.E., 2008. Deforestation causes increased dissolved silicate losses in the Hubbard Brook Experimental Forest. *Glob. Change Biol.* 14, 2548–2554.
- Cornelis, J.T., Delvaux, B., Georg, R.B., Lucas, Y., Ranger, J., Opfergelt, S., 2011. Tracing the origin of dissolved silicon transferred from various soil-plant systems towards rivers: a review. *Biogeosciences* 8, 89–112.
- Cornelis, J.T., Dumon, M., Tolossa, A.R., Delvaux, B., Deckers, J., Van Ranst, E., 2014. The effect of pedological conditions on the sources and sinks of silicon in the Vertic Planosols in south-western Ethiopia. *Catena* 112, 131–138.
- Ehrlich, H., Demadis, K.D., Pokrovsky, O.S., Koutsoukos, P.G., 2010. Modern views on desilicification: biosilica and abiotic silica dissolution in natural and artificial environments. *Chem. Rev.* 110, 4656–4689.
- Fischer, T., Veste, M., Schaaf, W., Dümig, A., Kögel-Knabner, I., Wiehe, W., Bens, O., Hüttl, R.F., 2010. Initial pedogenesis in a topsoil crust 3 years after construction of an artificial catchment in Brandenburg, NE Germany. *Biogeochemistry* 101, 165–176.
- Foissner, W., 1999. Soil protozoa as bioindicators: pros and cons, methods, diversity, representative examples. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74, 95–112.
- Frouz, J., Keplín, B., Pižl, V., Tajovský, K., Starý, J., Lukešová, A., Nováková, A., Balík, V., Háněl, L., Materna, J., Düker, C., Chalupský, J., Rusek, J., Heinkele, T., 2001. Soil biota and upper soil layer development in two contrasting post-mining chronosequences. *Ecol. Eng.* 17, 275–284.
- Gerwin, W., Schaaf, W., Biemelt, D., Fischer, A., Winter, S., Hüttl, R.F., 2009. The artificial catchment “Chicken Creek” (Lusatia, Germany) – a landscape laboratory for interdisciplinary studies of initial ecosystem development. *Ecol. Eng.* 35, 1786–1796.
- Hodkinson, I.D., Webb, N.R., Coulson, S.J., 2002. Primary community assembly on land – the missing stages: why are the heterotrophic organisms always there first? *J. Ecol.* 90, 569–577.
- Höhn, A., Sommer, M., Kaczorek, D., Schälitz, G., Breuer, J., 2008. Silicon fractions in Histosols and Gleysols of a temperate grassland site. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 171, 409–418.
- Kendrick, K.J., Graham, R.C., 2004. Pedogenic silica accumulation in chronosequence soils, southern California. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 68, 1295–1303.
- Kendzia, G., Reißmann, R., Neumann, T., 2008. Targeted development of wetland habitats for nature conservation fed by natural inflow in the post-mining landscape of Lusatia. *World Min.* 60, 88–95.
- Lemmnitz, C., Kuhnert, M., Bens, O., Güntner, A., Merz, B., Hüttl, R.F., 2008. Spatial and temporal variations of actual soil water repellency and their influence on surface runoff. *Hydrol. Process.* 22, 1976–1984.
- Lousier, J.D., 1982. Colonization of decomposing deciduous leaf litter by Testacea (Protozoa, Rhizopoda): species succession, abundance, and biomass. *Oecologia* 52, 381–388.
- Meisterfeld, R., 2002a. Order Arcellinida Kent, 1880. In: Lee, J.J., Leedale, G.F., Bradbury, P. (Eds.), *The Illustrated Guide to the Protozoa*. Society of Protozoologists, Lawrence, KS, pp. 827–860.
- Meisterfeld, R., 2002b. Testate amoebae with filopodia. In: Lee, J.J., Leedale, G.F., Bradbury, P. (Eds.), *The Illustrated Guide to the Protozoa*. Society of Protozoologists, Lawrence, KS, pp. 1054–1084.
- Meunier, J.D., Keller, C., Guntzer, F., Riotte, J., Braun, J.J., Anupama, K., 2014. Assessment of the 1% Na₂CO₃ technique to quantify the phytolith pool. *Geoderma* 216, 30–35.
- Nicholls, K.H., 2006. Form variation in *Puytoracia bergeri* Bonnet and a description of *P. bonneti* n. sp. (Rhizopoda, Filosea). *Eur. J. Protistol.* 42, 155–163.
- Parr, J.F., Sullivan, L.A., 2011. Phytolith occluded carbon and silica variability in wheat cultivars. *Plant Soil* 342, 165–171.
- Russell, D.J., Hohberg, K., Elmer, M., 2010. Primary colonisation of newly formed soils by actinid mites. *Soil Org.* 82, 237–251.
- Saccone, L., Conley, D.J., Likens, G.E., Bailey, S.W., Buso, D.C., Johnson, C.E., 2008. Factors that control the range and variability of amorphous silica in soils in the Hubbard Brook Experimental Forest. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 72, 1637–1644.
- Sauer, D., Saccone, L., Conley, D.J., Herrmann, L., Sommer, M., 2006. Review of methodologies for extracting plant-available and amorphous Si from soils and aquatic sediments. *Biogeochemistry* 80, 89–108.
- Sommer, M., Ehrmann, O., Friedel, J.K., Martin, K., Vollmer, T., Turian, G., 2002. Soils as habitats for organisms – earthworms, land snails and soil microbes in forests of Baden-Wuerttemberg. *Hohenh. Bodenkd. Hefte* 63, 1–163 (In German with English summary).
- Sommer, M., Kaczorek, D., Kuzyakov, Y., Breuer, J., 2006. Silicon pools and fluxes in soils and landscapes – a review. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 169, 310–329.
- Sommer, M., Jochheim, H., Höhn, A., Breuer, J., Zagorski, Z., Busse, J., Barkusky, D., Meier, K., Puppe, D., Wanner, M., Kaczorek, D., 2013. Si cycling in a forest biogeosystem – the importance of transient state biogenic Si pools. *Biogeosciences* 10, 4991–5007.
- Struyf, E., Smis, A., Van Damme, S., Garnier, J., Govers, G., Van Wesemael, B., Conley, D.J., Batelaan, O., Frot, E., Clymans, W., Vandevenne, F., Lancelot, C., Goos, P., Meire, P., 2010. Historical land use change has lowered terrestrial silica mobilization. *Nat. Commun.* 1, 129.
- Struyf, E., Conley, D.J., 2012. Emerging understanding of the ecosystem silica filter. *Biogeochemistry* 107, 9–18.
- Wanner, M., 1999. A review on the variability of testate amoebae, methodological approaches, environmental influences and taxonomical implications. *Acta Protozool.* 38, 15–29.
- Wanner, M., Dunger, W., 2001. Biological activity of soils from reclaimed open-cast coal mining areas in Upper Lusatia using testate amoebae (protists) as indicators. *Ecol. Eng.* 17, 323–330.
- Wanner, M., Elmer, M., Kazda, M., Xyländer, W.E.R., 2008. Community assembly of terrestrial testate amoebae: how is the very first beginning characterized? *Microb. Ecol.* 56, 43–54.
- Wanner, M., Elmer, M., 2009. “Hot spots” on a new soil surface – how do testate amoebae settle down? *Acta Protozool.* 48, 281–289.
- Wilkinson, D.M., 2008. Testate amoebae and nutrient cycling: peering into the black box of soil ecology. *Trends Ecol. Evol.* 23, 596–599.
- WRB, 2006. *World Reference Base for Soil Resources 2006 – World Soil Resources Report No. 103*. FAO, Rome.



Testate amoebae colonizing a newly exposed land surface are of airborne origin



Manfred Wanner^{a,*}, Michael Elmer^b, Michael Sommer^{c,d}, Roger Funk^c, Daniel Puppe^{a,c}

^a Brandenburg University of Technology Cottbus-Senftenberg, Dept. General Ecology, 03013 Cottbus, Germany

^b Brandenburg University of Technology Cottbus-Senftenberg, Forschungszentrum Landschaftsentwicklung und Bergbaulandschaften (FZLB), 03013 Cottbus, Germany

^c Leibniz-Centre for Agricultural Landscape Research (ZALF) e.V., Institute of Soil Landscape Research, 15374 Müncheberg, Germany

^d University of Potsdam, Institute of Earth and Environmental Sciences, 14476 Potsdam, Germany

ARTICLE INFO

Article history:

Received 6 March 2014

Received in revised form 24 July 2014

Accepted 27 July 2014

Keywords:

Artificial water catchment

Immigration by air

Biological indicator

ABSTRACT

We hypothesized that at the very beginning of terrestrial ecosystem development, airborne testate amoebae play a pivotal role in facilitating organismic colonization and related soil processes. We, therefore, analyzed size and quantity of airborne testate amoebae and immigration and colonization success of airborne testate amoebae on a new land surface (experimental site “Chicken Creek”, artificial post-mining water catchment). Within an altogether 91-day exposure of 70 adhesive traps, 12 species of testate amoebae were identified to be of airborne origin. *Phryganella acropodia* (51% of all individuals found, diameter about 35–45 μm) and *Centropyxis sphagnicola* (23% of all individuals found, longest axis about 55–68 μm), occurred most frequently in the adhesive traps. We extrapolated an aerial amoeba deposition of 61 individuals $\text{d}^{-1} \text{m}^{-2}$ (living and dead individuals combined). Although it would be necessary to have a longer sequence (some additional years), our analysis of the “target substrate” of aerial immigration (catchment site) may point to a shift from a stochastic (variable) beginning of community assembly to a more deterministic (stable) course. This shift was assigned to an age of seven years of initial soil development. Although experienced specialists are necessary to conduct these time-consuming studies, the presented data suggest that terrestrial amoebae are suitable indicators for initial ecosystem development and utilization.

© 2014 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Organismic immigration, colonization and resulting succession (or community assembly) are key events in initial ecosystems. Unicellular protists (including testate amoebae) are among the first heterotrophic eukaryotes arriving at newly exposed land surfaces, facilitating the establishment of plants and animals by improving the availability of nutrients. These early colonizers of “sterile” substrates are predominantly arriving by air (discussed in Hodkinson et al., 2002). General investigations about airborne pathogenic and free living amoebae (Rivera et al., 1994) and other eukaryotic microorganisms (Schlichting, 1969) revealed the importance, but also limitations of wind dispersal for passive transportation (e.g., Foissner, 2008; Lara et al., 2011; Rogerson and Detwiler, 1999; Smith et al., 2008; Smith and Wilkinson, 2007; Wilkinson, 2001; Wilkinson et al., 2012; Yang et al., 2010). Important airborne

colonizers of new terrestrial substrates are testate amoebae. They form a polyphyletic group of abundant unicellular heterotrophic protists producing a shell that evolved independently. Their shells can be proteinaceous or agglutinated. Amoebae with agglutinated shells comprise xenosomic and idiosomic taxa building up their shells from foreign materials (so-called xenosomes, e.g., mineral particles) or endogenous self-synthesized calcareous or siliceous platelets (so-called idiosomes), respectively (details in Meisterfeld, 2002a,b). Testate amoebae establish in the new substrate within a short time span (Wanner et al., 1998; Wanner et al., 2008; Wanner and Xylander, 2005). The aforementioned authors analyzed testate amoebae after their arrival at the experimental plots, where amoebae already reproduced. Consequently, there are no data available on actual quantities of testate amoebae in the air. In the light of the debate on biogeographical distribution of testate amoebae (e.g., Finlay, 2002; Foissner, 2006), especially this information is of interest.

Wilkinson et al. (2012) used computer simulations to analyze the probability of global aerial dispersion of microorganisms with diameters from 9 to 60 μm . They found a distinct

* Corresponding author. Tel.: +49 355 69 2738.

E-mail addresses: wanner@b-tu.de, wanner@tu-cottbus.de (M. Wanner).

relationship between size and theoretical (global) dispersion. However, no practical studies on testate amoebae and their size-dependent transportation by wind were conducted. The wind dispersal of testate amoebae is subject to the same aerodynamic principles as any other aerosol suspended in the air, as mineral dust, soot or pollen. Regarding the size and density, testate amoebae are part of the ‘short term suspension’ transportation mode, affecting particles with diameters between 20 and 70 μm . They can remain suspended in the air for several hours and be transported some hundreds of kilometers (Shao, 2000). Consequently, the possible source areas of testate amoebae detected at a target can cover large regions.

The artificial water catchment “Chicken Creek” is a suitable investigation site, since interdisciplinary investigations started from “point zero” of construction (Gerwin et al., 2009, 2010, 2011; Wanner and Elmer, 2009). Up to now, limited knowledge exists about the very initial phase of ecosystem development, although this stage may play a crucial role for the later stages of system development (Hüttel et al., 2014; Raab et al., 2012). Esperschütz et al. (2013) proved the importance of fungal abundance and activity for litter decomposition in the initial phase. Further, a rapid immigration of biota in the Chicken Creek catchment was documented, followed by a distinct increase in trophic links within the soil food web in the first years of ecosystem development. Above-ground (plants) and below-ground succession (soil biota) were strongly correlated (Elmer et al., 2013). A study on inland dunes revealed also a pronounced relationship between plant successional stage and amoebal community assembly (Wanner and Xyländer, 2005), pointing to a strong bio-indicative potential of terrestrial testate amoebae.

We, therefore, hypothesized that at the beginning of terrestrial ecosystem development, airborne testate amoebae play a pivotal role in facilitating organismic colonization and related soil processes. Thereby, they could act as indicators for initial ecosystem development and utilization. However, numbers and species of airborne soil organism immigration as well as their colonization success remain uncertain. Thus, the aims of our work were to analyze

- (i) deposition of airborne testate amoebae (“amoeba rain”) and
- (ii) immigration and colonization success of airborne testate amoebae on a new land surface.

2. Material and methods

2.1. Study site

The study site Chicken Creek (51°36′18″N, 14°15′58″E) (Fig. 1) is part of a post-mining landscape located in the active mining area “Welzow-Süd” (lignite open-cast mining, 150 km south-east of Berlin) in the state of Brandenburg, Germany (Kendzia et al., 2008). Climate is characterized by an average air temperature of 9.3 °C with an annual precipitation of 559 mm comprising data from 1971 to 2000 (Gerwin et al., 2011). The construction as an artificial catchment of 6 ha with an altitudinal difference of about 15 m between the north-western (140 m a.s.l.) and south-eastern part (125 m a.s.l.) was completed in September 2005 (“time zero”). The initial substrate for soil development comprises a 2–3 m thick sandy, lignite- and pyrite-free Quaternary sediment. The sediments were taken from a depth of 20–30 m during lignite mining process and are characterized by sands to loamy sands with low carbonate contents (Gerwin et al., 2009). A weather station, located within the study site, continuously measured wind direction and speed two meters above ground (Biemelt and Nenov, 2010). Due to the elevated exposition and open character of the Chicken Creek study site,

relatively steady (99% duration) and strong winds occurred (speed above 4.4 m s⁻¹ during 24% of measuring period). Main wind direction is from the west-southwest (Biemelt and Nenov, 2010) (Fig. 1). Numerous studies have been conducted with respect to ecosystem development (e.g., Elmer et al., 2013; Gerwin et al., 2011; Zaplata et al., 2011) on this artificial catchment. The study on hand is based on a survey from Wanner and Elmer (2009).

2.2. Analysis of airborne testate amoebae

“Seed rain” traps were installed on the catchment edge with a distance of 20 m between each sampling point (Zaplata et al., 2011) (Fig. 1). A seed rain trap is a disposable petri dish (150 mm in diameter) provided with filter paper attached to the petri dish with paraffin-based bag balm and also covered with it. These petri dishes contained no growth media and were meant as passive, sticky traps for airborne organisms. The sticky surfaces of the traps were almost horizontally oriented (alternated in pointing slightly in- and outwards of the catchment) at about a height of 0.3 m (Zaplata et al., 2011). These traps were originally used by Zaplata et al. (2010, 2011) to trap wind-transported plant seeds. Since all kinds of small particles, also testate amoebae, adhered to the sticky surfaces, we used these traps for our investigations, too. Adhesive traps installed at the western border of the catchment (exposed to the main wind direction) were considered as input zone ($n = 19$, IN); traps installed at the eastern border of the catchment were considered as output zone ($n = 21$, OUT) (Fig. 1). With respect to calculations and figure preparation, main data basis is the immersion oil approach. The other methodological approaches (water instead of immersion oil, supplementary exposition time) served for method testing and search for further amoebae species (details in Table 1).

An Olympus BX50 bright field transillumination microscope was deployed to scan three cover slip areas (18 mm \times 18 mm each) per adhesive trap for testate amoebae. Since adhered testate amoebae were dried out, the shells were filled with air and formerly living or encysted amoebae (“full” shells) could not be separated from dead ones (“empty” shells). Immersion oil (Olympus, Japan) proved to be the best embedding medium, resulting in transparent, artifact-free samples (cf. Section 3.1). In some cases, only the amoeba genus could be determined, because it was not possible to turn the amoeba shell necessary for species determination. Microscopical investigation (200 \times) was difficult, because the fibrous structure of the filter paper required about one hour of microscopy per cover slip. A total of 330 cover slips had been analyzed, of which 120 were used for a more detailed analysis (for details on the sampling scheme, see Table 1). With respect to the third study period from July to September 2009 (42-day exposition) (Table 1), in a first approach water was used to connect the sticky trap surface with the glass slide (cover slip), and in a second (more successful) approach, immersion oil. Here, different locations within the adhesive trap surface were scanned microscopically (for details on the sampling scheme, see Table 1).

Generally, detection of a single individual on a sticky trap was recorded, that means, there is no threshold number of individuals needed for analysis.

2.3. Soil sample analyses (target substrate)

Soil sampling and subsequent laboratory procedures followed Wanner and Elmer (2009): Substrate samples from Chicken Creek catchment were removed with a spatula (five samples per site pooled, each sample 50 mm² \times 3 mm depth) from 24.08.2009 to 07.09.2012 (Table 1, Table 2) from vegetation covered spots (mainly *Trifolium arvense*). In the laboratory, 2 g of fresh substrate were transferred to 8 ml formalin (4% aqueous formaldehyde solution) for conservation. Aniline blue was added to differentiate between

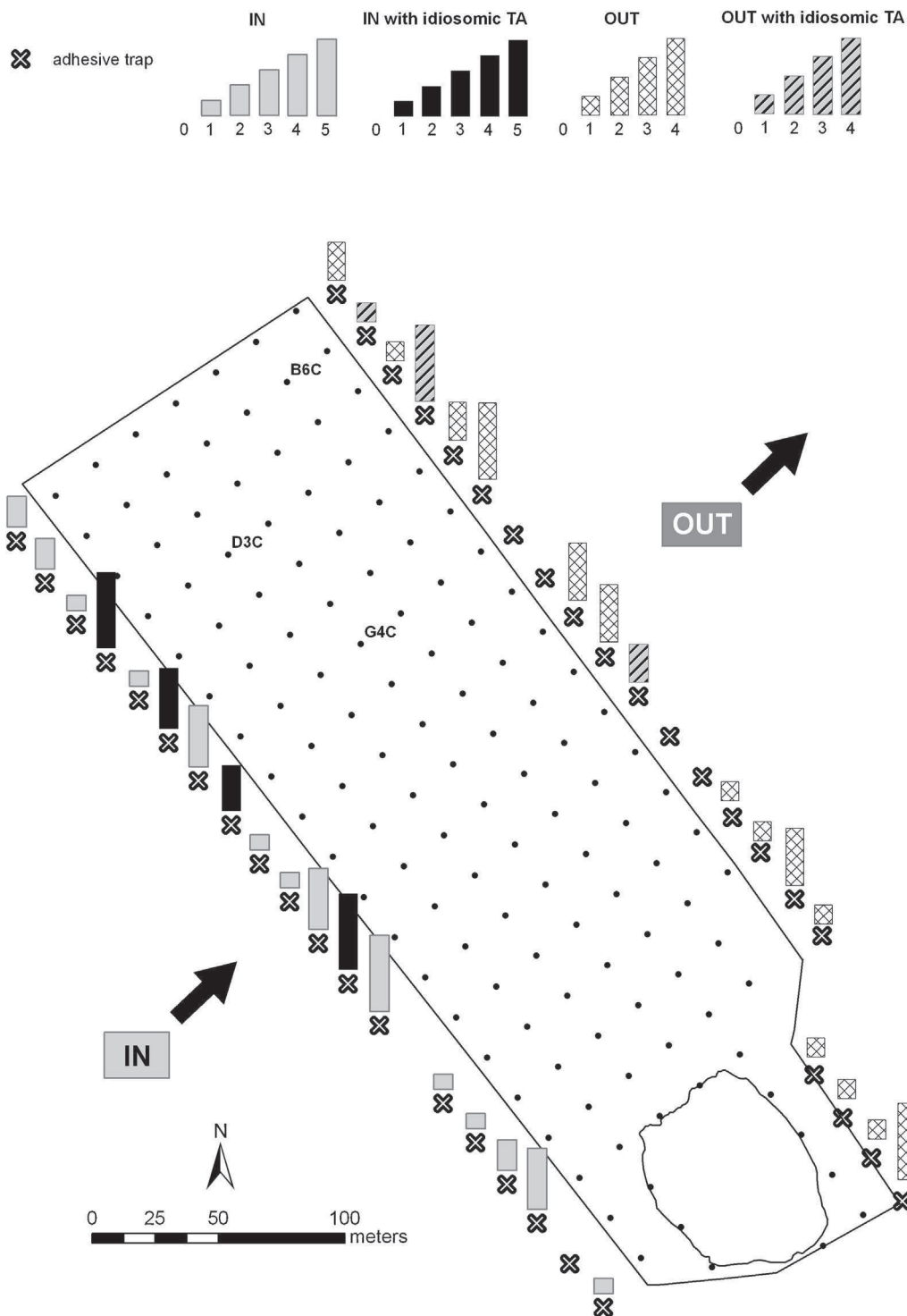


Fig. 1. Artificial water catchment Chicken Creek. Installed adhesive traps: distance 20 m, disposable petri dish (150 mm diameter, filled with filter paper brushed with paraffin-based bag balm) at a height of 0.3 m. Exposition from 23.07.2009 to 03.09.2009 (42 days, immersion oil approach (see Table 1)). Main wind direction is west-southwest. Adhesive traps are indicated by an “x”. Above the “x” amoebal individual numbers are given by bars. Black or shaded bars (“with idiosomic TA”) indicate that, besides xenosomic amoebae, idiosomic amoebae had been found. “IN”: traps at the western border of the catchment, supposed to catch aerial amoebae from outside the catchment (source). “OUT”: traps at the eastern border of the catchment, supposed to catch aerial amoebae from inside the catchment (sink). The dots inside the catchment are coordinates; soil samples were taken at coordinates B6, D3, and G4, covered with vegetation (see Tables 1 and 2).

full shells (living individuals) and empty shells (dead individuals). Testate amoeba species were identified and enumerated directly with an inverted microscope (Leitz Diavert, 200 \times) using soil suspensions (30–500 mg soil per sample) received from serial dilution. Soil suspensions (in 1 M KCl) were used for measurements of soil

pH with a glass electrode. Water content (% of dry mass) of unsieved substrate is based on air-dried material. Dust deposition was measured by passive dust samplers (Suspension Sediment Traps, 45 cm height; modified Wilson and Cooke Catcher, 45 and 165 cm height).

Table 1
Sampling scheme for adhesive traps and soil samples. Adhesive traps: exposition time, amount of adhesive traps and samples (3 cover slip areas per trap), and embedding medium used for microscopical investigation of airborne testate amoebae. With respect to the 42-days exposition, in a first approach water was used to connect the sticky trap surface with the glass slide (cover slip), and in a second (more successful) approach, immersion oil. Here, other locations within the adhesive trap surface had been scanned microscopically. “Used for” = data basis for the calculations or species lists in figures and tables. “IN” = adhesive traps installed in the western part of the catchment site. Soil samples: B6, D3, G4: soil samples (spatula samples, five samples per site pooled, each sample 50 mm² × 3 mm depth) from three sample dates. “C” = covered with vegetation.

Exposition time	Adhesive traps	Samples	Embedding medium	Used for
23.07.–03.09.2009 (42 days)	42	126	Water	Figs. 2 and 3, Table 3 (<i>C. aerophila</i> , <i>C. ambigua</i>)
01.08.–17.08.2008 (16 days)	13	39	Water	Figs. 2 and 3, Table 3 (<i>T. complanatum</i>)
17.08.–19.09.2008 (33 days)	15	45	Water	Method test
23.07.–03.09.2009 (42 days)	40	120	Immersion oil “Immersion oil” subsample	Figs. 1–3, Table 3
23.07.–03.09.2009 (42 days)	19	57	Immersion oil	“IN” for “amoeba rain” calc. in Section 3.1, Fig. 1
23.07.–03.09.2009 (42 days)	21	63	Immersion oil	“OUT”, Fig. 1
Sampling date	Site (grid coordinates)	Used for		
24.08.2009	B6, D3, G4	Figs. 2 and 3, Tables 2 and 3		
06.09.2011	B6, D3, G4	Figs. 2 and 3, Tables 2 and 3		
07.09.2012	B6, D3, G4	Figs. 2 and 3, Tables 2 and 3		

2.4. Statistical analyses

Cluster analysis of testate amoeba aerial transportation and target habitats (MVSP software, Kovach Computing Services, Wales, UK) used unweighted pair group method of average linkage (UPGMA) and Spearman coefficient (considering species inventory and relative abundances of testate amoebae, full shells (living individuals) and empty shells (dead individuals)).

3. Results

3.1. Airborne testate amoebae

In contrast to most other studies dealing with aerial distribution of microorganisms, we used direct counting of propagules instead of less reliable indirect culture-based methods (see Foissner, 1987). However, the analysis of the adhesive traps for testate amoebae was quite difficult, since the cellulose layer covered with adhesive bag balm was not suitable for high-resolution transillumination microscopy. Furthermore, the amoeba shells stuck firmly to the bag balm thus turning the shells sometimes necessary for species determination was not possible. Moreover, a proper embedding medium was difficult to find. Bag balm used for adhesive traps was paraffin based (hydrophobic), but contained also water. In a first approach, water was used as embedding medium. However, due to the hydrophobic character of the paraffin component, numerous small air bubbles emerged, which could be easily confused with *Trinema*- or *Euglypha*-like testate amoebae. In a second approach, a hydrophobic artificial resin (Euparal, Roth) was used. However, these samples became extremely muddy because of the water content of the balm. Subsequent use of immersion oil avoided these artifacts. Thus, we used the resulting 120 samples (from 40 traps) for further analysis. Irrespective of the embedding medium or microscopy method (we tested inverse and direct microscopes), only very few amoeba shells could be found on the sticky surface of the traps. To detect a single individual, sometimes several hours of microscopy had to be taken. Furthermore, the amoebae adhered to the traps were dried out and

intransparent. Thus, a distinction between living individuals (full shells) and dead individuals (empty) shells) was not possible. Furthermore, due to these methodological difficulties, a quite complex sampling scheme emerged:

Within an altogether 91-day exposure of 70 adhesive traps (330 cover slip areas, Table 1) at Chicken Creek catchment edge, 12 species of testate amoebae were identified to be of airborne origin (Fig. 1, Table 3). Further analyses (immersion-oil based investigations only) considered 40 adhesive traps exposed for 42 days (23.07.2009–03.09.2009): Two xenosomic taxa, *Phryganella acropodia* (51% of all individuals found, diameter about 35–45 µm) and *Centropyxis sphagnicola* (23% of all individuals found, longest axis about 55–68 µm), occurred most frequently, while the more fragile idiosomic taxa (*T. dentata* (longest axis about 40 µm), *Euglypha* spp. (longest axis about 25–35 µm), *Trinema* spp. (longest axis about 25–45 µm)), occurred less frequently (in total 10% of all individuals found) (Table 3, Fig. 1). Considering the scanned area of the 19 adhesive traps (immersion oil approach, Table 1) exposed for 42 days at the western part of the catchment (IN), a total “adhesive” area of 18468 mm² (19 traps × 3 cover slips × 18 mm × 18 mm) contained 47 testate amoebae (Table 3). Based on these data, we could extrapolate an amoeba rain of 61 individuals d⁻¹ m⁻² (2545 individuals m⁻² within 42 days, full and empty shells (living and dead individuals combined)).

3.2. Target substrate

Soil surface samples from Chicken Creek catchment site indicated xenosomic *C. sphagnicola* and *P. acropodia*, but also idiosomic *E. rotunda* as dominant species (Table 3). While only very few individuals from idiosomic *Euglypha* taxa were detected by adhesive traps, the big xenosome-bearing amoebae dominated both adhesive traps and soil samples. Six more taxa (18 in total) occurred in the target substrate compared to adhesive traps (Table 3). Some of these taxa, as from the genus *Arcella*, are quite conspicuous, but only a few individuals were detected. Since main exposition period of the adhesive traps was from 23.07.2009 to 03.09.2009, soil samples

Table 2
Testate amoebae from “Chicken Creek” catchment, soil samples. pH (KCl), H₂O: soil moisture (in % dry mass). B6C, D3C, G4C: (sandy) sites covered with vegetation.

	07.09.2012 pH/H ₂ O	06.09.2011 pH/H ₂ O	24.08.2009 pH/H ₂ O
B6C	6.7/7.3%	6.5/13.3%	6.6/0.9%
D3C	7.3/4.3%	7.0/19.1%	7.2/7.8%
G4C	7.3/3.4%	7.1/14.9%	7.0/4.0%

Table 3

Testate amoebae, full (living amoebae) and empty shells (dead amoebae) combined and expressed as relative abundances (in %). IN, OUT: Adhesive traps installed at the western part of the catchment site (exposed to the main wind direction) were considered as input zone (IN), traps installed at the eastern part of the catchment site were considered as output zone (OUT) (Fig. 1). *Trinema complanatum* was found in a trap exposed on an earlier sampling period (01.08.2008–17.08.2008, indicated with *). *Centropyxis aerophila* and *Cyclopyxis ambigua* (indicated with **) were found only on an earlier investigation (cf. Table 1, water used for embedding). B6C, D3C, G4C: soil samples from “Chicken Creek” study site (upper 3–5 mm, vegetated spots) considered as “target substrate”. Amoeba densities based on cover slip areas (3 × 18 mm × 18 mm per trap; IN: 19 adhesive traps, OUT: 21 traps) or Ind. gdm⁻¹ (B6C, D3C, G4C).

	Adhesive traps					Target substrate					
	23.07.2009–03.09.2009		24.08.2009			06.09.2011			07.09.2012		
	IN	OUT	B6C	D3C	G4C	B6C	D3C	G4C	B6C	D3C	G4C
<i>Arcella arenaria</i>					2.18				0.18		
<i>Arcella arenaria compressa</i>				2.42	5.75	0.97	0.95		2.92	2.12	0.21
<i>Arcella rotundata stenostoma</i>			1.13	0.81							0.21
<i>Centropyxis aerophila</i>		(5.13)**			0.74	0.97		2.70	0.62	3.19	
<i>Centropyxis elongata</i>		2.56								0.88	
<i>Centropyxis laevigata</i>								2.70			
<i>Centropyxis plagiotoma terricola</i>					2.87		9.52		17.70	9.03	9.96
<i>Centropyxis sphagnicola</i>	25.53	17.95	2.15	24.19	40.23	31.07	25.71	32.43	9.20	16.28	14.31
<i>Centropyxis sylvatica</i>			0.10	7.26	6.49			10.81	0.97	1.77	0.83
<i>Centropyxis sp.</i>	4.26										
<i>Corythion dubium</i>			0.10								
<i>Cryptodiffugia compressa</i>			1.95	6.45	0.74						
<i>Cyclopyxis ambigua</i>		(2.56)**									
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>		5.13	4.41		9.36	13.59	47.62	2.70	3.19	0.88	
<i>Cyclopyxis kahli</i>										0.35	
<i>Cyclopyxis sp.</i>	4.26	2.56									
<i>Diffugia lucida</i>	2.13		0.51						0.44	2.65	
<i>Diffugia stoutii</i>			19.67								
<i>Euglypha rotunda/laevis</i>			35.86	13.71	6.49	2.91		10.81	24.96	35.93	35.89
<i>Euglypha sp.</i>	2.13	2.56									
<i>Phryganella acropodia</i>	48.94	48.72	34.12	41.94	24.42	50.49	16.19	29.73	31.77	15.58	8.92
<i>Plagiopyxis intermedia</i>					0.74			2.70	0.71	0.53	28.63
<i>Plagiopyxis sp.</i>	4.26										
<i>Schoenbornia viscidula</i>				0.81					0.35	3.89	
<i>Tracheleuglypha dentata</i>	2.13										
<i>Trigonopyxis arcula</i>		5.13									
<i>Trinema complanatum</i>		(2.56)*									
<i>Trinema lineare</i>	2.13	2.56		0.81					4.78	6.90	1.04
<i>Trinema penardi</i>		2.56							2.21		
<i>Trinema sp.</i>	4.26										
<i>Valkanovia elegans</i>				1.61				5.41			
Individuals (total)	47	35 (39)	15632	2121	2297	934	1001	340	19238	9351	7908

from 24.08.2009 reflected immigration of airborne testate amoebae best (Table 3).

3.3. Colonization success of airborne testate amoebae

Subsequent substrate samplings (2009–2012, Fig. 2) from Chicken Creek catchment site were conducted to analyze colonization success of airborne immigrants. Almost all amoeba species of aerial origin were found in the soil samples. *C. sphagnicola* and *P. acropodia* have been the dominant taxa in both adhesive traps and soil samples (Table 3). Cluster analysis clearly combined putative “input” and “output” with respect to species inventory and relative abundances (Fig. 3), separating these airborne amoebae strictly from those from the catchment substrate samples. While the early developmental stages from Chicken Creek catchment substrate were dispersed all over the respective cluster, the oldest stages from 2012 were arranged close together considering relative abundances (Fig. 3).

4. Discussion

4.1. Amoeba rain

Generally, wind transportation is considered to be the main dispersal agent for soil protists. In addition, other vectors such as animals (birds, mammals, insects, mites) and human activities should be taken into account as well (Chardez, 1965; Lara et al.,

2011; Wilkinson, 2010; Wilkinson et al., 2012). However, as our study site is fenced and located in a restricted mining site area, it appears unlikely that human activities are contributing in a significant way to amoebal distribution. Moreover, due to the mining site location, the immediate surroundings of the catchment also consist of more or less organism-free substrates. Thus, amoebal immigration may occur mainly by wind transportation rather than by small animals (insects, mites). With respect to testate amoebae, besides population size, the shell size and the ability to form cysts are important for wind transportation. Smith et al. (2008) analyzed long-distance wind aerial transportation of testate amoebae from a biogeographical point of view and demonstrated that transportation over continents is possible using global wind currents. Controversial discussions about cosmopolitan distribution of protists are still ongoing (e.g., Fenchel and Finlay, 2004; Foissner, 2006). However, local endemism appears to be a matter of fact, especially in larger-sized taxa of testate amoebae, while very small testate amoebae (<20 µm) are more likely cosmopolitan (Yang et al., 2010).

To conclude, our data suggest that wind transportation may be the most important dissemination vector, since human and animal activities can be excluded as a main factor and almost all amoebae species of aerial origin (adhesive traps) were also found in the soil samples and (often) vice versa. Because of exceptionally strong wind conditions at our study site (see Section 4.2) and possible source habitats nearby, also larger amoebae (>50 µm) occurred in our adhesive traps.

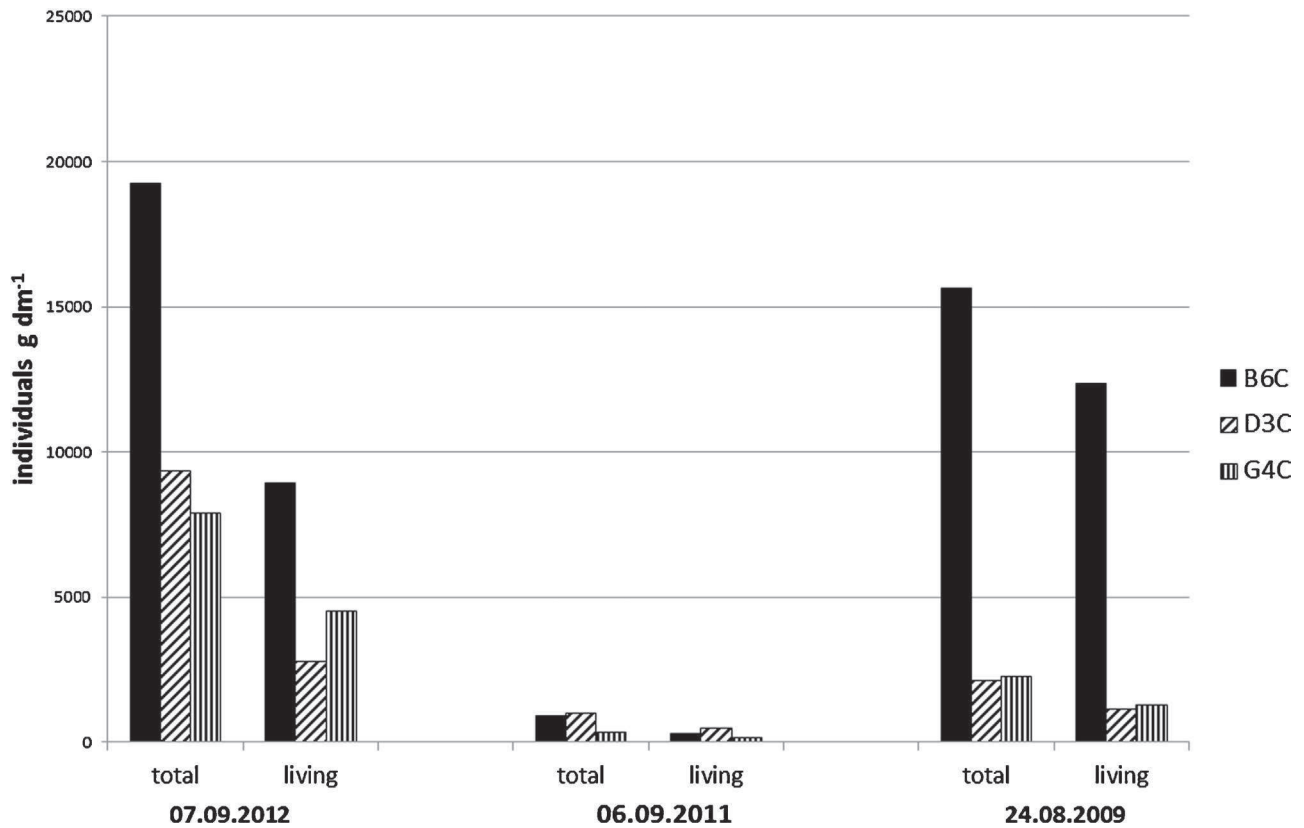


Fig. 2. Testate amoebae from Chicken Creek catchment, soil samples. B6C, D3C, G4C: (sandy) sites covered with vegetation. Individuals per g dry mass soil. “total”: full and empty shells, “living”: full shells.

4.2. “Target” (sink) substrate

A successful aerial colonization of new land surfaces by testate amoebae took place within a short time span, characterized by relatively large (heavy) xenosomic taxa as *P. acropodia* and *C. sphagnicola*, in a size range between about 35 and 68 μm. These taxa have been dominant in both adhesive traps and soil samples, pointing to a strong aerial prevalence and colonization success. Our

findings are corroborated by earlier studies dealing with aerial amoebal mine site colonization. Medium-sized, ubiquitous xenosomic amoebae appeared often quite early in newly exposed land surfaces (e.g., Wanner et al., 1998; Wanner and Dunger, 2001). In the present case, *P. acropodia* was most dominant, while small idiosomic amoebae (e.g., *Trinema* spp., *Euglypha* spp.) were found only in small numbers. It remains unclear if there is just a methodological problem, since in adhesive traps, transparent idiosomic

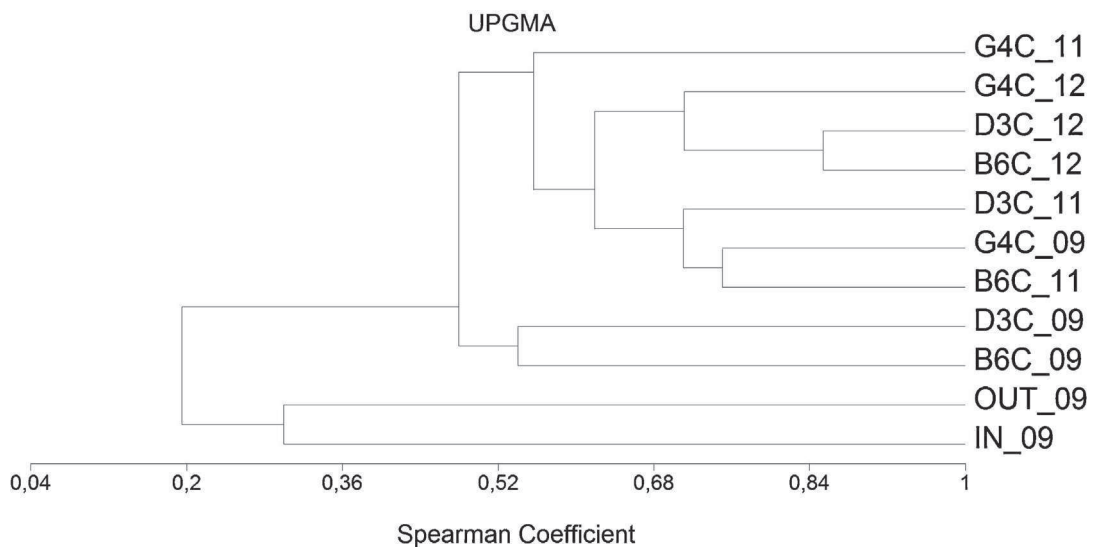


Fig. 3. Cluster analysis (UPGMA clustering method, Spearman coefficient as similarity), taxa and relative abundances of testate amoebae combined, living (full) and dead (empty tests) individuals. Samples as in Fig. 2. IN, OUT: aerial testate amoebae from adhesive traps exposed to catch putative source (IN) and sink (OUT) amoebae (see Fig. 1). B6C, D3C, G4C: soil samples covered with vegetation, taken between 2009 and 2012 (see Fig. 1 and Tables 1 and 2).

amoebae were not as easy to detect as dark xenosomic taxa. However, findings from an earlier study indicate that idiosomic amoebae appeared late with varying degrees of colonization success, presumably dependent on local substrate conditions (Wanner and Elmer, 2009). Considering the findings of Yang et al. (2010), Lara et al. (2011), and Wilkinson et al. (2012), who discussed that long-distance transportation is dependent mainly on size, our study confirms these results. Based on the physics of particle transportation by wind large regions beyond the mining area are possible sources of dust and therefore testate amoebae, too. Sandy soils of arable lands are affected by wind erosion, but also tillage can emit considerable amounts of dust. This is obvious at days in spring when seedbed preparations are carried out and the dust concentration increases area wide (UBA, 2013). Dust fluxes entering and leaving the catchment have been measured continuously since 2010. The term “dust” includes all wind-borne particles with a diameter smaller than 63 μm . The differences between incoming and outgoing fluxes were accounted as deposition or emission. The catchment has been a deposition area over the entire period, with lower rates during the winter and higher rates at summer caused by the developed vegetation. Also a tendency of increased deposition rates with increasing vegetation development over the years could be verified. Due to the slow deposition velocity of dust ($<0.2 \text{ m s}^{-1}$) higher deposition rates occurred at lower wind speeds (results not shown). The measured dust deposition in the Chicken Creek catchment was between 73 and 230 $\text{mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (unpublished data) and only slightly above the annual average of 70–90 $\text{mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ estimated by the Environmental Agency (LUGV, 2012).

In Chicken Creek catchment case, winds blowing over these large, open landscapes are very strong, being able to transport particles larger than 50 μm over several kilometers. Furthermore, short-distance transportation appears also possible, since afforested areas and farmlands have also been established in the surroundings of the catchment. However, idiosomic taxa, as *Trinema* spp. or *Euglypha* spp., appeared later and in lower densities than expected on these young, sandy mine sites (Wanner et al., 1998; Wanner and Dunger, 2001; Wanner and Elmer, 2009, this study).

4.3. Shift from target to source habitat?

Based on the main wind direction, it appears that the western part of adhesive traps is exposed to immigrating aerial amoebae, while the eastern part of adhesive traps mainly collected amoebae blown away from the catchment site. This would imply a shift from target (“sink”) to “source” dynamics, as discussed in Zaplata et al. (2011) for plants. However, as shown by cluster analysis using Spearman coefficient (thus quantitative data), putative input and output of airborne amoebae were combined and clearly separated from the target habitats. Thus, a shift from sink to source dynamics within Chicken Creek catchment appears unlikely with respect to testate amoebae. Furthermore, while the early developmental stages from Chicken Creek catchment are dispersed all over the respective cluster, the oldest stages from 2012 are arranged close together, pointing to a more consistent and thus stable amoebal development. This is in accordance with the findings of Wanner et al. (2008), who analyzed the early colonization of cellulose-containing litterbags on young mine sites (>10 years): Adjacent litterbags within an investigation site revealed amoebal species and abundances with an increasing similarity during exposition time (407 days), whereas the litterbags between the four investigation sites were colonized differently.

Although it would be necessary to have a longer sequence (some additional years), our analysis of the target substrate of aerial immigration (catchment site) may point to a shift from a stochastic (variable) beginning of community assembly to a more deterministic

(stable) course. This shift can be assigned to an age of seven years of initial soil development.

To conclude, immigration and colonization analyses of terrestrial testate amoebae may be helpful to understand the development of a newly exposed land surface. Although experienced specialists are necessary to conduct these time-consuming studies, the presented data suggest that terrestrial amoebae are suitable indicators for the establishment of biotic-abiotic interactions and appropriate soil structures (Schulz et al., 2013) relevant for ecosystem development and utilization.

Acknowledgements

This study is part of the Transregional Collaborative Research Centre 38 (SFB/TR 38), which is financially supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG, Bonn), and the Chicken Creek Project, financially supported by the Brandenburg Ministry of Science, Research and Culture (MWFK, Potsdam). This study was partly supported by the DFG-project “Spatiotemporal dynamics of biogenic Si pools in initial soils and their relevance for desilication” (So 302/7-1). The authors also thank the Vattenfall Europe Mining AG for providing the research site. Rossen Nenov (BTU Cottbus-Senftenberg) is thanked for providing GIS data and creating the map. Two anonymous referees are thanked for their helpful comments on the manuscript.

References

- Biemelt, D., Nenov, R., 2010. Meteorology. In: Schaaf, W., Biemelt, D., Hüttel, R.F. (Eds.), *Initial Development of the Artificial Catchment ‘Chicken Creek’—Monitoring Program and Survey 2005–2008. Ecosystem Development 2*, Cottbus, pp. 9–19.
- Chardez, D., 1965. *Ecologie générale des thécamoebiens*. Bull. Inst. Agron. Stat Rech. Gembloux 33, 307–341.
- Elmer, M., Gerwin, W., Schaaf, W., Zaplata, M.K., Hohberg, K., Nenov, R., Bens, O., Hüttel, R.F., 2013. Dynamics of initial ecosystem development at the artificial catchment Chicken Creek, Lusatia, Germany. *Environ. Earth Sci.* 69, 491–505.
- Esperschütz, J., Zimmermann, C., Dümig, A., Welzl, G., Buegger, F., Elmer, M., Munch, J.C., Schlöter, M., 2013. Dynamics of microbial communities during decomposition of litter from pioneering plants in initial soil ecosystems. *Biogeosciences* 10, 5115–5124.
- Fenchel, T., Finlay, B.J., 2004. The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity. *BioScience* 54, 777–784.
- Finlay, B.J., 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science* 296, 1061–1063.
- Foissner, W., 1987. Soil protozoa: fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators, and guide to the literature. *Prog. Protistol.* 2, 69–212.
- Foissner, W., 2006. Biogeography and dispersal of micro-organisms: a review emphasizing protists. *Acta Protozool.* 45, 111–136.
- Foissner, W., 2008. Protist diversity and distribution: some basic considerations. *Biodivers. Conserv.* 17, 235–242.
- Gerwin, W., Schaaf, W., Biemelt, D., Fischer, A., Winter, S., Hüttel, R.F., 2009. The artificial catchment Chicken Creek (Lusatia, Germany)—a landscape laboratory for interdisciplinary studies of initial ecosystem development. *Ecol. Eng.* 35, 1786–1796.
- Gerwin, W., Schaaf, W., Biemelt, D., Elmer, M., Maurer, T., Schneider, A., 2010. The Artificial Catchment “Hühnerwasser” (Chicken Creek): Construction and Initial Properties. *Ecosystem Development 1*, Cottbus, 56 pp.
- Gerwin, W., Schaaf, W., Biemelt, D., Winter, S., Fischer, A., Veste, M., Hüttel, R.F., 2011. Overview and first results of ecological monitoring at the artificial watershed Chicken Creek (Germany). *Phys. Chem. Earth* 36, 61–73.
- Hodkinson, I.D., Webb, N.R., Coulson, S.J., 2002. Primary community assembly on land—the missing stages: why are the heterotrophic organisms always there first? *J. Ecol.* 90, 569–577.
- Hüttel, R.F., Gerwin, W., Kögel-Knabner, I., Schulin, R., Hinz, C., Subke, J.-A., 2014. Ecosystems in transition: interactions and feedbacks with an emphasis on the initial development. *Biogeosciences* 11, 195–200.
- Kendzia, G., Reißmann, R., Neumann, T., 2008. Targeted development of wetland habitats for nature conservation fed by natural inflow in the post-mining landscape of Lusatia. *World Min.* 60, 88–95.
- Lara, E., Heger, T.J., Scheihing, R., Mitchell, E.A.D., 2011. COI gene and ecological data suggest size-dependent high dispersal and low intra-specific diversity in free-living terrestrial protists (Euglyphida: *Assulina*). *J. Biogeogr.* 38, 640–650.
- LUGV, 2012. Luftqualität in Brandenburg. In: *Jahresbericht 2012*. LUGV, (http://www.lugv.brandenburg.de/cms/media.php/lbm1.a.3310.de/luft_12.pdf) (access: 10 Feb. 2014).

- Meisterfeld, R., 2002a. Order Arcellinida Kent, 1880. In: Lee, J.J., Leedale, G.F., Bradbury, P. (Eds.), *The Illustrated Guide to the Protozoa*. Society of Protozoologists, Lawrence, KS, pp. 827–860.
- Meisterfeld, R., 2002b. Testate amoebae with filopodia. In: Lee, J.J., Leedale, G.F., Bradbury, P. (Eds.), *The Illustrated Guide to the Protozoa*. Society of Protozoologists, Lawrence, KS, pp. 1054–1084.
- Raab, T., Krümmelbein, J., Schneider, A., Gerwin, W., Maurer, T., Naeth, A., 2012. Initial ecosystem processes as key factors of landscape development—a review. *Phys. Geogr.* 33, 305–343.
- Rivera, F., Bonilla, P., Ramirez, E., Calderon, A., Gallegos, E., Rodriguez, S., Ortiz, R., Hernandez, D., Rivera, V., 1994. Seasonal distribution of air-borne pathogenic and free-living amoebae in Mexico City and its suburbs. *Water Air Soil Pollut.* 74, 65–87.
- Rogerson, A., Detwiler, A., 1999. Abundance of airborne heterotrophic protists in ground level air of South Dakota. *Atmos. Res.* 51, 35–44.
- Schlichting Jr., H.E., 1969. The importance of airborne algae and protozoa. *J. Air Pollut. Control Assoc.* 19, 946–951.
- Schulz, S., Brankatschk, R., Dümig, A., Kögel-Knabner, I., Schloter, M., Zeyer, J., 2013. The role of microorganisms at different stages of ecosystem development for soil formation. *Biogeosciences* 10, 3983–3996.
- Shao, Y., 2000. *Physics and modelling of wind erosion*. Atmospheric and Oceanographic Sciences Library, 23. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 393.
- Smith, H.G., Wilkinson, D.M., 2007. Not all free-living microorganisms have cosmopolitan distributions—the case of *Nebela (Apodera) vas* Certes (Protozoa: Amoebozoa: Arcellinida). *J. Biogeogr.* 34, 1822–1831.
- Smith, H.G., Bobrov, A., Lara, E., 2008. Diversity and biogeography of testate amoebae. *Biodivers. Conserv.* 17, 329–343.
- UBA, 2013. *Current Concentrations of Air Pollutants in Germany*. UBA, (<http://www.umweltbundesamt.de/en/data/current-concentrations-of-air-pollutants-in-germany>, Dessau-Roßlau (access: 10 Feb. 2014).
- Wanner, M., Dunger, W., 2001. Biological activity of soils from reclaimed open-cast coal mining areas in Upper Lusatia using testate amoebae (protists) as indicators. *Ecol. Eng.* 17, 323–330.
- Wanner, M., Xylander, W.E.R., 2005. Biodiversity development of terrestrial testate amoebae: is there any succession at all? *Biol. Fertil. Soils* 41, 428–438.
- Wanner, M., Elmer, M., 2009. Hot spots on a new soil surface—how do testate amoebae settle down? *Acta Protozool.* 48, 281–289.
- Wanner, M., Dunger, W., Schulz, H.-J., Voigtländer, K., 1998. Primary immigration of soil organisms on coal mined areas in Eastern Germany. In: Pižl, V., Tajovský, K. (Eds.), *Soil Zoological Problems in Central Europe*. Institute of Soil Biology, Academy of Sciences of the Czech Republic, České Budějovice, pp. 267–275.
- Wanner, M., Elmer, M., Kazda, M., Xylander, W.E.R., 2008. Community assembly of terrestrial testate amoebae: how is the very first beginning characterized? *Microb. Ecol.* 56, 43–54.
- Wilkinson, D.M., 2001. What is the upper size limit for cosmopolitan distribution in free-living microorganisms? *J. Biogeogr.* 28, 285–291.
- Wilkinson, D.M., 2010. Have we underestimated the importance of humans in the biogeography of free-living terrestrial microorganisms? *J. Biogeogr.* 37, 393–397.
- Wilkinson, D.M., Koumoutsaris, S., Mitchell, E.A.D., Bey, I., 2012. Modelling the effect of size on the aerial dispersal of microorganisms. *J. Biogeogr.* 39, 89–97.
- Yang, J., Smith, H.G., Sherratt, T.N., Wilkinson, D.M., 2010. Is there a size limit for cosmopolitan distribution in free-living microorganisms? A biogeographical analysis of testate amoebae from polar areas. *Microb. Ecol.* 59, 635–645.
- Zaplata, M.K., Fischer, A., Winter, S., 2010. Vegetation dynamics. In: Schaaf, W., Biemelt, D., Hüttel, R.F. (Eds.), *Initial development of the artificial catchment 'Chicken Creek'—monitoring program and survey 2005–2008*. Ecosystem Development 2, Cottbus, pp. 71–96.
- Zaplata, M.K., Winter, S., Biemelt, D., Fischer, A., 2011. Immediate shift towards source dynamics: the pioneer species *Conyza canadensis* in an initial ecosystem. *Flora* 206, 928–934.



The protozoic Si pool in temperate forest ecosystems – Quantification, abiotic controls and interactions with earthworms



Daniel Puppe^{a,b,*}, Otto Ehrmann^c, Danuta Kaczorek^{b,d}, Manfred Wanner^a, Michael Sommer^{b,e}

^a Brandenburg University of Technology Cottbus-Senftenberg, Department General Ecology, 03013 Cottbus, Germany

^b Leibniz-Centre for Agricultural Landscape Research (ZALF) e.V., Institute of Soil Landscape Research, 15374 Müncheberg, Germany

^c Bureau for Soil Micromorphology and Soil Biology, Münster 12, 97993 Creglingen, Germany

^d SGGW – Warsaw University of Life Sciences, Division of Soil Science, Nowoursynowska 166, 02 776 Warsaw, Poland

^e University of Potsdam, Institute of Earth and Environmental Sciences, 14476 Potsdam, Germany

ARTICLE INFO

Article history:

Received 11 June 2014

Received in revised form 11 December 2014

Accepted 23 December 2014

Available online 20 January 2015

Keywords:

Biogenic silica

Testate amoebae

Biosilicification

Terrestrial Si cycle

Si fractions

Humus forms

ABSTRACT

Biogenic silicon (BSi) pools influence Si cycling in terrestrial ecosystems. As research has been focused mainly on phytogenic BSi pools until now, there is only little information available on quantities of other BSi pools. There are no systematic studies on protozoic Si pools – here represented by idiosomic testate amoebae (TA) – and abiotic and biotic influences in temperate forest ecosystems. We selected ten old forests along a strong gradient in soil forming factors (especially parent material and climate), soil properties and humus forms. We quantified idiosomic Si pools, corresponding annual biosilicification, plant-available and amorphous Si fractions of topsoil horizons. Furthermore, we analyzed the potential influences of abiotic factors (e.g. soil pH) and earthworms on idiosomic Si pools.

While idiosomic Si pools were relatively small (up to 5 kg Si ha⁻¹), annual biosilicification rates of living TA (17–80 kg Si ha⁻¹) were comparable to or even exceeded reported data of annual Si uptake by trees. Soil pH exerted a strong, non-linear control on plant-available Si. Surprisingly, no relationship between Si supply and idiosomic Si pools could be found (no Si limitation). Instead, idiosomic Si pools showed a strong, negative relationship to earthworm biomasses, which corresponded to humus forms. We concluded that earthworms control idiosomic Si pools in forest soils by direct (feeding, competition) and/or indirect mechanisms (e.g. change of habitat structure). Earthworms themselves were strongly influenced by soil pH: Below a threshold of pH 3.8 no endogeic or anecic earthworms existed. As soil pH is a result of weathering and acidification idiosomic Si pools are indirectly, but ultimately controlled by soil forming factors, mainly parent material and climate.

© 2014 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Silicon (Si) as the second most abundant element in the earth's crust (Wedepohl, 1995) plays a pivotal role in diverse living organisms comprising pro- and eukaryotes accumulating biogenic silicon (BSi) in various siliceous structures (Clarke, 2003; Ehrlich et al., 2010). In terrestrial ecosystems the BSi pool as a component of the amorphous silica (ASi) pool can be separated into zoogenic, phytogenic, microbial and protistic Si pools (see Fig. 1). While scientific research has been focused especially on the phytogenic Si pool (e.g. Bartoli, 1983; Alexandre et al., 1997; Cornelis et al., 2010), only few publications covered zoogenic, microbial and protistic Si pools yet (Clarke, 2003; Aoki et al., 2007; Wilkinson, 2008). The protistic Si pool in soils comprises mainly terrestrial diatoms and idiosomic testate amoebae (TA).

The worldwide occurring TA form a polyphyletic group of abundant, unicellular organisms producing a shell (or test) that evolved independently in the eukaryotic supergroups SAR (Stramenopiles, Alveolata and Rhizaria; see, e.g., Burki et al., 2010) and Amoebozoa (Adl et al., 2012; Meisterfeld, 2002a, 2002b). Their shells can be proteinaceous or agglutinated. TA with agglutinated shells comprise xenosomic and idiosomic taxa building up their shells from foreign materials (so-called xenosomes, e.g., mineral particles) or endogenous self-synthesized calcareous or siliceous platelets (so-called idiosomes), respectively (Meisterfeld, 2002a, 2002b). While (idiosomic) TA with filose pseudopodia evolved in the order Euglyphida (Rhizaria), the order Arcellinida (Amoebozoa) comprises TA with lobose pseudopodia (Adl et al., 2012; Meisterfeld, 2002a, 2002b).

TA have been used as model organisms and bioindicators in numerous paleoecological and ecological studies (e.g. Foissner, 1994; Mitchell et al., 2008a; Wanner et al., 2008). Until now studies focusing on TA and their significance for nutrient cycling have been rare: Schröter et al. (2003) indicated the importance of TA for carbon and nitrogen mineralization and Aoki et al. (2007) pointed to the contribution of idiosomic

* Corresponding author at: Brandenburg University of Technology Cottbus-Senftenberg, Department General Ecology, 03013 Cottbus, Germany.

E-mail address: daniel.puppe@tu-cottbus.de (D. Puppe).

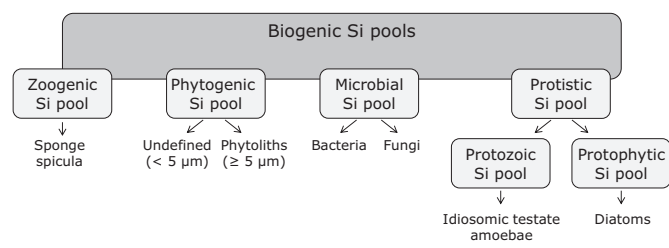


Fig. 1. Biogenic silicon (Si) pools in soils of terrestrial ecosystems. Taken from Sommer et al. (2006), modified.

TA to Si cycling. According to the data of Aoki et al. (2007) annual biosilicification by idiosomic TA in forested ecosystems is comparable to silica release of plant litterfall. In a recent study Sommer et al. (2013) analyzed Si cycling in a beech forest including phytogetic and idiosomic Si pools. They found a relatively small idiosomic Si pool of about 2 kg ha^{-1} compared to the phytogetic Si pool of about 660 kg ha^{-1} . However, annual biosilicification rates of unicellular TA (17 kg Si ha^{-1}) reached about 50% of the annual Si uptake of trees (beech, 35 kg Si ha^{-1}). Puppe et al. (2014) pointed to the presence of the idiosomic Si pool represented by idiosomic TA even at very young (<10 yrs) initial ecosystem states. Altogether, the findings of the scarce studies that analyzed idiosomic Si pools have emphasized the significance of idiosomic TA in terms of Si cycling but there is only limited information on idiosomic Si pool size and abiotic or biotic controls.

Soils' humus form is an integrative indicator for biotic soil processes (e.g. Ponge, 2003). It qualifies TA habitats as mull, moder, raw humus or peats reflecting different porosities, proportions of mineral and organic phases as well as micro-structures at the mm- to μm -scale (Ehrmann et al., 2012; Stoops, 2003). According to Wilkinson (2008) special focus should be given to forest sites showing mull as humus form, because studies on TA ecology have been primarily focused on non-mull ecosystems until now. The type of humus form is strongly linked to the presence/absence of earthworms (Ponge, 2003). In a given climate and land use system earthworm abundances and biomasses themselves are mainly controlled by soil texture and soil acidity (Curry, 2004), both of which are linked to parent material and long-term pedogenic processes, respectively.

We hypothesized that the idiosomic Si pool is of significant importance for Si cycling in temperate forests at short time scales. It is controlled by complex interactions of biotic and abiotic factors, which are ultimately related to pedogenesis. We considered earthworms – representing one of the most important groups of soil fauna based on biomass (e.g. Bonkowski and Schaefer, 1997) and as modifiers of soil (e.g. Brown et al., 2000), thus TA habitats – to be important biotic drivers of TA numbers and related idiosomic Si pools. To test our hypothesis we selected ten old forest ecosystems along a large gradient of earthworm biomasses related to different types of humus forms.

The objectives of our work were (i) to analyze abiotic (e.g. pH, C:N, CaCl_2 -soluble Si fraction as a source for platelet synthesis) and biotic (earthworm biomasses) influences on TA densities and corresponding idiosomic Si pools, (ii) to quantify the idiosomic Si pool considering its vertical distribution in topsoils and (iii) to estimate the annual biosilicification rates of living idiosomic TA.

2. Materials and methods

2.1. Study sites and sampling scheme

We selected ten non-eroded, forested sites in Germany showing huge differences in climate, parent material and pedogenesis. Mean annual precipitation rates range from 530 to 1600 mm, mean annual air temperatures from 8 to 11°C (Table 1). Soils comprise (i) a sandy Arenosol developed from eolian sands (SL, dune), a Podzol and a Planosol from siliceous sandstones (HS, HK) very low in weatherable

minerals (<10% feldspars, mica), (ii) silty to loamy Luvisols and Stagnosols from calcareous, illitic loess (MR, PP) and sandy to loamy Luvisols and Stagnosols from glacial till (RO, AB), both parent materials with intermediate contents of weatherable minerals (feldspars, mica), (iii) a clayey Cambisol from dolomitic limestone (EG), (iv) a clayey Stagnosol from kaolinitic claystone (ZE) and finally (v) a clayey, smectitic Vertisol from basalt (HE) very high in weatherable minerals, like augite and plagioclase. The forest stands are old and are assumed to be in steady state in terms of TA dynamics at a decadal time scale. Six out of ten sites are characterized by the humus form mull (AB, EG, HE, MR, PP, ZE), while four sites representing either moder or peat (non-mull: RO, SL, HS, HK) (Table 1). Further details for sites EG, HE, HK, HS, MR and SL can be found in Sommer et al. (2002).

Soil samples were taken in four field replicates ($n = 4$) at all sample sites except HK ($n = 3$). The field replicates ($20 \text{ cm} \times 20 \text{ cm}$ each) were placed randomly within an area of approx. 100 m^2 . Per field replicate samples were taken in the upper 5 cm (incl. organic layers except for fresh litter) differentiating between two superimposed soil compartments about the same size (ideally $20 \text{ cm} \times 20 \text{ cm} \times 2.5 \text{ cm}$ each) and transferred to plastic bags. Sampling took place in spring 2010 within six weeks (April 26th–June 6th) resulting in altogether 78 samples. Soil samples were air dried and sieved (2 mm) to separate the fine-earth fraction (<2 mm) from skeleton content (SC; >2 mm). For soil analysis only fine-earth was used ($n = 78$).

2.2. TA and idiosomic Si

After soil-homogenization by gentle mixing 2 g of fresh soil was taken per sample ($n = 78$) for TA analyses and stored in 8 ml of formalin (4%). Soil suspensions received from serial dilution (1000–31.25 mg soil in 8 ml of water each) were stained with aniline blue (see Wanner, 1999). TA were enumerated using an inverted microscope (magnifications of $200\times$ and $400\times$) differentiating between full (living incl. encysted individuals, stained) and empty shells (dead individuals, unstained) of the orders Euglyphida and Arcellinida.

The Si pool of idiosomic TA was calculated assuming TA shells to consist of pure SiO_2 . This results in a slight overestimation of the real Si pools, because biogenic opal contains up to 10% H_2O (Bartoli and Wilding, 1980) and in the taxon *Assulina* platelets are embedded in a thick organic matrix (Mitchell et al., 2008b). Within Euglyphida we differentiated between idiosomic taxa with known silica contents per shell published by Aoki et al. (2007). Summarizing these data we calculated Si contents (pg shell^{-1} , in parentheses) by simple multiplication ($\text{SiO}_2\text{-content} \times 28 / 60 = \text{Si-content}$) for 9 taxa: *Assulina muscorum* (750), *Corythion dubium* (580), *Euglypha* spec. (720), *Euglypha rotunda/laevis* (420), *Euglypha strigosa* (1420), *Tracheleuglypha dentata* (750), *Trinema complanatum* (500), *Trinema enchelys* (770) and *Trinema lineare* (360). Indistinctly idiosomic shells or other silica platelet-synthesizing taxa (e.g. *Valkanovia elegans*) were recorded as “idiosomic TA” with an averaged Si content of 700 pg (mean of the 9 taxa above) per shell.

We calculated TA densities (ind. cm^{-2}) considering total individuals (ind. g^{-1} dry mass), bulk density (g cm^{-3} , see Section 2.3 for definition) and thickness per soil compartment in cm. Idiosomic Si pools (g ha^{-1}) were calculated per soil compartment multiplying the number of total idiosomic individuals (living plus dead amoebae; ind. g^{-1} dry mass) per taxon and “idiosomic TA” with corresponding Si content (pg shell^{-1} ; given in parentheses above) and fine-earth mass (see Section 2.3) per soil compartment. Afterwards, the results for all taxa and “idiosomic TA” were summed up (for details see Sommer et al., 2013; Puppe et al., 2014).

For the upper 5 cm of soil individual densities and idiosomic Si pools were calculated by addition of results for superimposed soil compartments.

For estimation of annual biosilicification only living idiosomic TA were considered in the calculation due to their ability of reproduction.

Table 1
Site characteristics, geographic positions and climate data listed for the sampled forests.

Site	Lithology	Soil group (WRB)	Humus form	Forest type	Coverage (%)			Geographic position		Altitude m a.s.l.	Precipitation mm	Temperature °C
					Tree	Shrub	Herb	Latitude	Longitude			
AB	Calcareous glacial till	Stagnosol	Mull	d (beech, oak)	68	3	70	54°12'23" N	13°02'21" E	34	654	8.6
PP	Calcareous loess	Stagnosol	Mull	m (pine, beech)	70	0	2	48°51'17" N	08°46'14" E	473	889	9.5
MR	Calcareous loess	Luvisol	Mull	d (beech)	85	35	50	49°07'13" N	08°40'38" E	217	776	10.0
ZE	Kaolinitic claystone	Stagnosol	Mull	d (hornbeam, oak)	85	10	60	48°38'37" N	09°33'13" E	390	1090	9.9
EG	Dolomitic limestone	Cambisol	Mull	d (beech)	65	0	78	48°20'19" N	09°25'42" E	786	808	9.5
HE	Basalt	Vertisol	Mull	m (beech, ash, spruce, maple)	65	3	60	47°47'53" N	08°45'08" E	703	820	9.2
HS	Siliceous sandstone	Podzol	Moder	c (pine, spruce)	73	18	63	48°34'21" N	08°20'60" E	832	1607	8.1
HK	Siliceous sandstone	Planosol	Peat	c (spruce, pine)	65	15	60	48°34'13" N	08°20'53" E	907	1607	8.1
RO	Calcareous glacial till	Luvisol	Moder	d (beech, oak)	70	5	5	53°30'38" N	13°21'43" E	71	530	8.7
SL	Eolian sands (dune)	Arenosol	Moder	m (pine, beech)	80	0	5	49°20'51" N	08°38'14" E	123	861	11.0

d = deciduous, c = coniferous and m = mixed forested; values for precipitation and temperature = annual averages for the period 1981–2010 (German Meteorological Service).

Subsequently, results were multiplied with 13 and 90 (amoeba generations per year, see Foissner, 1999) for minimal and maximal annual biosilicification, respectively.

2.3. Soil parameters

2.3.1. Soil pH and C:N ratio

Soil pH was measured using a glass electrode in a 0.01 M CaCl₂ solution with a soil:solution ratio of 1:5 (DIN ISO 10390, 1997).

For total carbon as well as nitrogen contents (C_t and N_t) fine-earth samples were finely powdered in a disc mill. Subsequently, C_t and N_t were determined by dry combustion using an elemental analyzer (CNS TruSpec, Leco Instruments) and contents of total inorganic carbon (TIC) were measured with a multiphase analyzer (RC 612, Leco Instruments). Soil organic carbon (SOC) contents were calculated by subtraction (C_t – TIC) and C:N ratios were calculated by division (SOC:N_t). Soil C and N analyses were performed at the minimum of two lab repetitions per sample. Soil organic matter (SOM) content was calculated by multiplication of SOC with 1.72 (Rowell, 1997).

2.3.2. Extractions

For extraction of the CaCl₂ soluble, so-called plant-available Si fraction (Si_{CaCl2}) 2 g of soil was mixed with 20 ml of a 0.01 M CaCl₂ solution per sample and continuously shaken for 16 h using a lab roller mixer (Haysom and Chapman, 1975; de Lima Rodrigues et al., 2003; Höhn et al., 2008). It is assumed that this Si fraction is available to idiosomic TA, hence characterizes soils' Si supply for idiosomic TA.

The amorphous pedogenic Si fraction (Si_{Tiron}) was extracted by mixing 30 mg of soil with 30 ml of a 0.1 M Tiron solution per sample under an extraction time of 1 h at 80 °C (Biermans and Baert, 1977; Kodama and Ross, 1991; Höhn et al., 2008).

Subsequently, the extracts were centrifugated (4000 rpm, 30 min) as well as filtered using 0.45 µm polyamide membrane filters and Si contents in the extracts were determined by ICP-OES (iCAP 6300 Duo, Thermo Scientific). Complete extraction work was done using plastic equipment only and results represent arithmetic means of three lab repetitions per sample.

All results except for pH were converted to an oven-dry basis (105 °C).

2.3.3. Data conversion and calculation steps

Bulk densities (BD) were calculated from dividing weight of dried (105 °C) soil samples by corresponding volume (thickness in cm × 20 cm × 20 cm). Fine-earth mass (FEM in kg m⁻²) was calculated considering bulk density, thickness and skeleton content (wt.% > 2 mm) (Schlichting et al., 1995).

Total fine-earth masses of the upper 5 cm (FEM_t) were calculated as the sum of FEM of the superimposed compartments. For the upper 5 cm of soil pH was averaged as follows: Per compartment pH was multiplied

with the corresponding FEM, divided by FEM_t and subsequently these results were summed up.

Mass densities (kg m⁻²) of SOC, N_t, Si_{CaCl2} and Si_{Tiron} were calculated compartment-wise by multiplying FEM with element concentrations (g kg⁻¹). Finally, the results of the superimposed compartments were summed up for the upper 5 cm of soil (for details see Sommer et al., 2002).

Total porosity (soil pore volume, SPV in %) was calculated as follows:

$$SPV = (1 - \rho_b / \rho_x) \times 10^2 \quad (1)$$

where ρ_b is the bulk density of the soil compartment (g cm⁻³) and ρ_x the density of solid soil compounds (g cm⁻³). For the calculation of ρ_x the percentage of organic (SOM) and mineral matter (SMM) (%) = 100 – SOM (%) was considered in the following formula:

$$\rho_x = \left(\text{SOM} \times \rho_{\text{SOM}} / 10^2 \right) + \left(\text{SMM} \times \rho_{\text{SMM}} / 10^2 \right) \quad (2)$$

where ρ_{SOM} is 1.4 g cm⁻³ and ρ_{SMM} is 2.65 g cm⁻³ (data from Rowell, 1997). For the upper 5 cm SPV was calculated as an arithmetic mean of the superimposed compartments.

2.4. Earthworm biomasses

Earthworms were sampled using a combination of active (electrical extraction) and passive (hand-sorting) methods. For the electrical extraction of earthworms an Octet apparatus according to Thielemann (1986a) was deployed in plots of 1/8 m². Subsequently, earthworms were collected by hand in subplots of 1/30 m² down to 30 cm. At each forest site, 6 field repetitions of both methods were conducted. Sampling took place in May/June 1998 (EG, HE, HK, HS, MR, SL), April/May 2007 (AB, RO, ZE) and May 2010 (PP).

Earthworm determination of living organisms was done no later than two days after sampling using the so called glass-tube-method (Thielemann, 1986b). The classification keys of Graff (1953), Bouché (1972) and Zicsi (1994) were used for determination following the nomenclature of Easton (1983). Biomasses of the defecated earthworms (fresh mass, g m⁻²) were determined for epigeic (live in and feed on leaf litter, usually no burrows), endogeic (live in and feed on soil, horizontal and vertical burrows) and anecic (feed mainly on organic matter on the soil surface and bury surface litter, permanent – primarily – vertical burrows) species per sample site.

2.5. Statistical analyses

Statistical analyses were performed using the software package SPSS Statistics (version 21.0, IBM Corp.). Normality was tested with the Shapiro–Wilk test following the recommendations of Yap and Sim (2011). Subsequently, the non-parametric Mann–Whitney U-test test

was used for statistical analyses in two-sample ($n = 2$) cases and correlations were analyzed using Spearman's rank correlation (r_s , data from Table 3, $n = 10$).

TA data and environmental data were analyzed via multivariate statistical methods using CANOCO (version 4.51, Biometris – Plant Research International, Wageningen, the Netherlands). We conducted a canonical correspondence analysis (CCA) combining data of TA (individuals of Euglyphida and Arcellinida, empty plus full shells, upper 5 cm) and environment (soil physico-chemical properties and earthworm biomasses) in addition with climate data (precipitation and temperature) and altitude of the sample sites.

3. Results

3.1. Soil properties, TA densities and earthworm biomasses

Soil physico-chemical properties and TA densities of the superimposed soil compartments, hence TA habitats, can be found in Table 2. At coniferous sites (Podzol, moder: HS; Planosol, peat: HK) the upper and lower compartments were quite homogenous with significant differences only for soil pH. At mixed and deciduous forested sites the superimposed compartments revealed significant differences: While BD and SC increased by trend, SOC, N_t , soil pH, Si_{CaCl_2} and Si_{Tiron} rather decreased with depth. Regarding all analyzed forest sites SOC and soil pH differed significantly in the corresponding upper and subjacent compartments at 8 out of 10 sites. For N_t , Si_{CaCl_2} and Si_{Tiron} statistical analyses revealed significant differences at 7, 5 and 4 out of 10 sample sites, respectively.

This vertical differentiation of TA habitat quality is reflected in different TA densities which were generally higher in the upper soil compartments at all sites except HS (Table 2).

A comparison between mull and non-mull sites showed significantly higher FEM, soil pH and Si_{CaCl_2} in the upper 5 cm for mull, while SOC and C:N were significantly lower for mull compared to other humus forms (Table 3), which is well known from other studies (Sommer et al., 2002). C:N is very strongly correlated ($r_s = 0.976$) with SPV, which also relates to the structure of different humus forms. N_t (lower at mull sites) and Si_{Tiron} (about two times higher at mull sites) showed no significant differences comparing mull and non-mull sites. The calculated SPV was significantly higher at non-mull sites. Soil pH controls the available Si fraction (Si_{CaCl_2}) in a highly significant non-linear mode

showing a minimum at pH 3.5 (Fig. 2a). Densities of Euglyphida, Arcellinida and total TA were about six times higher at non-mull sites ($p < 0.05$ in all cases), whereas the opposite holds true for earthworms: Biomasses of epigeic, endogeic and anecic species were generally higher at mull sites. However, significant differences occurred only for endogeic earthworms (Table 3). Endogeic earthworm biomass was positively correlated ($p < 0.01$) to soil pH ($r_s = 0.873$) and negatively correlated ($p < 0.05$) to C:N ($r_s = -0.666$) and SPV ($r_s = -0.640$). Total TA densities were negatively correlated to the biomass (sum of anecic, epi- and endogeic species) of earthworms ($r_s = -0.794$, $p < 0.01$). From Fig. 2b a threshold at approx. 13 g earthworms m^{-2} could be detected above which TA densities remained at a constantly low level.

3.2. Multifactor relationships between total TA and environmental variables

The canonical correspondence analysis (CCA) has been used for a multifactorial analysis on the influence of different environmental factors on TA densities. The first axis of the CCA on total TA community data explained 59.1% of variance in total TA data (Fig. 3a). In combination with the second canonical axis the explanatory power increased to a cumulative value of about 80%. In general, the separation of total TA data was relatively ill-defined, illustrated by the ordination of total TA data around the origin. This is hardly surprising, because many of the typical indicator taxa like xenosomic ones (which were not in the focus of our work) have been pooled as total Arcellinida. Within the order Euglyphida most of the determined TA (often pooled, too, as “idiosomic TA” or *Euglypha* spec.) do not belong to humus-indicator taxa, thus are common in most soils. However, for *T. dentata* and *A. muscorum* we found an ordination beyond origin-proximity. This fits to the description of Foissner (1999), who designates, e.g., *Assulina* spp. as a typical indicator taxon for non-mull soils. The biggest marginal effects ($\lambda_1 = 0.03$) on total TA data ordination showed C:N, FEM and Si_{Tiron} (Fig. 3b). Significant ($p < 0.01$) conditional effects were detected for C:N and FEM. Although marginal and conditional effects generally indicated relatively low eigenvalues (≤ 0.03), the used environmental variables altogether were able to explain about 80% of variance in total TA data.

3.3. Idiosomic Si pools and corresponding annual biosilicification

Idiosomic Si pool size in the upper 5 cm of soil ranged between 0.2 and 0.9 kg ha^{-1} at mull sites (Fig. 4). At the non-mull sites idiosomic

Table 2

Soil physico-chemical properties and testate amoeba (TA) densities of the superimposed soil compartments. Given are means and standard deviation (SD) and significant differences between corresponding upper and subjacent compartments are marked by asterisks (* = $p < 0.05$; (*) = $p < 0.1$).

Site	Depth cm	BD		SC		SOC		N_t		pH (CaCl ₂)		Si_{CaCl_2}		Si_{Tiron}		TA	
		Mg m^{-3}	SD	wt. %	SD	g kg^{-1}	SD	g kg^{-1}	SD	Mean	SD	mg kg^{-1}	SD	g kg^{-1}	SD	Ind. g^{-1} dm	SD
AB	0–2.5	0.33*	0.13	0.3*	0.7	75(*)	44	3.2(*)	1.2	4.1*	0.2	9.4	2.5	2.9*	0.3	7285	1000
	2.5–5	0.66	0.10	5.6	2.1	36	12	2.1	0.5	3.9	0.1	8.2	0.8	2.2	0.1	5365	2065
PP	0–2.1	0.30*	0.14	0*	0	170*	40	5.4*	1.1	4.3*	0.2	18.0*	7.2	6.6*	1.0	21,134(*)	13,142
	2.1–5	0.73	0.20	3.2	1.0	35	3	1.9	0.2	3.8	0.1	8.5	1.2	4.3	0.4	9172	4653
MR	0–2.5	0.50	0.16	0.4	0.5	53(*)	13	2.7(*)	0.5	4.3	0.2	16.1*	2.0	5.9	0.3	13,673*	6605
	2.5–5	0.64	0.28	0.5	0.5	34	15	1.8	0.7	4.1	0.3	11.1	2.8	5.3	1.1	2459	758
ZE	0–2.6	0.60(*)	0.10	7.1	8.2	86*	30	4.3	0.8	4.6*	0.1	15.5	3.7	4.0*	0.8	5056(*)	1174
	2.6–5	0.76	0.06	20.5	20.9	52	13	3.3	0.3	4.2	0.1	15.4	4.4	5.5	0.7	3289	1301
EG	0–2.6	0.19*	0.01	0*	0	217*	40	7.6*	1.2	5.2*	0.2	31.6*	4.3	3.8	1.0	9729*	3226
	2.6–5	0.28	0.03	35.3	20.6	108	22	5.0	0.7	4.6	0.2	27.1	2.3	3.3	0.5	4311	1239
HE	0–2.6	0.50*	0.09	13.5	6.2	59*	6	3.2*	0.3	5.2	0.2	40.2(*)	4.4	6.0	1.4	7271(*)	2654
	2.6–5	0.65	0.05	8.6	6.0	41	6	2.5	0.3	5.0	0.3	34.4	2.8	6.6	2.1	4033	2302
HS	0–3.3	0.05	0.02	0	0	507	51	12.3	1.7	3.0*	0.1	11.1	1.1	7.7	2.7	197,482	76,632
	3.3–5	0.06	0.04	0	0	492	76	13.0	1.9	2.7	0.1	14.0	13.2	7.7	2.2	253,895	52,706
HK	0–2.5	0.09	0.01	0	0	402	161	11.6	5.8	3.5*	0.1	8.3	1.4	3.0	2.7	365,820	56,022
	2.5–5	0.10	0.04	0	0	466	78	13.8	4.2	3.0	0.1	9.8	3.0	2.5	1.5	289,825	73,246
RO	0–3	0.15	0.01	0	0	453(*)	42	15.8*	1.1	3.3*	0.1	10.6	1.9	10.5	4.9	200,422(*)	38,444
	3–5	0.22	0.14	1.5	1.8	328	121	11.3	2.8	2.9	0.1	8.9	2.7	7.2	2.1	116,952	68,380
SL	0–2.5	0.25*	0.12	0*	0	315*	92	10.7*	2.6	3.9*	0.3	13.7*	7.0	10.4*	3.8	51,297	14,663
	2.5–5	0.60	0.18	0.6	0.3	55	18	2.7	0.9	3.5	0.1	6.6	1.3	5.4	1.1	34,090	11,114

BD = bulk density, SC = skeleton content, SOC = soil organic carbon, N_t = total nitrogen, Si_{CaCl_2} = plant-available Si, Si_{Tiron} = amorphous Si, Ind. = individuals, dm = dry mass.

Table 3
 Calculated soil physico-chemical properties and TA densities of the upper 5 cm (means and standard deviation (SD)) at the forest sites. Earthworm biomasses (means) are given for epigeic, endogeic and anecic species. Additionally, calculated means and SD of corresponding columns for mull (AB–HE) and non-mull (HS–SL) sites are stated (highlighted in gray). Significant differences are marked by asterisks (* = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$).

Site	pH (CaCl ₂)		CaCl ₂ extraction		Tiron extraction		Euglyphida		Arcellinida		Total TA		SPV		Earthworm biomass (g m ⁻²)		SOC		N _t		C:N			
	Mean	SD	Si (mg m ⁻²)	SD	Si (g m ⁻²)	SD	Ind. × 10 ⁶ m ⁻²	SD	Ind. × 10 ⁶ m ⁻²	SD	Ind. × 10 ⁸ m ⁻²	SD	%	Epigeic	Endogeic	Anecic	FEM	SD	kg m ⁻²	SD	g m ⁻²	SD	Mean	SD
AB	3.9	0.1	209	43	58	13	1.1	0.2	0.4	0.1	1.5	0.4	80	18	15	26	23.9	5.8	1.1	0.11	56	3	19	3
PP	3.9	0.1	275	72	126	22	1.7	0.8	1.5	0.9	3.1	1.7	78	4	0	0	26.5	6.7	1.7	0.42	71	17	24	2
MR	4.2	0.2	360	76	153	36	1.4	0.9	0.7	0.4	2.2	1.3	78	3	6	0	28.0	9.2	1.1	0.04	58	4	19	2
ZE	4.4	0.1	429	49	139	33	0.5	0.1	0.8	0.2	1.4	0.3	73	17	120	60	28.9	5.0	1.9	0.33	107	19	18	3
EG	4.9	0.2	275	14	34	4	0.4	0.1	0.3	0.04	0.8	0.1	90	0	70	47	9.4	1.5	1.6	0.30	61	9	26	1
HE	5.1	0.2	938	64	161	37	1.0	0.5	0.6	0.1	1.6	0.6	78	0	26	0	25.5	3.2	1.2	0.20	71	13	17	1
HS	2.9	0.1	37	34	19	12	2.3	1.1	3.3	1.7	5.6	2.7	97	1	0	0	2.6	1.2	1.3	0.65	33	18	40	2
HK	3.2	0.1	44	11	13	6	8.4	0.8	6.8	0.6	15.2	0.6	95	6	0	0	4.7	1.0	2.1	0.20	59	5	35	6
RO	3.1	0.1	82	4	76	16	8.8	0.8	4.2	1.2	13.1	1.9	90	7	0	0	8.9	2.5	3.3	0.42	116	19	29	2
SL	3.6	0.1	160	21	131	21	4.6	1.9	3.2	1.1	7.8	2.9	82	2	0	0	20.1	3.9	2.5	0.46	97	15	26	1
Mull mean	4.4*	0.5	414*	268	112	53	1.0*	0.5	0.7*	0.4	1.7*	0.8	80*	7	40*	22	23.7*	7.2	1.4(*)	0.35	71	19	21*	4
Non-mull mean	3.2	0.3	81	57	60	55	6.0	3.1	4.4	1.6	10.4	4.5	91	4	0	0	9.0	7.8	2.3	0.84	76	37	32	6

CaCl₂ = calcium chloride, Si = silicon, Ind. = individuals, SPV = soil pore volume, FEM = fine-earth mass, SOC = soil organic carbon, N_t = total nitrogen.

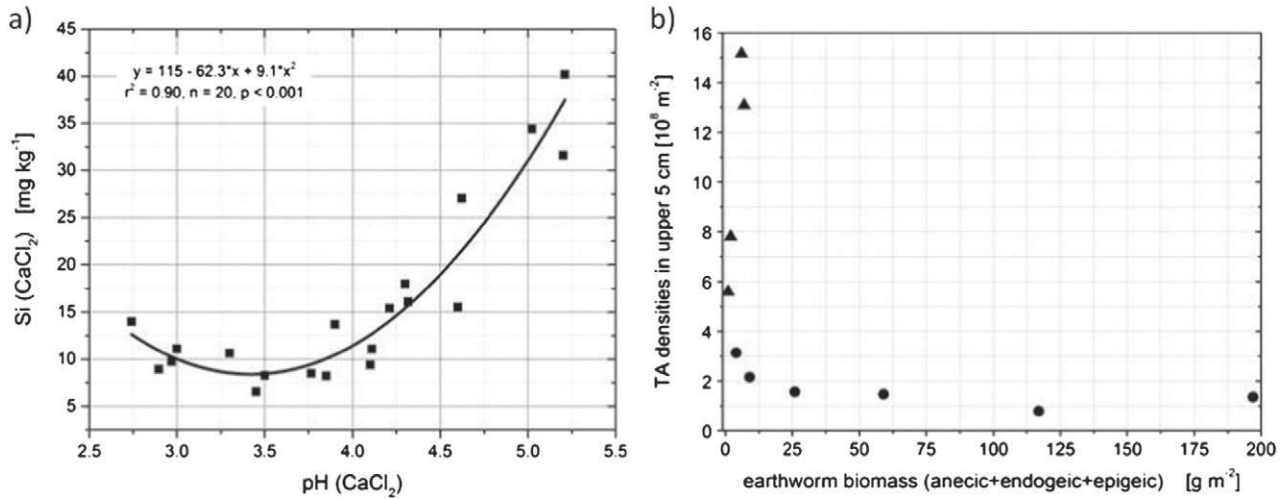


Fig. 2. a) Relationship between soil pH (CaCl₂) and plant-available Si (Si_{CaCl₂}); b) relation between testate amoebae (TA) densities (ind. × 10⁸ m⁻²) and the biomass of earthworms (sum of anecic, epi- and endogeic species) at the forested sample sites (n = 10), circles = mull, triangles = non-mull sites.

Si pools were distinctly higher and ranged between 1.4 and 4.7 kg ha⁻¹. Idiosomic Si pools represented 0.02–0.08% and 0.2–3.7% of the measured pedogenic ASi fraction (Si_{TIRON}, see Table 3) at mull and non-mull sites, respectively. Idiosomic Si pools of the upper 5 cm were negatively correlated (p < 0.01) to soil pH (r_s = -0.879), Si_{CaCl₂} (r_s = -0.782) and the biomass of endogeic earthworms (r_s = -0.925).

While minimal annual biosilicification rates ranged between 0.5 and 2.4 kg ha⁻¹ at mull sites, they reached 2.4 to 11.6 kg ha⁻¹ at non-mull sites. Maximal annual biosilicification rates were about seven times higher with a maximum of 80.4 kg ha⁻¹ at sample site HK (Fig. 4).

At 7 out of 10 sample sites (mull: EG, HE, MR and ZE; non-mull: HS, RO and HK) the Si pools in the upper compartment were larger than in the lower compartment. Statistically marginally significant (p < 0.1) differences between the Si pools in the upper and subjacent soil compartments occurred at one mull (MR) and all moder (HS, RO and SL) sites. At the peat site (HK) we found no significant differences.

While idiosomic Si pools were about 50 (non-mull sites) to 90 (mull sites) times smaller than corresponding phytogetic Si pools (estimation for upper 5 cm), annual biosilicification rates of TA and trees were comparable (Fig. 5). At non-mull sites maximal annual biosilicification of TA could even exceed annual Si uptake of trees.

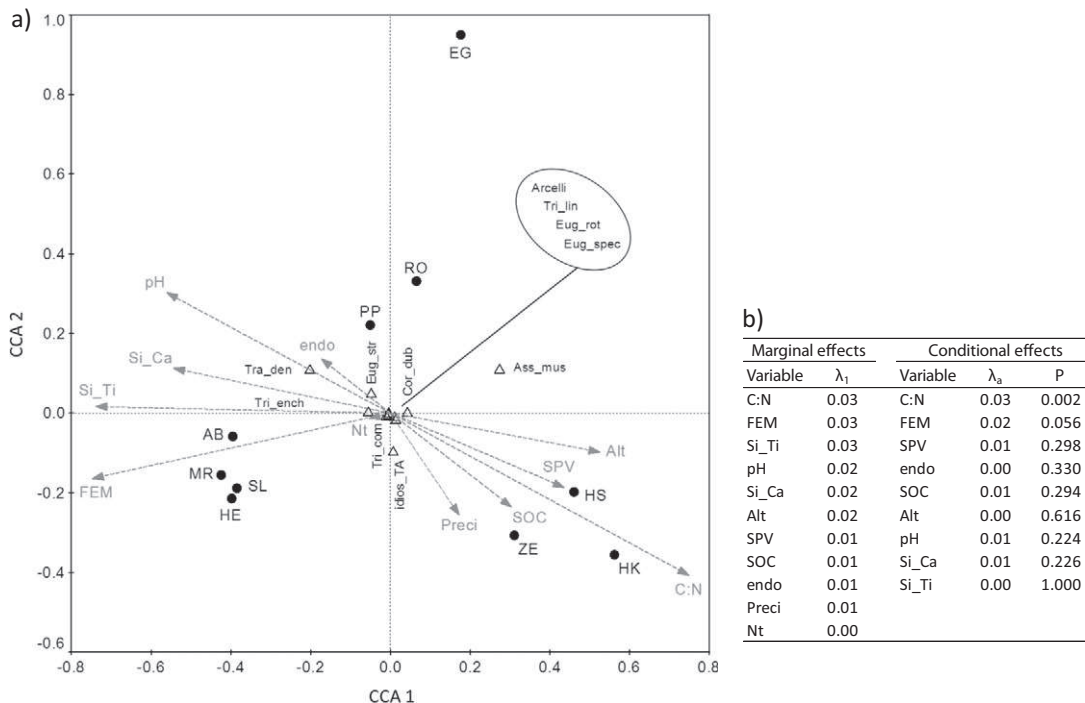


Fig. 3. Triplot (a) of total TA data (Euglyphida and Arcellinida, living plus dead individuals, triangles), environmental variables (soil parameters, climate data, altitude a.s.l. and biomass of endogeic earthworms, arrows) and sample sites (solid circles) based on a canonical correspondence analysis (CCA). The two axes explain 79.9% of variance of TA data. Marginal and conditional effects of the environmental variables are shown in the table on the right (b). The probability-values (p) of conditional effects were calculated using a Monte Carlo permutation test under full model (499 permutations). Abbreviations (in bold) for environmental variables are as follows: **C:N** ratio, **FEM** Earth Mass, **Tiron**-extractable silicon (**Si_{Ti}**), **pH** (CaCl₂), calcium chloride-extractable silicon (**Si_{Ca}**), **Altitude** a.s.l., **Soil Pore Volume**, **Soil Organic Carbon**, **endogeic** earthworm biomass, **Precipitation**, total nitrogen (**Nt**). Abbreviations for TA data: **Assulina muscorum**, **Corythion dubium**, **Euglypha spec.**, **Euglypha rotunda/laevis**, **Euglypha strigosa**, **Tracheleuglypha dentata**, **Trinema complanatum**, **Trinema enchelys**, **Trinema lineare**, "idiosomic TA" and **Arcellinida**.

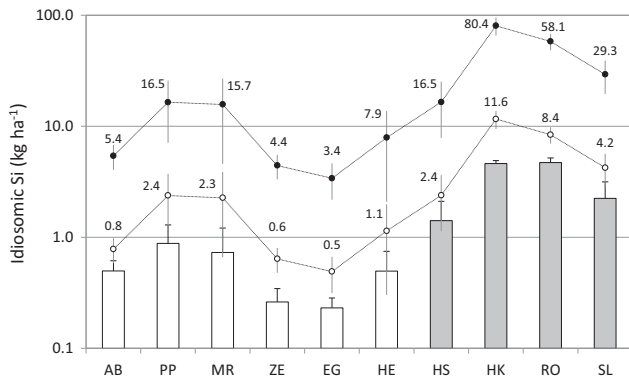


Fig. 4. Calculated idiosomic Si pools in the upper 5 cm at mull (white bars) and non-mull (gray bars) sites (means + SD). Estimated minimal (open circles) and maximal (solid circles) annual biosilicification rates (means ± SD) of living TA are displayed for all sites. Note logarithmical scale and displayed values of biosilicification rates.

4. Discussion

4.1. Biotic or abiotic drivers for idiosomic Si pools?

Surprisingly, the Si supply (needed for platelet synthesis of TA) seems to be of minor importance for idiosomic TA as sites with higher plant-available Si showed lower TA numbers compared to sites low in plant-available Si. Consequently, we exclude Si limitation as a control for idiosomic Si pool differences. The most important influence on idiosomic Si pools seems to be earthworms, thus a biotic interaction. Earthworms might act as a TA control by three different mechanisms: i) As ingestors of TA, ii) as competitors of TA in the food web and/or iii) as modifiers of soils' structure (by surficial mixing of organic and mineral soil phases) – hence TA habitats – and accompanied potential changes of the soil food web.

Amongst bacteria, algae, fungi and nematodes, protozoa belong to the diet of earthworms – although it is not clear yet, whether earthworms prey actively on them or accidentally ingest them with organic matter (see the review of Curry and Schmidt, 2007). In general, only

active protozoans seem to be digested, while encysted individuals probably survive gut passage and – after excystment – even benefit from enriched bacteria in earthworms' feces (Bamforth, 1988; Bonkowski and Schaefer, 1997). In a lab experiment Monroy et al. (2008) found no decreasing TA densities in the gut of earthworms. From these observations it can be concluded that negative effects on total protozoan numbers comprising en- and excysted organisms are unlikely.

Both, earthworms (e.g. Scheu, 2002) and TA (e.g. Schröter et al., 2003) are well-adapted organisms in the decomposer food web. As they exhibit comparable food preferences, i.e. decomposed organic material, algae, fungi and microfauna, they compete for these food resources. Due to their slow metabolism and longer generation times compared to ciliates, flagellates and naked amoebae (Bamforth, 1973; Foissner, 1987), TA could be assumed to be more susceptible to high earthworm feeding activities than other protozoa. However, due to the complex interactions of soil biota this effect is difficult to elucidate in field research, thus future lab experiments are needed for detailed analyses.

Furthermore, earthworms may play an important role in modifying TA's microhabitats. On the one hand, earthworms are generally known for having loosening effects in compacted soils (e.g. Joschko et al., 1989) and enhancing soil porosity (e.g. Lavelle, 1997). On the other hand, results of microcosm experiments of, e.g., Milleret et al. (2009) indicate that especially activities of endogeic earthworms can lead to increased soil densities with decreased pore volumes and water contents (see the review of Blouin et al., 2013). The aforementioned effects are also known from (slight) soil compaction events leading to poorer living conditions for TA (Foissner, 1987). Our results indicate that endogeic earthworms are negatively correlated with pore volume. The decline in micro-habitat availability and quality for TA is reflected in decreasing idiosomic Si pools with decreased pore volume ($r_s = 0.612$, $p = 0.060$). This is in accordance to the results of the performed CCA: ordination of total TA data is significantly affected by C:N and FEM, both of which are strongly correlated to pore volume and linked to the occurrence of earthworms (compare Ponge, 2003; Blouin et al., 2013). Moreover, the modification of soils' structure by earthworms may influence the soil food web (see, e.g., Aira et al., 2008) and this could benefit further competitors or predators of TA.

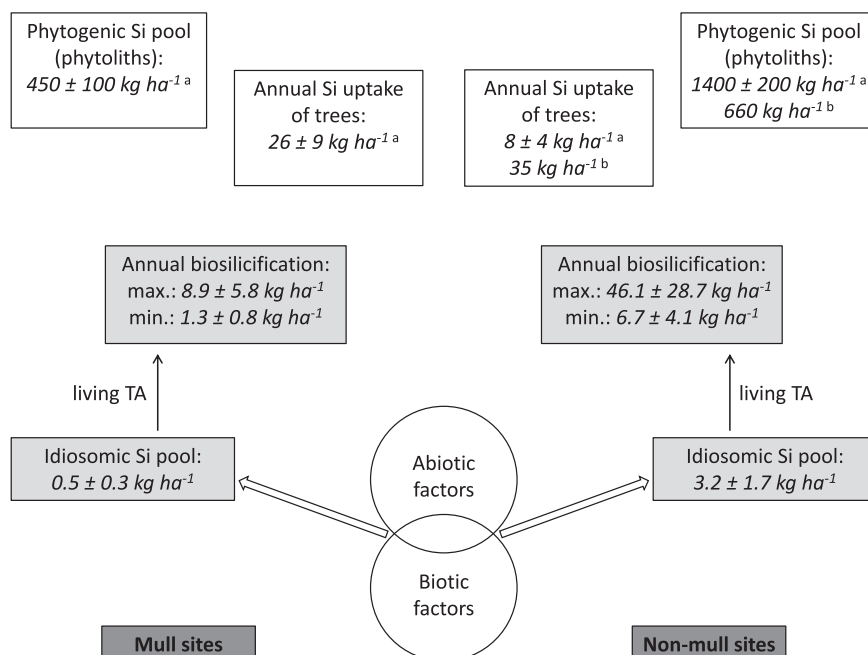


Fig. 5. Idiosomic Si pools (living plus dead TA, upper 5 cm) and minimal and maximal annual biosilicification rates of living idiosomic TA at mull (on the left, means ± SD, $n = 6$) and non-mull (on the right, means ± SD, $n = 4$) sites. For comparison, the Si uptake of trees and phytogenic Si pool size is stated for mull and non-mull sites (sources: ^aBartoli, 1983; ^bSommer et al., 2013). Note that for phytogenic Si pool analyses the upper 20 and 50 cm of soil were considered by Sommer et al. (2013) and Bartoli (1983), respectively.

Future experimental studies (controlled conditions in field and lab) are needed to enlighten the mechanisms of earthworms' influence on TA and corresponding idiosomic Si pools. Irrespective of the relevant mechanism our results show soil pH to control idiosomic Si pools by influencing earthworm activities. Endogeic and anecic earthworms are linked to soil pH by a threshold (compare Ehrmann et al., 2002): Below pH 3.8 both groups disappear, because soils are too acidic. In these environments no feeding, competition and surficial mixing by endogeic or anecic earthworms occur. As a result humus forms like moder or raw humus develop, which are characterized by a higher pore volume, hence a larger habitat for TA (structural effect). As soil pH is a result of weathering and acidification idiosomic Si pools are indirectly, but ultimately controlled by soil forming factors, mainly parent material (mineral assemblage) and climate.

4.2. The relevance of idiosomic Si pools in Si cycling

In general, the calculated protozoic Si pools represented by idiosomic TA and corresponding annual biosilicification rates of living TA at our sites are comparable to earlier results for forest ecosystems (Aoki et al., 2007; Sommer et al., 2013). At 70% of our sites the idiosomic Si pool is highest in the upper compartment following the typical vertical distribution of TA in soils (e.g. Bamforth, 1971; Finlay et al., 2000; Ehrmann et al., 2012). In this context, vertical micro-habitats for TA seem to be more heterogeneous at non-mull (moder) compared to mull sites, where increased earthworm activities in the drilosphere (Brown et al., 2000) may affect TA, thus idiosomic Si pools (see Section 4.1).

The idiosomic Si pools seem to be less stable compared to the phytogenic ones (Sommer et al., 2013). While phytoliths can be found years to decades after their release into soils (e.g. Frayse et al., 2009), TA shells mostly decompose after weeks to months (e.g. Lousier and Parkinson, 1981; Coûteaux and Ogden, 1988). Thus, BSi pools act as silica filter (controlling fluxes of dissolved Si from terrestrial to aquatic ecosystems, see Struyf and Conley, 2012) at short (idiosomic Si pool) and medium (phytogenic Si pool) timescales. Due to the fact that only intact shells were enumerated in our study the idiosomic Si pools might be bigger than calculated. However, there is no information on the solubility of single idiosomes or the quantity of this "platelet Si pool".

Our results indicate that the idiosomic Si pools represent 0.05 and 1.4% (means) of extracted ASi fractions at mull and non-mull sites, respectively. If we assume phytogenic Si proportions of 4 (mull) and 25% (non-mull) (see Table 3, Fig. 5), BSi (phytoliths plus TA) represents 4.1 and 26.4% of Tiron-extractable ASi in the upper 5 cm at mull and non-mull sites, respectively. These results underline the importance of BSi pools especially at non-mull sites. While idiosomic Si pools are relatively small (compared to phytogenic ones), annual biosilicification rates can compete with tree's biosilicification. Especially at non-mull sites, calculated biosilicification rates of living TA can even exceed annual biosilicification of occurring – predominantly coniferous – trees (for phytogenic Si pools and corresponding biosilicification see, e.g., Conley, 2002; Cornelis et al., 2011; Sommer et al., 2013).

5. Conclusions

From our results we conclude that protozoic Si pools – as represented by idiosomic TA – play an important role for Si cycling in terrestrial forest ecosystems. Earthworms – regulated mainly by soil pH – seem to be one of the most important drivers of (idiosomic) TA, thus the idiosomic Si pool. We hypothesize earthworms to be competitive interferers of TA in the decomposer food web and – even more important – modifiers of TA micro-habitats. Our results point to the potential interferences between soil fauna and terrestrial BSi storage. Future research on terrestrial Si cycling, especially on the relevance of BSi, should include idiosomic Si pools, corresponding biotic interactions and pedogenic linkages as well.

Acknowledgments

We would like to thank Udo Bröring (BTU Cottbus-Senftenberg) for statistical advice. Thanks to Dagmar Schulz and her team (ZALF Müncheberg) for elemental analyses. This study was partly supported by the objective agreement 2010–2013 between the Brandenburg University of Technology Cottbus (BTU) and the Ministry of Science, Research and Culture (MWFK) of the State of Brandenburg as well as by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG, project SO 302/7-1). We also thank two anonymous reviewers and Dr. Edward A. D. Mitchell for their valuable comments and suggestions.

References

- Adl, S.M., Simpson, A.G.B., Lane, C.E., Lukeš, J., Bass, D., Bowser, S.S., Brown, M.W., Burki, F., Dunthorn, M., Hampl, V., Heiss, A., Hoppenrath, M., Lara, E., le Gall, L., Lynn, D.H., McManus, H., Mitchell, E.A.D., Mozley-Stanridge, S.E., Parfrey, L.W., Pawlowski, J., Rueckert, S., Shadwick, L., Schoch, C.L., Smirnov, A., Spiegel, F.W., 2012. The revised classification of eukaryotes. *J. Eukaryot. Microbiol.* 59, 429–493.
- Aira, M., Sampedro, L., Monroy, F., Domínguez, J., 2008. Detritivorous earthworms directly modify the structure, thus altering the functioning of a microdecomposer food web. *Soil Biol. Biochem.* 40, 2511–2516.
- Alexandre, A., Meunier, J.D., Colin, F., Koud, J.M., 1997. Plant impact on the biogeochemical cycle of silicon and related weathering processes. *Geochim. Cosmochim. Acta* 61, 677–682.
- Aoki, Y., Hoshino, M., Matsubara, T., 2007. Silica and testate amoebae in a soil under pine-oak forest. *Geoderma* 142, 29–35.
- Bamforth, S.S., 1971. The numbers and proportions of testacea and ciliates in litters and soils. *J. Eukaryot. Microbiol.* 18, 24–28.
- Bamforth, S.S., 1973. Population dynamics of soil and vegetation protozoa. *Am. Zool.* 13, 171–176.
- Bamforth, S.S., 1988. Interactions between protozoa and other organisms. *Agric. Ecosyst. Environ.* 24, 229–234.
- Bartoli, F., 1983. The biogeochemical cycle of silicon in two temperate forest ecosystems. *Environ. Biogeochem. Ecol. Bull.* 35, 469–476.
- Bartoli, F., Wilding, L.P., 1980. Dissolution of biogenic opal as a function of its physical and chemical properties. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44, 873–878.
- Biermans, V., Baert, L., 1977. Selective extraction of the amorphous Al, Fe- and Si oxides using an alkaline Tiron solution. *Clay Miner.* 12, 127–135.
- Blouin, M., Hodson, M.E., Delgado, E.A., Baker, G., Brussaard, L., Butt, K.R., Dai, J., Dendooven, L., Peres, G., Tondoh, J.E., Cluzeau, D., Brun, J.-J., 2013. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *Eur. J. Soil Sci.* 64, 161–182.
- Bonkowski, M., Schaefer, M., 1997. Interactions between earthworms and soil protozoa: a trophic component in the soil food web. *Soil Biol. Biochem.* 29, 499–502.
- Bouché, M.B., 1972. Lombriciens de France – Écologie et Systématique. In: I.N.R.A. (Ed.), (672 pp., Paris, France).
- Brown, G.G., Barois, I., Lavelle, P., 2000. Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains. *Eur. J. Soil Biol.* 36, 177–198.
- Burki, F., Kudryavtsev, A., Matz, M.V., Aglyamova, G.V., Bulman, S., Fiers, M., Keeling, P.J., Pawlowski, J., 2010. Evolution of Rhizaria: new insights from phylogenomic analysis of uncultivated protists. *BMC Evol. Biol.* 10, 377.
- Clarke, J., 2003. The occurrence and significance of biogenic opal in the regolith. *Earth Sci. Rev.* 60, 175–194.
- Conley, D.J., 2002. Terrestrial ecosystems and the global biogeochemical silica cycle. *Glob. Biogeochem. Cycles* 16, 68–168–8.
- Cornelis, J.T., Ranger, J., Iserentant, A., Delvaux, B., 2010. Tree species impact the terrestrial cycle of silicon through various uptakes. *Biogeochemistry* 97, 231–245.
- Cornelis, J.T., Delvaux, B., Georg, R.B., Lucas, Y., Ranger, J., Opfergelt, S., 2011. Tracing the origin of dissolved silicon transferred from various soil-plant systems towards rivers: a review. *Biogeosciences* 8, 89–112.
- Coûteaux, M.M., Ogden, C.G., 1988. The growth of *Tracheleuglypha dentata* (Rhizopoda: Testacea) in clonal cultures under different trophic conditions. *Microb. Ecol.* 15, 81–93.
- Curry, J.P., 2004. Factors affecting the abundance of earthworms in soils. In: Edwards, C.A. (Ed.), *Earthworm Ecology*, 2nd ed. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 91–113.
- Curry, J.P., Schmidt, O., 2007. The feeding ecology of earthworms—a review. *Pedobiologia* 50, 463–477.
- de Lima Rodrigues, L., Daroub, S.H., Rice, R.W., Snyder, G.H., 2003. Comparison of three soil test methods for estimating plant-available silicon. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 34, 2059–2071.
- DIN ISO 10390, 1997. Bodenbeschaffenheit: Bestimmung des pH-Wertes. Deutsches Institut für Normung, Beuth, Berlin.
- Easton, E.G., 1983. A guide to the valid names of Lumbricidae (Oligochaeta). In: Satchell, J.E. (Ed.), *Earthworm Ecology*. Chapman and Hall, London, UK, pp. 475–487.
- Ehrlich, H., Demadis, K.D., Pokrovsky, O.S., Koutsoukos, P.G., 2010. Modern views on desilicification: biosilica and abiotic silica dissolution in natural and artificial environments. *Chem. Rev.* 110, 4656–4689.
- Ehrmann, O., Sommer, M., Vollmer, T., 2002. Soils as habitats for organisms – earthworms, land snails and soil microbes in forests of Baden-Wuerttemberg. In: Sommer, M., Ehrmann, O., Friedel, J.K., Martin, K., Vollmer, T., Turian, G. (Eds.), *Hohenheimer Bodenkundliche Hefte* 63, 13–52.

- Ehrmann, O., Puppe, D., Wanner, M., Kaczorek, D., Sommer, M., 2012. Testate amoebae in 31 mature forest ecosystems—densities and micro-distribution in soils. *Eur. J. Protistol.* 48, 161–168.
- Finlay, B.J., Black, H.I., Brown, S., Clarke, K.J., Esteban, G.F., Hindle, R.M., Olmo, J.L., Rollett, A., Vickerman, K., 2000. Estimating the growth potential of the soil protozoan community. *Protist* 151, 69–80.
- Foissner, W., 1987. Soil protozoa: fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators, and guide to the literature. *Prog. Protistol.* 2, 69–212.
- Foissner, W., 1994. Soil protozoa as bioindicators in ecosystems under human influence. In: Darbyshire, J.F. (Ed.), *Soil Protozoa*. CAB International, Wallingford, pp. 147–193.
- Foissner, W., 1999. Soil protozoa as bioindicators: pros and cons, methods, diversity, representative examples. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74, 95–112.
- Frayse, F., Pokrovsky, O.S., Schott, J., Meunier, J.D., 2009. Surface chemistry and reactivity of plant phytoliths in aqueous solutions. *Chem. Geol.* 258, 197–206.
- Graff, O., 1953. *Die Regenwürmer Deutschlands*. Schriften d. Forschungsanstalt für Landwirtschaft Braunschweig. Verlag M. & H. Schaper, Hannover, Germany (81 pp.).
- Haysom, M.B.C., Chapman, L.S., 1975. Some aspects of the calcium silicate trials at Mackay. *Proc. Aust. Soc. Sugar Cane Technol.* 42, 117–122.
- Höhn, A., Sommer, M., Kaczorek, D., Schallitz, G., Breuer, J., 2008. Silicon fractions in Histosols and Gleysols of a temperate grassland site. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 171, 409–418.
- Joschko, M., Diestel, H., Larink, O., 1989. Assessment of earthworm burrowing efficiency in compacted soil with a combination of morphological and soil physical measurements. *Biol. Fertil. Soils* 8, 191–196.
- Kodama, H., Ross, G.J., 1991. Tiron dissolution method used to remove and characterize inorganic components in soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 55, 1180–1187.
- Lavelle, P., 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. In: Begon, M., Fitter, A.H. (Eds.), *Advances in Ecological Research* vol. 27. Academic Press, London, UK, pp. 93–133.
- Lousier, J.D., Parkinson, D., 1981. The disappearance of the empty tests of litter- and soil-testate amoebae (Testacea, Rhizopoda, Protozoa). *Arch. Protistenkd.* 124, 312–336.
- Meisterfeld, R., 2002a. Order Arcellinida Kent, 1880. In: Lee, J.J., Leedale, G.F., Bradbury, P. (Eds.), *The Illustrated Guide to the Protozoa*. Society of Protozoologists, Lawrence, KS, pp. 827–860.
- Meisterfeld, R., 2002b. Testate amoebae with filopodia. In: Lee, J.J., Leedale, G.F., Bradbury, P. (Eds.), *The Illustrated Guide to the Protozoa*. Society of Protozoologists, Lawrence, KS, pp. 1054–1084.
- Milleret, R., Le Bayon, R.-C., Lamy, F., Gobat, J.-M., Boivin, P., 2009. Impact of roots, mycorrhizas and earthworms on soil physical properties as assessed by shrinkage analysis. *J. Hydrol.* 373, 499–507.
- Mitchell, E.A.D., Charman, D.J., Warner, B.G., 2008a. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodivers. Conserv.* 17, 2115–2137.
- Mitchell, E.A.D., Payne, R.J., Lamentowicz, M., 2008b. Potential implications of differential preservation of testate amoeba shells for paleoenvironmental reconstruction in peatlands. *J. Paleolimnol.* 40, 603–618.
- Monroy, F., Aira, M., Dominguez, J., 2008. Changes in density of nematodes, protozoa and total coliforms after transit through the gut of four epigeic earthworms (Oligochaeta). *Appl. Soil Ecol.* 39, 127–132.
- Ponge, J.F., 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biol. Biochem.* 35, 935–945.
- Puppe, D., Kaczorek, D., Wanner, M., Sommer, M., 2014. Dynamics and drivers of the protozoic Si pool along a 10-year chronosequence of initial ecosystem states. *Ecol. Eng.* 70, 477–482.
- Rowell, D.L., 1997. *Bodenkunde: Untersuchungsmethoden und ihre Anwendungen*. Springer, Germany (614 pp.).
- Scheu, S., 2002. The soil food web: structure and perspectives. *Eur. J. Soil Biol.* 38, 11–20.
- Schlichting, E., Blume, H.-P., Stahr, K., 1995. *Bodenkundliches Praktikum*. Blackwell, Germany (295 pp.).
- Schröter, D., Wolters, V., De Ruiter, P.C., 2003. C and N mineralisation in the decomposer food webs of a European forest transect. *Oikos* 102, 294–308.
- Sommer, M., Ehrmann, O., Friedel, J.K., Martin, K., Vollmer, T., Turian, G., 2002. Soils as habitats for organisms – earthworms, land snails and soil microbes in forests of Baden-Wuerttemberg. (In German with English summary). *Hohenheimer Bodenkundliche Hefte* 63, 1–163.
- Sommer, M., Kaczorek, D., Kuzyakov, Y., Breuer, J., 2006. Silicon pools and fluxes in soils and landscapes—a review. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 169, 310–329.
- Sommer, M., Jochheim, H., Höhn, A., Breuer, J., Zagorski, Z., Busse, J., Barkusky, D., Meier, K., Puppe, D., Wanner, M., Kaczorek, D., 2013. Si cycling in a forest biogeosystem – the importance of transient state biogenic Si pools. *Biogeosciences* 10, 4991–5007.
- Stoops, G., 2003. *Guidelines for Analysis and Description of Soil and Regolith Thin Sections*. Soil Science Society of America, Madison, WI (184 pp.).
- Struyf, E., Conley, D.J., 2012. Emerging understanding of the ecosystem silica filter. *Biogeochemistry* 107, 9–18.
- Thielemann, U., 1986a. The octet method for sampling earthworm populations. *Pedobiologia* 29, 296–302.
- Thielemann, U., 1986b. Glasröhrchenmethode zur Lebendbestimmung von Regenwürmern. *Pedobiologia* 29, 341–343.
- Wanner, M., 1999. A review on the variability of testate amoebae, methodological approaches, environmental influences and taxonomical implications. *Acta Protozool.* 38, 15–29.
- Wanner, M., Elmer, M., Kazda, M., Xylander, W.E.R., 2008. Community assembly of terrestrial testate amoebae: how is the very first beginning characterized? *Microb. Ecol.* 56, 43–54.
- Wedepohl, K.H., 1995. The composition of the continental crust. *Geochim. Cosmochim. Acta* 59, 1217–1232.
- Wilkinson, D.M., 2008. Testate amoebae and nutrient cycling: peering into the black box of soil ecology. *Trends Ecol. Evol.* 23, 596–599.
- Yap, B.W., Sim, C.H., 2011. Comparisons of various types of normality tests. *J. Stat. Comput. Simul.* 81, 2141–2155.
- Zicsi, A., 1994. Die Regenwürmer Österreichs (Oligochaeta: Lumbricidae) mit Bestimmungstabellen der Arten. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Österr.* 131, 37–74.