

## **Der Beitrag von Landasseln (Isopoda: Oniscidea) zum mikrobiellen Laubstreuabbau**

Zimmer, M. und Topp, W.

### **Zusammenfassung**

Zahlreiche Wechselwirkungen zwischen streuabbauenden Mikroorganismen und der saprophagen Bodenfauna stehen im Zusammenhang mit Dekompositionsprozessen. Diese Beziehungen schließen das Abweiden streubesiedelnder Mikroorganismen ebenso ein, wie die Förderung mikrobieller Aktivität, die Schaffung günstiger Bedingungen für mikrobielle Zersetzer und die Verbreitung mikrobieller Zellen. Andererseits tragen einige physiologische Fähigkeiten saprophager Bodeninvertebraten zur direkten Beteiligung der Bodenfauna an Dekompositionsprozessen bei. Die vorliegende Zusammenfassung aktueller Kenntnisse beleuchtet die direkten und indirekten Beiträge von Landasseln zum mikrobiellen Laubstreuabbau.

### **Summary**

Numerous interactions of decomposing microorganisms and the saprophagous soil fauna are responsible for decomposition processes. These relationships include grazing on littercolonizing microbiota as well as stimulating microbial activity, creating favourable conditions for microbial decomposers, and dispersing microbial propagules. On the other hand, some physiological capabilities of saprophagous soil invertebrates contribute to the direct participation of the soil fauna in decomposition processes. The present review elucidates the direct and indirect contributions of terrestrial isopods to microbial leaf litter degradation.

### **1. Einleitung**

Jährlich werden bedeutende Mengen der pflanzlichen Biomasse als Streu dem Destruentenkreislauf zugeführt, dessen Funktion für die Nährstoffversorgung der Vegetation von fundamentaler Bedeutung ist (z.B. SWIFT et al., 1979). Obwohl der Beitrag von abgestorbenen Wurzeln und verholzten Teilen der Sträucher und Bäume nicht vernachlässigt werden darf (SWIFT & BODDY, 1984), besteht "Streu" überwiegend aus ehemals photosynthetisch aktivem Blattmaterial (BODDY & SWIFT, 1983) und wird im folgenden als "Laubstreu" bezeichnet.

"Dekomposition" beinhaltet sämtliche Prozesse, die zu einer Abnahme der Streumenge führen: Auswaschung löslicher Inhaltsstoffe, Fraß und Verdauung durch Tiere und mikrobielle Abbauprozesse (WOOD, 1974). Dekompositionsprozesse setzen Nähr- und Mineralstoffe aus der Laubstreu frei, in der sie als pflanzliche Biomasse immobilisiert vorliegen. Nähr- und Mineralstoffe werden von der Vegetation zum Aufbau von Biomasse und zur Reproduktion genutzt. Die Versorgung der Vegetation mit dieser Energiequelle hängt von der Abbaugeschwindigkeit der Laubstreu ab (ELLENBERG et al., 1986), die ihrerseits durch chemische und

physikalische Eigenschaften der Laubstreu beeinflusst wird (z.B. SWIFT et al., 1979). Während der Abbauprozesse ändern sich die chemische Zusammensetzung und die strukturelle Beschaffenheit der Laubstreu (SWIFT et al., 1979; KUITERS & SARINK, 1986). Niedermolekulare Verbindungen - einfache Zucker, Aminosäuren und Phenole - werden bald nach dem Laubfall ausgewaschen (KUITERS & SARINK, 1986; SCHOFIELD et al., 1998). Eine Folge der Auswaschung ist die relative Anreicherung komplexer, höhermolekularer Inhaltsstoffe v.a. Cellulosen, Hemicellulosen und Lignine. Durch die Freisetzung leichtverdaulicher Verbindungen infolge der Zersetzung von Polymeren, Anreicherung mineralischer Nährelemente und chemischen Umwandlung allelopathischer Inhaltsstoffe der Laubstreu, führen mikrobielle Streubesiedler zu einer Verbesserung der Nahrungsqualität (MARTIN, 1984; SWIFT & BODDY, 1984). Durch streubesiedelnde Mikroorganismen steigt der Proteingehalt der Laubstreu zunächst an (ZIEGLER, 1993).

"Primärdestruenten" (saprophage Bodenmakrofauna) zerkleinern die Laubstreu mechanisch und vergrößern so die Oberfläche (HANLON, 1981; VISSER, 1986). Saprophagenfaeces werden schnell mikrobiell besiedelt (REYES & TIEDJE, 1976; HASSALL et al., 1987; ULLRICH et al., 1991). Aber auch Tiere ("Sekundärdestruenten": saprophage Bodenmesofauna und Vertreter der Bodenmakrofauna) nutzen Saprophagenfaeces als Nahrung (HASSALL & RUSHTON, 1982; ULLRICH et al., 1991; SZLÁVE CZ & POBOZSNY, 1995) Koprophagie ist ein bedeutender Abbauprozess:

Saprophage gelten als relativ schlechte Nahrungsverwerter (vgl. HASSALL et al., 1987; SZLÁVE CZ & POBOZSNY, 1995), so daß ein großer Teil der aufgenommenen Nahrung als Faeces wieder in den Nährstoff- und Energiefluß des System zurückkehrt. Erst die wiederholte Aufnahme der Faeces als Nahrung ("vielfache Darm-passage"; DUNGER, 1983, S. 234) scheint eine effektive Rückführung der Streuinhaltsstoffe in pflanzenverfügbare Nährstoffe zu ermöglichen (z.B. DUNGER, 1983). Dabei spielt die mikrobielle Besiedlung der Faeces und die Aktivität mikrobieller Enzyme, die von koprophagen Tieren gemeinsam mit den Faeces aufgenommen werden, eine große Rolle. Die Funktion der mikrobiellen Zersetzer in diesem System wird durch den von MASON & ODUM (1969) eingeführten Begriff "externer Pansen" verdeutlicht. Auf diesem Weg dient Koprophagie auch der Verbreitung streuabbauender Mikroorganismen durch die Bodenfauna (SWIFT & BODDY, 1984; VISSER, 1986).

Andererseits betätigen sich saprophage Tiere als Weidegänger, die sich vom mikrobiellen Aufwuchs der Laubstreu ernähren (VISSER, 1986; ALPHEI et al., 1996) und so zu tiefgreifenden Veränderungen der mikrobiellen Populationen führen (SWIFT & BODDY, 1984). Allerdings hat das Abweiden des mikrobiellen Aufwuchs trotz der verringerten mikrobiellen Biomasse oft eine erhöhte mikrobielle Aktivität zur Folge (SCHOLLE et al., 1992; KANDELER et al., 1994, KAUTZ & TOPP, 1998).

## 2. Fraß und Verdauung der Laubstreu durch Landasseln

Landasseln sind in vielfältiger Weise am Laubstreuabbau beteiligt (CAMERON & LA POINT, 1978; HASSALL et al., 1987). Als Primärdestruente fressen und zerkleinern sie die Laubstreu und ermöglichen den mikrobiellen Zersettern durch Oberflächenvergrößerung einen leichteren Zugang zum Substrat (HANLON, 1981). Neben der mechanischen Zerkleinerung der Laubstreu finden während der Darmpassage jedoch auch Verdauungsvorgänge an aufgenommenen Laubstreu statt (Abb. 1):

Cellulose wird hydrolytisch in Cellobiose und Glucose gespalten. Hierzu werden extrazelluläre Cellulasen streubesiedelnder Mikroorganismen genutzt (HASSALL & JENNINGS, 1975: *Philoscia muscorum* (Scopoli) 1763; KUKOR & MARTIN, 1986: *Trachelipus rathkii* (Brandt) 1833). Bereits 1964 hatte Hartenstein allerdings auf die Möglichkeit endogener Cellulasen in *Oniscus asellus* Linnaeus 1758 hingewiesen, und kürzlich präsentierten ZIMMER & TOPP (1998a, b) Hinweise darauf, daß in *Porcellio scaber* Latreille 1804 zum Celluloseabbau genutzte Enzyme zwar nicht tierlichen Ursprungs sind, aber "funktionell-endogen" von endosymbiotischen Bakterien in den Mitteldarmdrüsen (Hepatopancaeus) gebildet werden.

Der Celluloseabbau wird durch die Komplexierung der Cellulose mit Ligninen ("Lignocellulose") gehemmt (LJUNGDAHL & ERIKSSON, 1985; BREZNAK & BRUNE, 1994), so daß der simultane Abbau von Cellulose und Ligninen eine effektivere Nutzung der "lignocellulose"-haltigen Nahrung ermöglicht. Am oxidativen Ligninabbau sind mikrobielle Phenoloxidasen beteiligt (WOOD, 1980; Mayer, 1987; THURSTON, 1994), die in *Porcellio scaber* allem Anschein nach von endosymbiotischen Bakterien des Hepatopancaeus gebildet werden (ZIMMER & TOPP, 1998c). Diese Enzyme sind auch in der Lage, andere phenolische Inhaltsstoffe der Laubstreu hydrolysierbare und kondensierte Tannine zu oxidieren und teilweise abzubauen (ZIMMER, 1999).

Die Aktivitätsoptima der genannten Cellulasen (Hartenstein, 1964; ZIMMER & TOPP, 1997), Phenoloxidasen (MAYER & HAREL, 1979; WOOD, 1980), sowie anderer Verdauungsenzyme (BECK & FRIEBE, 1981, STORCH & ŠTRUS, 1989) liegen bei schwach sauren pH-Werten. Diese Optima stimmen gut mit den im Darm von *Ligia oceanica* Linnaeus 1767 (NICHOLLS, 1931), *Oniscus asellus* (Hartenstein, 1964; WOOD & GRIFFITHS, 1988) und *Porcellio scaber* (WOOD & GRIFFITHS, 1988; ZIMMER & TOPP, 1997) ermittelten Werten überein. In *Porcellio scaber* wird im vorderen Enddarm ein pH-Wert von 5.5 - 6.0 auch nach der Aufnahme versauerter Laubstreu homoiostatisch aufrecht erhalten (ZIMMER & TOPP, 1997).

Bei diesen pH-Bedingungen ist allerdings die Gefahr von Schädigungen durch phenolische Inhaltsstoffe besonders groß (BERENBAUM, 1980; MARTIN & MARTIN, 1983; SCHULTZ & LECHOWICZ, 1986). Außerdem entstehen bei der Phenoloxidation toxische Verbindungen (APPEL, 1993). Im Darm der Kellerassel, *Porcellio scaber*, wirken

diesen schädlichen Nebenwirkungen der Phenoloxidation Detergentien in der Darmflüssigkeit entgegen (ZIMMER, 1997). Derartige Detergentien verhindern durch die kompetitive Bindung an phenolische Verbindungen die Ausfällung von Proteinen und andere Schädigungen im Verdauungstrakt (MARTIN & MARTIN, 1984; MARTIN et al., 1985).

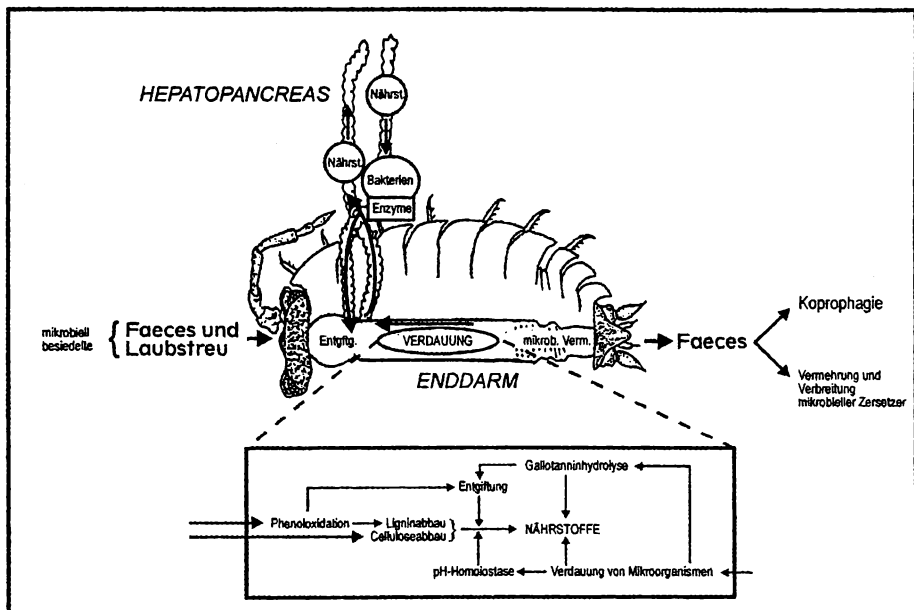


Abb. 1. Interaktionen zwischen Landasseln und streubesiedelnden Mikroorganismen. Entgiftg.: Entgiftung hydrolysierbarer Tannine; mikrob. Verm.: mikrobielle Vermehrung; Nährst.: Nährstoffe. Erläuterungen im Text (verändert nach ZIMMER, 1998).

Die beschriebenen Vorgänge der Aufnahme und Verdauung von Laubstreu durch Landasseln machen deren direkten Beitrag zum Laubstreuabbau deutlich. Auch ihr indirekter Beitrag, der durch wechselseitige Beziehungen zu streubesiedelnden und abbauenden Mikroorganismen zustande kommt, soll beschrieben werden:

### 3. Fraß und Verdauung streubesiedelnder Mikroorganismen durch Landasseln

Mikroorganismen stellen für eine Vielzahl von Saprophyten eine bedeutende Nahrungsquelle dar, da mikrobielle Zellen wesentlich nahrhafter sind als totes pflanzliches Gewebe (MARTIN, 1984) und in Form der Mikroorganismen eine leicht

zugängliche Stickstoffquelle vorliegt (SWIFT & BODDY, 1984). In *Porcellio scaber* sind streubesiedelnde Mikroorganismen darüber hinaus an der pH-Homoiostasis im Enddarm beteiligt (ZIMMER & TOPP, 1997) und übernehmen einen Teil der hydrolytischen Entgiftung hydrolysierbarer Tannine in der Laubstreu (Abb. 1; ZIMMER 1999).

Auch an verschiedenen Asselarten (*Trachelipus rathkii*: REYES & TIEDJE, 1976 *Oniscus asellus*: COUGHTREY et al., 1980; GUNNARSSON & TUNLID, 1986; ULLRICH et al., 1991 *Porcellio scaber*: ZIMMER & TOPP, 1998b) wurde eine Abnahme der mikrobiellen Zellzahlen während der Darmpassage beschrieben - die Verdauung mikrobieller Zellen (Abb. 1) findet im vorderen Enddarm statt (ZIMMER & TOPP, 1998b). Andererseits wurde in vielen Untersuchungen dargestellt, daß Asselfaeces eine höhere mikrobielle Besiedlungsdichte als die Laubstreu zeigen können (REYES & TIEDJE, 1976; COUGHTREY et al., 1980; HASSALL & RUSHTON, 1985; ULLRICH et al., 1991). Dieser Beobachtung wird große Bedeutung für die koprophage Ernährung der Asseln beigemessen (HASSALL & RUSHTON, 1985; SZLÁVE CZ & MAIORANA, 1998). In den meisten Untersuchungen wird jedoch das Alter der Faeces außer acht gelassen, das aber eine entscheidende Rolle für die mikrobielle Besiedlung der Faeces spielt (HASSALL & RUSHTON, 1985; ULLRICH et al., 1991; SZLÁVE CZ & POBOZSNY, 1995). Frisch abgelegte Faeces sind meist mikrobiell geringer besiedelt als die Laubstreu (GUNNARSSON & TUNLID, 1986; ZIMMER, 1998) und ähneln darin dem Inhalt des hinteren Enddarms (ZIMMER, 1998). Aus unserer derzeitigen Kenntnis wird jedoch eine Vermehrungsaktivität überlebender Mikroorganismen (GUNNARSSON & TUNLID, 1986) im hinteren Enddarm (ZIMMER & TOPP, 1998b) deutlich (Abb. 1).

Faeces unterstützen als vorverdautes Substrat eine schnelle mikrobielle Besiedlung und fördern so Koprophagie durch Asseln, da diese sich anhand mikrobieller Duftstoffe zur mikrobiell besiedelten Nahrungsquelle hin bewegen (ZIMMER et al., 1996). Eine Folge der Koprophagie ist somit die Verbreitung mikrobieller Zersetzer und eine Steigerung deren Aktivität durch die Schaffung günstiger Lebensräume (Abb. 1).

#### 4. Schlußfolgerungen: Beitrag der Asseln zum Laubstreuabbau

Die dargestellten Dekompositionsprozesse verdeutlichen, daß die Aktivität streubesiedelnder Mikroorganismen für Landasseln und andere saprophage Tiere von großer Bedeutung ist. Andererseits sind auch Asseln und andere Saprophage am Laubstreuabbau beteiligt (Abb. 2).

Eine indirekte Einflußnahme der Landasseln auf den Laubstreuabbau erfolgt über die Förderung mikrobieller Abbautätigkeit (z.B. HASSALL et al., 1987). Drei wichtige Vorgänge wurden beschrieben (VISSER, 1986):

- Zerkleinerung der Laubstreu und Vermischung mit Bodenmaterial
- Abweiden des mikrobiellen Aufwuchses
- Verbreitung mikrobieller Zellen

HASSALL et al. (1987) ergänzen diese Liste durch den Transport des Streumaterials in Mikrohabitate mit günstigen mikroklimatischen Bedingungen.

Eine Verringerung mikrobieller Biomasse (durch Abweiden: COUGHTREY et al., 1989. HANLON & ANDERSON, 1980; GUNNARSSON & TUNLID, 1986) und eine Förderung mikrobieller Aktivität (durch "Verjüngung" der Populationen: KAUTZ & TOPP, 1999) durch Asseln wurde bislang nur in Laborversuchen kausal belegt. In Freilanduntersuchungen wurden lediglich korrelative Beziehungen zwischen Asseln und mikrobiellen Parametern demonstriert (ZIMMER, 1998), denen unterschiedliche Kausalitäten zugrunde liegen können. Mikrobiologische Untersuchungen *in situ* am Darm von Asseln (COUGHTREY et al., 1980; ULLRICH et al., 1991; ZIMMER & TOPP, 1998b) und Vergleiche von Laubstreu und Faeces (GUNNARSSON & TUNLID, 1986, ULLRICH et al., 1991) machen jedenfalls eine Verdauung, aber auch eine Vermehrung streubesiedelnder Mikroorganismen wahrscheinlich. Die Ausscheidung mikrobiell besiedelter Faeces bietet günstige Voraussetzungen für die Vermehrung und Ausbreitung mikrobieller Zersetzer.

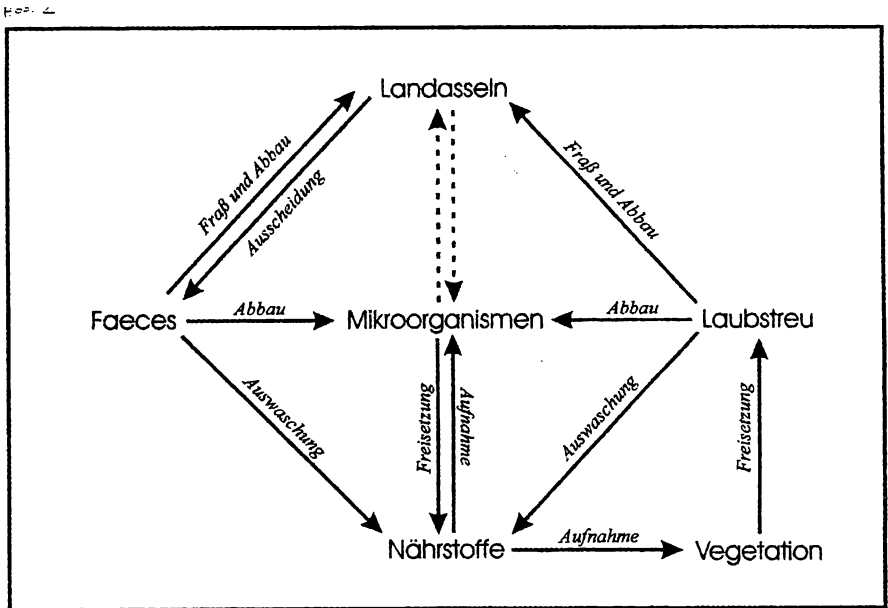


Abb. 2. Beitrag der Landasseln zum mikrobiellen Laubstreuabbau. Dargestellt sind Stoff und Energieflüsse (—→) im Destruentensystem, sowie Interaktionen (— —→) zwischen Landasseln und Mikroorganismen (s. Abb. 1).

Der direkte Beitrag der Asseln zum Laubstreuabbau ergibt sich aus den Verdauungsvorgängen während der Darmpassage. Landasseln sind durch endogene (HARTENSTEIN, 1964: *Oniscus asellus*) oder "funktionell-endogene" Cellulasen endosymbiotisch-bakteriellen Ursprungs (ZIMMER & TOPP, 1998b) in der Lage, Cellulose, sowie daran gebundene Lignine (ZIMMER & TOPP, 1998c) abzubauen und als Nahrung zu nutzen. Auch phenolische Streuinhaltsstoffe, die allgemein als abbauhemmend gelten (SWIFT et al., 1979; ZIEGLER, 1993), werden im Darmtrakt hydrolytisch durch streubesiedelnde Mikroorganismen oder oxidativ durch endosymbiotische Bakterien abgebaut und entgiftet (ZIMMER, 1999). Die Abbauprodukte sind weitgehend unschädlich und fördern teilweise sogar die Aktivität der bakteriellen Endosymbionten, folglich also den Abbau der Lignocellulose (ZIMMER, 1999). Insgesamt scheint der direkte Beitrag von Asseln (*Porcellio scaber* und *Oniscus asellus*) zum Laubstreuabbau quantitativ sogar bedeutender zu sein als ihr indirekter Beitrag durch Förderung der mikrobiellen Abbautätigkeit (vgl. HASSALL et al., 1987).

Die Grenze zwischen indirektem und direktem Beitrag zum mikrobiellen Laubstreuabbau ist fließend. Im Übergangsbereich tritt z.B. Koprophagie in Erscheinung. Durch die wiederholte Darmpassage des Laubstreumaterials werden Lignocellulose und phenolische Inhaltstoffe effektiver verdaut, so daß nach jeder Darmpassage der steigende Grad der Vorverdauung die Faeces attraktiver erscheinen läßt ("externer Pansen" *sensu* MASON & ODUM, 1969). Allerdings nimmt die Bedeutung der Koprophagie mit zunehmendem (mikrobiellen) Abbaustadium der verbleibenden Laubstreu ab (vgl. HASSALL & RUSHTON, 1982). Andererseits kennzeichnet auch die dichte mikrobielle Besiedlung der Faeces diese als präferierte Nahrung für Landasseln (SZLÁVEČZ & MAIORANA, 1998). Die Mikroorganismen werden von den Asseln als hochwertige Nahrung genutzt (ZIMMER & TOPP, 1998b) und dienen ihnen als Signal bei der Nahrungssuche (ZIMMER et al., 1996). Die Bedeutung extrazellulärer mikrobieller Enzyme für die Vorgänge des Laubstreuabbaus im Darm der Asseln (HASSALL & JENNINGS, 1975; KUKOR & MARTIN, 1986) und das koprophage Verhalten dieser Tiere (erweitertes Modell des "externen Pansens" *sensu* HASSALL & RUSHTON, 1985) erscheint den aktuellen Befunden zufolge jedoch fraglich.

## 5. Literatur

- ALPHEI, J., BONKOWSKI, M., SCHEU, S. (1996): Protozoa, Nematoda and Lumbricidae in the rhizosphere of *Hordelymus europaeus* (Poaceae): faunal interactions, response of microorganisms and effects on plant growth. *Oecologia* 106, S. 111-126.
- APPEL, H.M. (1993): Phenolics in ecological interactions: the importance of oxidation. *J. Chem. Ecol.* 19, S. 1521-1552.
- BECK, L., FRIEBE, B. (1981): Verwertung von Kohlenhydraten bei *Oniscus asellus* (Isopoda) und *Polydesmus angustus* (Diplopoda). *Pedobiologia* 2 1, S. 19-29.

- BERENBAUM, M. (1980): Adaptive significance of midgut pH in larval Lepidoptera. *Am. Nat.* 115, S. 138-146.
- BODDY, L., SWIFT, M.J. (1983): Wood decomposition in an abandoned beech and oak coppiced woodland in southeast England 1: Patterns of woodlitter fall. *Holarct. Ecol.* 6, S. 320-332.
- BREZNAK, J.A., BRUNE, A. (1994): Role of microorganisms in the digestion of lignocellulose by termites. *Ann. Rev. Entomol.* 39, S. 453-487.
- CAMERON, G.N., LA POINT, T.W. (1978): Effects of tannins on the decomposition of Chinese Tallow leaves by terrestrial and aquatic invertebrates. *Oecologia* 32, S. 349-366.
- COUGHTREY, P.J., MARTIN, M.H., CHARD, J., SHALES, S.W. (1980): Microorganisms and metal retention in the woodlouse *Oniscus asellus*. *Soil Biol. Biochem.* 12, S. 23-27.
- DUNGER, W. (1983): Tiere im Boden. Ziemsen, Wittenberg.
- ELLENBERG, H., MAYER, R., SCHAURMANN, J. (1986): Ökosystemforschung Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986. Ulmer, Stuttgart.
- GUNNARSSON, T., TUNLID, A. (1986): Recycling of fecal pellets in isopods: microorganisms and nitrogen compounds as potential food for *Oniscus asellus* L. *Soil Biol. Biochem.* 18, S. 595-600.
- HANLON, R.D.G. (1981): Some factors influencing microbial growth on soil animal faeces. *Pedobiologia* 21, S. 257-263 und 264-270.
- HANLON, R.D.G., ANDERSON, J.M. (1980): The influence of macroarthropod feeding activities on fungi and bacteria in decomposing oak leaves. *Soil Biol. Biochem.* 12, S. 255-261.
- HARTENSTEIN, R. (1964): Feeding, digestion, glycogen and the environmental conditions of the digestive system in *Oniscus asellus*. *J. Insect Physiol.* 10, S. 611-621.
- HASSALL, M., JENNINGS, J.B. (1975): Adaptive features of gut structure and digestive physiology in the terrestrial isopod *Philoscia muscorum* (Scopoll) 1763. *Biol. Bull. (Woods Hole)* 149, S. 348-363.
- HASSALL, M., RUSHTON, S.P. (1982): The role of coprophagy in the feeding strategies of terrestrial isopods. *Oecologia* 53, S. 374-381.
- HASSALL, M., RUSHTON, S.P. (1985): The adaptive significance of coprophagous behaviour in the terrestrial isopod *Porcellio scaber*. *Pedobiologia* 28, S. 169-175.
- HASSALL, M., TURNER, J.G., RANDB, M.R.W. (1987): Effects of terrestrial isopods on the decomposition of woodland leaf litter. *Oecologia* 72, S. 597-604.
- KANDELER, E., WINTER, B., KAMPICHLER, C., BRUCKNER, A. (1994): Effects of mesofaunal exclusion on microbial biomass and enzymatic activities in field mesocosms. In: RITZ, K., DIGHTON, J., GILLER, K.E. (Hrsg.): Beyond the Biomass Compositional and functional analysis of soil microbial communities. S. 189-191. Wiley & Sons, Chichester.



- KAUTZ, G., TOPP, W. (1998): Nachhaltige waldbauliche Maßnahmen zur Verbesserung der Bodenqualität. Forstw. Cbl. 117, S. 23-43.
- KAUTZ, G., TOPP, W. (1999): Steigerung der Bodenqualität durch die Bodenmakrofauna. Verh. Ges. Ökol. 29, S. 253-257.
- KUITERS, A.T., SARINK, H.M. (1986): Leaching of phenolic compounds from leaf and needle litter of several deciduous and coniferous trees. Soil Biol. Biochem. 18, S. 475-480.
- KUKOR, J.J., MARTIN, M.M. (1986): The effects of acquired microbial enzymes on assimilation efficiency in the common woodlouse, *Tracheoniscus rathkei*. Oecologia 69, S. 360-366.
- LJUNGDAHL, L.G., ERIKSSON, K.E. (1985): Ecology of microbial cellulose degradation. Adv. Microb. Ecol. 8, S. 237-299.
- MARTIN, J.S., MARTIN, M.M. (1983): Tannin assays in ecological studies precipitation of ribulose1,5bisphosphate carboxylase / oxygenase by tannic acid, quebracho, and oak foliage extracts. J. Chem. Ecol. 9, S. 285-294.
- MARTIN, M.M. (1983): Cellulose digestion in insects. Comp. Biochem. Physiol. 75A, S. 313-324.
- MARTIN, M.M. (1984): The role of ingested enzymes in the digestive processes of insects. In: ANDERSON, J.M., RAYNER, A.D.M., WALTON, D.W.H. (Hrsg.): Invertebratemicrobial interactions. S. 155-172. University Press, Cambridge.
- MARTIN, M.M., MARTIN, J.S. (1984): Surfactants: their role in preventing the precipitation of proteins by tannins in insect guts. Oecologia 6 1, S. 342-345.
- MARTIN, M.M., ROCKHOLM, D.C., MARTIN, J.S. (1985): Effects of surfactants, pH, and certain cations on precipitation of proteins by tannins. J. Chem. Ecol. 11, S. 485-494.
- MASON, W.H., ODUM, E.P. (1969): The effect of coprophagy on retention and bioelimination of radionuclides by detritusfeeding animals. Second National Symposium on Radioecology, S. 721-725.
- MAYER, A.M. (1987): Polyphenol oxidases in plants recent progress. Phytochemistry 26, S. 11-20.
- MAYER, A.M., Harel, E. (1979): Polyphenol oxidases in plants. Phytochemistry 18, S. 193-215.
- NICHOLLS, A.G. (193 1): Studies on *Ligia oceanica* 11: The processes of feeding, digestion and absorption, with a description of the structure of the foregut. J. Mar. Assoc. UK 17, S. 675-705.
- REYES, V.G., TIEDJE, J.M. (1976): Ecology of the gut microbiota of *Tracheoniscus rathkei* (Crustacea, Isopoda). Pedobiologia 16, S. 67-74.
- SCHOFIELD, J.A., Hagerman A.E., Harold, A. (1998): Loss of tannins and other phenolics from willow leaf litter. J. Chem. Ecol. 24, S. 1409-1421.
- SCHOLLE, G., WOLTERS, U., JÖRGENSEN, R.G. (1992): Effects of mesofauna exclusion on the microbial biomass in two moder profiles. Biol. Fert. Soils 12, S. 253-260.

- SCHULTZ, J.C., LECHOWICZ, M.J. (1986): Host plant, larval age and feeding behavior influence midgut pH in the Gypsy Moth (*Lymantria dispar* L). *Oecologia* 7 1, S. 133-137.
- STORCH, V., ŠTRUS, J. (1989): Microscopic anatomy and ultrastructure of the alimentary canal in terrestrial isopods. *Monit. Zool. Ital. (N.S.) Monogr.* 4, S. 105-126.
- SWIFT, M.J., BODDY, L. (1984): Animal-microbial interactions in wood decomposition. In: ANDERSON, J.M., RAYNER, A.D.M., WALTON, D.W.H. (Hrsg.): *Invertebrate-microbial interactions*. S. 89-131. University Press, Cambridge.
- SWIFT, M.J., HEAL, O.W., ANDERSON, J.M. (1979): *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell: Oxford.
- SZLÁVEZ, K., MAIORANA, V.C. (1998): Supplementary food in the diet of the terrestrial isopod *Porcellio scaber* Latr (Isopoda: Oniscidea). *Israel J. Zool.* 44, in Druck.
- SZLÁVEZ, K., POBOZSNY, M. (1995): Coprophagy in isopods and diplopods: a case for indirect interaction. *Acta Zool. Fenn.* 196, S. 124-128.
- THURSTON, C.F. (1994): The structure and function of fungal laccases. *Microbiology* 140, S. 19-26.
- ULLRICH, B., STORCH, V., SCHAIRER, H. (1991): Bacteria on the food, in the intestine and on the faeces of the woodlouse *Oniscus asellus* (Crustacea, Isopoda). *Pedobiologia* 35, S. 41-51.
- VISSER, S. (1986): The role of the soil invertebrates in determining the decomposition of soil microbial communities. In: Fitter, A.H. (Hrsg.): *Ecological interactions in the soil environment: plants, microbes and animals*. Blackwell, Oxford.
- WOOD, D.A. (1980): Production, purification and properties of extracellular laccase of *Agaricus bisporus*. *J. Gen. Microbiol.* 117, S. 327-338.
- WOOD, S., GRIFFITHS, B.S. (1988): Bacteria associated with the hepatopancreas of the woodlice *Oniscus asellus* and *Porcellio scaber* (Crustacea, Isopoda). *Pedobiologia* 3 1, S. 89-94.
- WOOD, T.G. (1974): Field investigations on the decomposition of leaves of *Eucalyptus delegatensis* in relation to environmental factors. *Pedobiologia* 14, S. 343-371.
- ZIEGLER, F. (1993): Zersetzung. In: Kuttler, W. (Hrsg.): *Handbuch zur Ökologie*. S. 499-505. Analytica, Lüdenschaid.
- ZIMMER, M. (1997): Surfactants in the gut fluids of *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidea), and their interactions with phenolics. *J. Insect Physiol.* 43, S. 1009-1014.
- ZIMMER, M. (1998): Wechselwirkungen zwischen Vertretern der saprophagen Bodenmakrofauna und saprotrophen Mikroorganismen. Cuvillier, Göttingen.
- ZIMMER, M. (1999): The fate and effects of ingested hydrolyzable tannins in *Porcellio scaber*. *J. Chem. Ecol.* 25, S. 611-628.

- ZIMMER, M., KAUTZ, G., TOPP, W. (1996): Olfaction in terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea): The responses of *Porcellio scaber* to the odour of litter. Eur. J. Soil Biol. 32, S. 141-147.
- ZIMMER, M., TOPP, W. (1998a): Do woodlice (Isopoda: Oniscidea) produce endogenous cellulases? Biol. Fertil. Soils 26, S. 155-156.
- ZIMMER, M., TOPP, W. (1998b): Microorganisms and cellulose digestion in the gut of *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidea). J. Chem. Ecol. 24, S. 1397-1408.
- ZIMMER, M., TOPP, W. (1998c): Nutritional biology of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea): Copper revisited. Israel J. Zool. 44, in press.

Dr. Martin Zimmer  
Institut für Neurobiologie - AG Zool. u. Didakt. d. Biol.  
Heinrich-Heine-Universität  
Universitätsstr. 1  
D 40225 Düsseldorf  
Fax: 0211 / 8111971 e-mail: Martin.Zimmer@Uni-Duesseldorf.de

Prof. Dr. Werner Topp  
Zoologisches Institut Terrestrische Ökologie  
Universität zu Köln  
Weyertal 119  
D 50931 Köln  
Fax: 0221 / 4705038 e-mail: wtopp@novell.biolan.unikoeln.de

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [1998](#)

Autor(en)/Author(s): Zimmer Martin, Topp Werner

Artikel/Article: [Der Beitrag von Landasseln \(Isopoda: Oniscidea\) zum mikrobiellen Laubstreuabbau 107-117](#)