

# Beeinflussung des Bakterienplanktons durch seine Konsumenten

Hans Güde

Das Bakterienplankton spielte bei der Untersuchung pelagischer Lebensgemeinschaften lange Zeit nur eine untergeordnete Rolle. Da viele Limnologen — darunter nicht zuletzt auch Franz RUTTNER (1940) — schon früh auf die große Bedeutung der Bakterien hingewiesen haben, kann diese Vernachlässigung nicht auf einer Unterschätzung der Bakterienrolle beruhen. Ursache dafür war sicher vielmehr der Umstand, daß die Methodenentwicklung lange Zeit weder eine verlässliche Erfassung der Zahl oder Biomasse noch der Aktivitäten von Bakterien zuließ. Erst mit dem Einsatz der Epifluoreszenz-Zähltechnik und der Rasterelektronen-Mikroskopie, sowie mit der Anwendung von hochgradig verfeinerten Radiotracer-Techniken gelang es, diesen Rückstand in den letzten Jahren teilweise aufzuholen (STALEY & KONOPKA, 1985). So wissen wir heute, daß in vielen Seen die Zahl freisuspensierter Bakterien gegenüber den partikelgebundenen Bakterien bei weitem überwiegt, so daß von einem echten Bakterienplankton gesprochen werden kann. Weiterhin wurde offensichtlich, daß die Bakterien zu einem erheblichen Teil an den pelagischen Stoffumsätzen beteiligt sind. Schätzungen von Biomasse und Produktion der Bakterien machen schließlich deutlich, daß diese auch als bedeutende Nahrungsquelle für die nächsthöhere trophische Ebenen in Betracht zu ziehen sind. Es erscheint also berechtigt, das Bakterienplankton neben dem Phyto- und Zooplankton als „dritte Kraft“ anzusehen, welche maßgeblich in das Beziehungsgefüge planktischer Lebensgemeinschaften eingreift. Dementsprechend sollte die Untersuchung von Faktoren, welche die Entwicklung und Aktivitäten des Bakterienplanktons steuern, wesentlich zur Erweiterung unseres Verständnisses von Struktur und Funktion pelagischer Ökosysteme beitragen. Solche Untersuchungen konzentrierten sich zunächst auf abiotische Faktoren, wie Temperatur oder Qualität und Quantität von Nährstoffen. Später wurden dann zwangsläufig auch biotische Einflußgrößen mitberücksichtigt, wobei vor allem die engen Beziehungen zwischen Algen- und Bakterienpopulationen betont wurden (OVERBECK 1968, COLE 1982). Erst in den letzten Jahren wurde deutlich, daß auch Vertreter des Zooplanktons als Konsumenten der Bakterien ent-

scheidend auf das Bakterienplankton Einfluß nehmen können (SHERR & SHERR 1984). Mit diesem Aspekt befaßt sich der vorliegende Beitrag, wobei anhand von Ergebnissen aus Freilanduntersuchungen am Bodensee sowie aus experimentellen Untersuchungen im Labor verdeutlicht werden soll, daß die Bakterienkonsumenten sowohl die Abundanz als auch die Zusammensetzung des Bakterienplanktons, wie auch dessen Aktivität beeinflussen.

## 1. Beeinflussung der Abundanz

Die Maxima und Minima der im Bodensee über mehrere Jahre hinweg im Liter beobachteten Bakteriendichten bewegen sich zwischen  $10^9$  und  $10^{10}$ . Die hohen Bakteriendichten werden alljährlich in den epilimnischen Wasserschichten während der Vegetationsperiode der Algen beobachtet, während die Minima stets im Winter im ungeschichteten See sowie ganzjährig im Tiefenwasser unter 50 m anzutreffen sind. (GÜDE et al. 1985). Diese Unterschiede im Bereich von ungefähr einer Zehnerpotenz erscheinen gering im Vergleich zu den zwei bis drei Zehnerpotenzen, in denen die Abundanz des Phyto- und des Zooplanktons im Jahresverlauf üblicherweise schwankt. Es liegt also nahe, einen Regelmechanismus zu vermuten, der die Schwankungen der Bakteriendichten relativ wirkungsvoll in Grenzen hält.

Eine solche Regulation kann entweder von innen heraus durch die Bakterienpopulation selbst (Selbstregulation) oder durch von außen wirkende Kräfte erfolgen. Eine innere Regulation — etwa durch dichteabhängige Ausscheidung von Hemmstoffen — erscheint mehr als unwahrscheinlich, da sich in Laborkulturen mühelos Bakteriendichten erreichten lassen, die noch um drei Zehnerpotenzen höher liegen. Es muß also eine Regulation oder eine Steuerung von außen angenommen werden. Diese kann einerseits über die Zufuhr von Nährstoffen und/oder andererseits über die Wegnahme des Wachstumszuwachses erfolgen. Sicher muß die Zufuhr von verfügbaren Substraten als entscheidender Faktor angesehen werden, da ja höhere Bakteriendichten räumlich und zeitlich stets dort beobachtet werden, wo gleichzeitig die Primärproduzenten als mutmaßliche Quelle dieser Substrate in erhöhten Dichten vorgefunden werden. Wie schon erwähnt, ist aber die Verfügbarkeit dieser Quellen einer weit höheren Schwankungsbreite unterworfen, als sie für die Bakteriendichten beobachtet wird. Es muß also zusätzlich noch eine Regulation über die Wegnahme des Wachstumszuwachses angenommen werden. Da unter den Verlustprozessen für die Bakterienpopulationen die Verluste über den C-Auslauf oder durch Sedimentation als vernachlässigbar gering angesehen werden können (GÜDE 1986), muß die Mortalität der Bakterien als Hauptverlustfaktor angesehen werden. Es konnte gezeigt werden, daß die Bakteriendichten in Abwesenheit von Fraßorganismen über lange Zeit hinweg unverändert hoch blieben, während sie in Gegenwart von Fraßorganismen innerhalb kurzer Zeit schnell absanken und dann — bei Abwesenheit von Nährstoffzufuhr — konstant niedrig gehalten wurden. Diese Versuche legen nahe, den Fraß als Hauptverlustfaktor für die Bakterienpopulationen anzusehen, während andere Faktoren für die Mortalität von untergeordneter Bedeutung sind.

Daß bedeutende Fraßverluste der Bakterienpopulationen nicht nur aus solchen allgemeinen Überlegun-

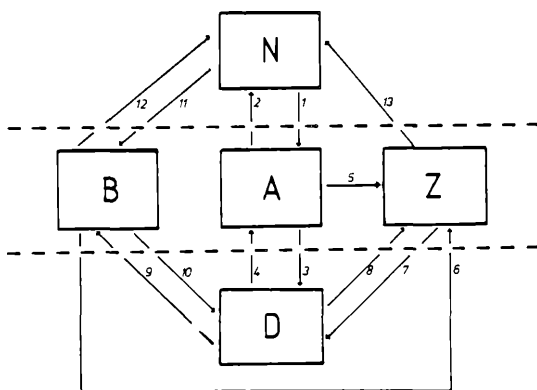


Abbildung 1

Schematische Darstellung der Stoff-Flußbeziehungen im pelagischen Lebensraum.

Lebende Komponenten innerhalb, tote Komponenten außerhalb der gestrichelten Linien.

A = Algenplankton B = Bakterienplankton Z = Zooplankton N = anorganische Nährstoffe D = Detritus (= tote organische gelöste und partikuläre Substanz)

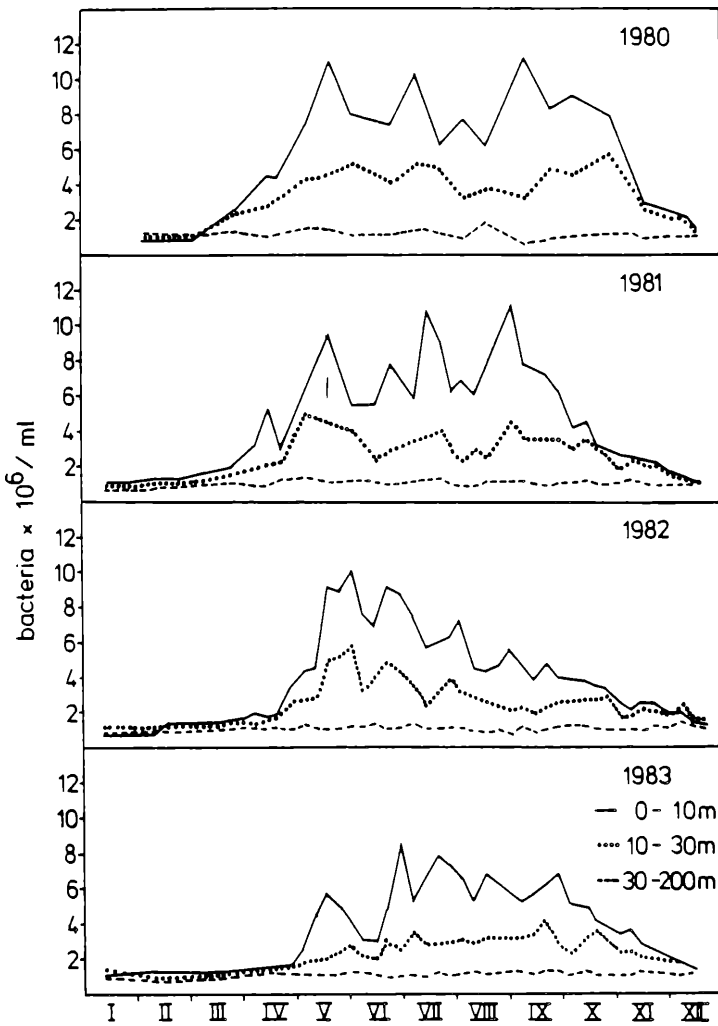


Abbildung 2

Jahreszeitliche Verteilung der Bakteriendichten in verschiedenen Teilen einer Wassersäule im Bodensee-Obersee. (Station Seemitte zwischen Langenargen und Arbon). Aus: GÜDE et al. (1985)

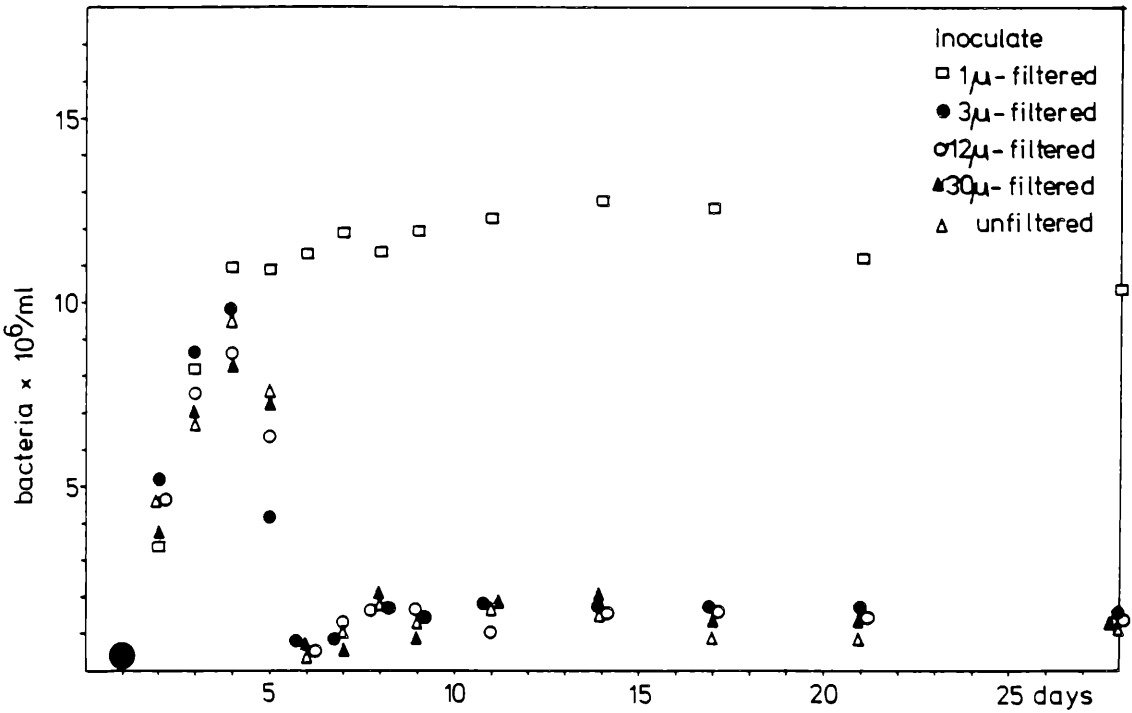


Abbildung 3

Entwicklung von Bakteriendichten in sterilfiltriertem Seewasser (mit Zugabe von 1 mg/l Hefeextrakt) nach Beimpfung mit unterschiedlich vorfiltrierten Wasserproben.

Nur das 1 µm vorfiltrierte Inokulat enthielt ausschließlich Bakterien. Alle anderen Inokulate enthielten zusätzlich Freßorganismen, v.a. Zooflagellaten. Aus: GÜDE (1986)

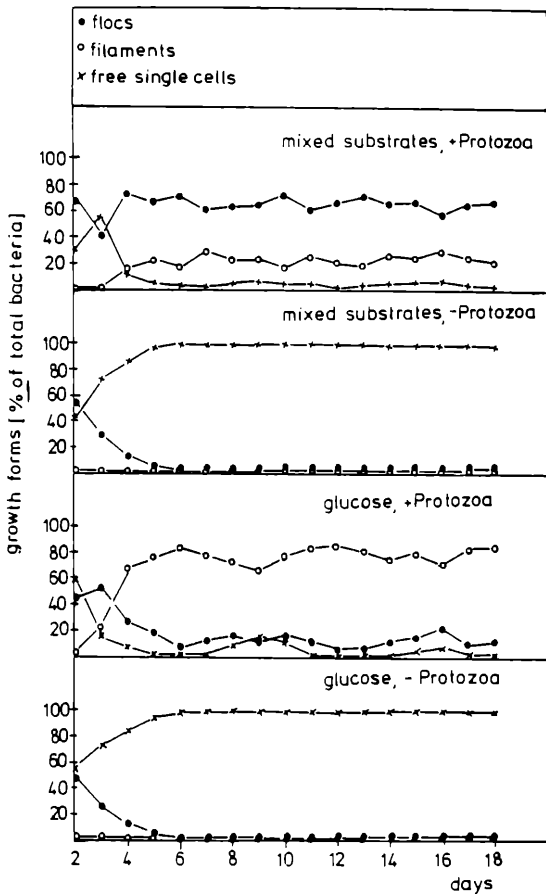


Abbildung 4

#### Entwicklung von unterschiedlichen bakteriellen Wachstumsformen in Gegenwart und in Abwesenheit von bakterienfressenden Protozoen.

Experimentelle Bedingungen: Chemostat-Kulturen Verdünnungsrate  $0,03 \text{ h}^{-1}$ , Glukose oder Substratgemisch als limitierende C-Quelle, Beimpfung mit Wasserproben  $3 \mu\text{m}$  vorfiltriert und mit Cyloheximid vorbehandelt für protozoenhaltige Kulturen. Aus: GÜDE (1979 b)

gen postuliert und aus Ergebnissen von Laborversuchen vermutet werden müssen, sondern tatsächlich auch beobachtet werden, konnte für den Bodensee gezeigt werden. Dort erwiesen sich vor allem phagotrophe Mikroflagellaten als außerordentlich effiziente Bakterienfresser. Schätzungen aufgrund mehrerer unabhängiger Methoden ergeben, daß die Fraßverluste durch diese Organismen von der gleichen Größenordnung wie die Wachstumsgewinne der Bakterien waren (GÜDE 1986). Neben diesen Zooflagellaten können auch filtrierende Cladoceren als Bakterienkonsumenten auftreten, da die Filterapparate von vielen Vertretern dieser Gruppe hinreichend fein sind, um zumindest die größeren Bakterien erfolgreich herauszufiltrieren (GELLER & MÜLLER 1981). Im Bodensee über die Cladoceren vor allem während des Klarwasserstadiums (LAMPERT & SCHÖBER 1978, LAMPERT dieser Band) Fraßdruck auf die Bakterienpopulationen aus. Noch viel stärker muß aber der Fraßdruck der Cladoceren auf die Zooflagellaten wirken, da diese dann um mehr als ein Zehnerpotenz dezimiert werden, während die Bakterien-dichten trotz erheblich abgesunkener Wachstumsaktivitäten nur auf die Hälfte absinken und in der zweiten Phase des Klarwasserstadiums sogar langsam wieder ansteigen (GÜDE, im Druck).

## 2. Einfluß auf die Zusammensetzung

Wenn auf die Bakterienpopulationen tatsächlich ein starker Fraßdruck ausgeübt wird, so stellt sich die Frage, ob nicht die Bakterienpopulationen auf diesen

Fraßdruck in analoger Weise antworten werden wie die Algenpopulation auf den Fraßdruck des Crustaceenplanktons (LAMPERT, dieser Band). Demnach wäre zu erwarten, daß sich die Zusammensetzung der Bakterienbiozönose vor allem durch bevorzugte Entwicklung relativ fraßresistenter Formen ändert. Die Beantwortung dieser Frage für die Freilandsituation ist nicht einfach, da die methodischen Voraussetzungen zu einer umfassenden qualitativen Analyse des Bakterienplanktons bislang bei weitem noch nicht ausreichen. Es liegen jedoch genügend Hinweise aus Modellversuchen im Labor dafür vor, daß eine solche Veränderung der Zusammensetzung der Bakterienbiozönose durch Freßorganismen bei genügend hohem Fraßdruck mit Sicherheit zu erwarten ist.

Diese Versuche zeigten, daß sich stets homogen suspendierte Einzelzellen von Bakterien entwickelten, wenn Bakterienfresser vom System ausgeschlossen wurden und somit das Bakterienwachstums ausschließlich durch das Angebot von Nährstoffen gesteuert war. Von der Artenzusammensetzung und der Struktur ganz andere Bakterienpopulationen entwickelten sich dagegen, wenn unter sonst gleichen Systembedingungen Protozoen als Bakterienkonsumenten in das System eingebracht wurden. Dann dominierten nach kurzer Zeit stets Bakterienpopulationen, die sich durch Wachstum als fädige Kolonien oder als flockige Aggregate auszeichneten. Zusätzlich trugen die Bakterienkonsumenten ganz offensichtlich zu einer Erhöhung der Artendiversität bei, da die Zahl der in den protozoenhaltigen Kulturen beobachteten Bakterienarten deutlich anstieg. Solche Beobachtungen waren mit größter Regelmäßigkeit festzustellen, unabhängig davon, ob die Systeme mit Bakterien aus Abwasser oder Seewasser beimpft waren, oder ob künstliche Substrate, wie Glukose oder Aminosäuren in relativ hoher Menge oder natürliche Substrate, wie Algen-Kohlenstoff oder gelöster organischer Kohlenstoff aus Seewasser in vergleichsweise geringer Menge angeboten wurden (GÜDE 1979a,b 1985, 1986). Da die Ingestion von Faden- oder Flockenformen durch Protozoen sicher behindert ist, kann geschlossen werden, daß diese Formen wegen ihrer relativen Fraßresistenz in Gegenwart von Freßorganismen gegenüber frei suspendierten Einzelzellen Selektionsvorteile besitzen. Diese wiederum sind wegen ihres größeren Oberflächen/Volumen-Verhältnisses offensichtlich besser an die Aufnahme geringer Substratkonzentrationen angepaßt, weshalb sie stets dominant werden, wenn Limitierung durch Nährstoffe der alleinige Selektionsfaktor wird.

Auch im Bodensee kann man während kurzer Perioden die vermehrte Ausbildung von Faden- und Flockenformen unter den Bakterienpopulationen beobachten (GÜDE et al. 1985). Wie zu Beginn schon ausgeführt wurde, dominieren dort aber meistens freie Einzelzellen. Aus dieser Beobachtung könnte man demnach ableiten, daß der Fraßdruck auf die Bakterienpopulationen dort nicht so groß wie in den oben geschilderten Laborversuchen war. Zur Bewertung der Freilandsituation ist aber zu berücksichtigen, daß dort neben den Protozoen auch Cladoceren und Copepoden als Filtrierer auftreten. Diese verwerten aber zum Teil ein ganz anderes Größenspektrum von Futterorganismen als die Protozoen. Demnach könnten Formen, die durch ihre Größe für Zooflagellaten fraßresistent sind, durchaus geeignete Futterpartikel für das Crustaceen-Zooplankton sein. Diese Vermutung wird gestützt durch die während des durch intensiven Zooplanktonfraß verursachten Klarwasserstadiums beobachteten Bakterienentwicklungen. Zu diesem Zeitpunkt ändert sich nämlich die Bakterienpopulation von einer relativ inhomogen zusammengesetzten Population mit erhöhten Faden- und Flock-



**Abbildung 5:**

**Schwarz-Weiß-Wiedergaben von Farbaufnahmen der mit DAPI gefärbten Mikroorganismen aus dem Bodensee und aus Seewasser-Kulturen.**

Alle Aufnahmen wurden bei gleicher Vergrößerung gemacht. Der dunkle Balken in Abb. 5 a entspricht 3 µm. a) „Normales“ Erscheinungsbild epilimnische Bakterienpopulationen. b) epilimnische Bakterien mit einer Alge (*Rhodomonas* sp., im Original rot fluoreszierend wegen Chlorophyll-Autofluoreszenz) c) frei suspendierte und partikelgebundene Bakterien (im Original zeigt die Partikelmatrix gelbe Fluoreszenz, während die angehefteten Bakterien blau fluoreszieren.) d) Bakterien aus 150 m Tiefe mit „*Dichotomicrobium*“ e) Bakterien aus 5 m Tiefe (Wasserprobe vom 29.5.1984) mit erhöhtem Anteil von filamentösen und flockenförmigen Wachstumsformen.

f) Selektion von filamentösen und flockenförmigen Wachstumsformen durch starken Fraßdruck von Zooflagellaten auf Bakterienpopulationen in Seewasser-Kulturen. Aus: GÜDE et al (1985)

kenanteilen Ende Mai zu einer außerordentlich homogen verteilten Population mit sehr kleinen Bakterienzellen im Juni (SIMON 1985, GÜDE, im Druck). Unter solchen Verhältnissen würde also eine relative Fraßresistenz nicht durch Ausbildung von großen sperrigen mehrzelligen Formen, sondern durch Wachstum in sehr kleinen Einzelzellen erreicht.

### 3. Beeinflussung der Aktivität

Wenn Bakterien tatsächlich effizient durch ihre Konsumenten kontrolliert werden können, so stellt sich natürlich die weitere Frage, ob davon nicht auch die Rolle der Bakterien als Stoffumsatzträger berührt wird. In der Tat kann man beobachten, daß die bakteriellen Aktivitäten in Wasserproben, in denen alle Freßorganismen durch Vorfiltration entfernt wurden, innerhalb kurzer Zeit auf niedriges Niveau absinken. Dagegen blieben die bakteriellen Aktivitäten in

den unfiltrierten Kontrollversuchen mit Freßorganismen lange Zeit unverändert auf hohem Niveau (GÜDE 1986). Solche Befunde wurden auch durch eine Reihe von Laborversuchen bestätigt, in denen stets die Stoffumsatzraten in Gegenwart von Freßorganismen deutlich erhöht waren (SHERR & SHERR 1984, Güde 1985). Diese Stimulierung bakterieller Aktivitäten kann zum einen dadurch verursacht werden, daß die bakteriellen Konsumenten stets auch viele Nährstoffe wieder freisetzen können, die dann den Bakterien erneut zur Verfügung stehen. Diese zusätzliche Zufuhr von Nährstoffen wird noch erhöht durch den Umstand, daß die Konsumenten neben den Bakterien ja meist auch Algen verzehren. Dabei wird sonst für die Bakterien nicht verfügbarer Algen-Kohlenstoff zugänglich gemacht (LAMPERT 1978, OLSEN et al. 1986, GÜDE, im Druck). Neben der Bereitstellung von Nährstoffen bewirken die Konsum-

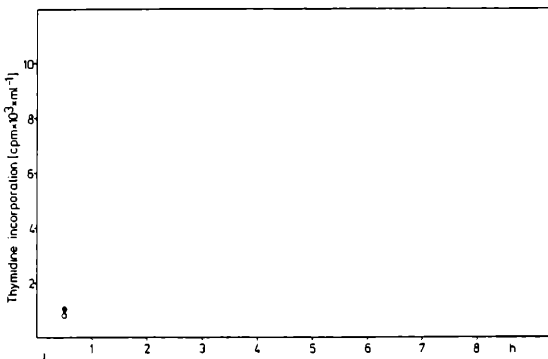


Abbildung 6:

$^3\text{H}$ -Thymidin-Einbauraten in  $1\ \mu\text{m}$  vorfiltrierter und damit ausschließlich Bakterien enthaltener Wasserprobe (helle Kreise) im Vergleich zu der in der unfiltrierten Wasserprobe gemessenen Einbauraten (dunkle Kreise). Die Wasserprobe wurde am 14.5.1984 aus 2 m Tiefe im Bodensee entnommen. Aus: GÜDE (1986)

menten, daß die Dichten der Bakterienpopulationen durch Fraß so niedrig gehalten werden, daß ihr Wachstum weitgehend unlimitiert und damit im Bereich ihrer Maximalgeschwindigkeit erfolgen kann (WRIGHT & COFFIN 1984).

Neben diesen direkten Wirkungen können die bakteriellen Stoffumsätze aber auch indirekt durch Bakterienfraß erhöht werden. Es hat sich nämlich gezeigt, daß die Bakterien mit den Algen erfolgreich um anorganische Nährstoffe, wie Phosphor, konkurrieren

können (COLE 1982, GÜDE 1985). Ohne Bakterienfraß würden also zunehmende Mengen von Pflanzennährstoffen durch Bakterien gebunden und damit die Primärproduktion erniedrigt. Durch Bakterienfraß werden die bakteriengebundenen Pflanzennährstoffe freigesetzt und können damit für erhöhte Primärproduktion genutzt werden. Diese hat dann wiederum erhöhte bakterielle Stoffumsätze zur Folge.

#### 4. Ausblick

Hier wurde versucht zu zeigen, daß die Produktion des Bakterienplanktons zu einem hohen Anteil von Zooplanktonvertretern konsumiert wird und daß diese Verwertung der Bakterienproduktion rückwirkend Folgen für die Zusammensetzung und Aktivität des Bakterienplanktons haben kann. Dabei darf aber nicht vergessen werden, daß der vorhandene Kenntnisstand bestenfalls dazu ausreicht, die Beziehungen des Bakterienplanktons zu seinen Konsumenten umrißhaft zu entwerfen. Dementsprechend konnten Elemente der Selbstregulation für das Bakterienplankton hier nur angedeutet werden, während sonst meist der allgemeinere Begriff der Beeinflussung verwendet wurde. Sofern wir unsere Bemühungen fortsetzen, die Beziehungen des Bakterienplanktons zu seiner belebten und unbelebten Umwelt in ihrer ganzen Vielfalt zu durchschauen, dürfen wir sicher sein, daß in Zukunft weitere, das Bakterienplankton steuernde und regulierende Vorgänge aufgedeckt und in ihrer Wirkungsweise geklärt werden.

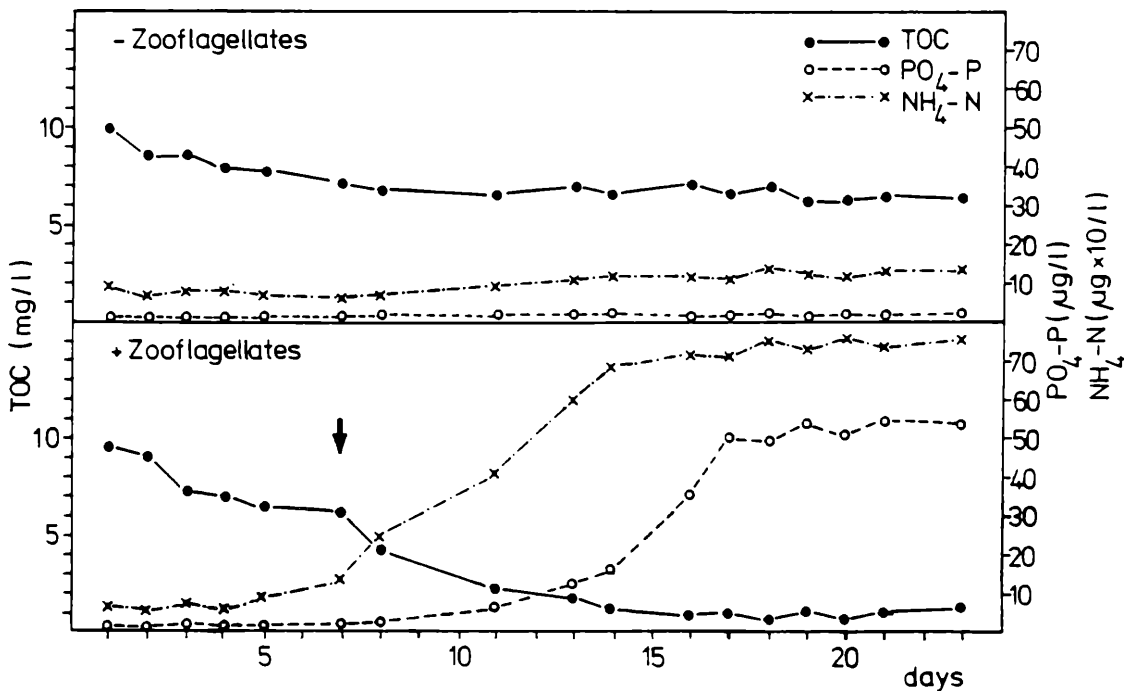


Abbildung 7

#### Abnahme des organischen Kohlenstoffs und Freisetzung von Ammonium und Phosphat in kontinuierlichen, zweistufigen Algen-Bakterien-Mischkulturen in Anwesenheit und Abwesenheit von phagotrophen Flagellaten.

Der Pfeil zeigt den Beginn der Massenentwicklung von Zooflagellaten. Experimentelle Bedingungen: In der ersten Stufe wuchsen unter P-Limitierung bei Lichtsättigung Algen der Gattung *Chlorella*. Die in der ersten Stufe erzielte bakterienfreie Algenproduktion wurde kontinuierlich in eine zweite Dunkelstufe überführt. Diese zweite Stufe wurde unterschiedlich beimpft, so daß sich dort entweder nur Algen und Bakterien oder zusätzlich noch Zooflagellaten an den Abbauprozessen beteiligen konnten. (Aus GÜDE 1985)

#### Literatur:

COLE, J. J. (1982): Interactions between bacteria and algae in aquatic ecosystems. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 291 — 314.  
GELLER, W. & MÜLLER, H. (1981): The filtration apparatus of cladocera: Filter mesh-sizes and their implication on food selectivity. — *Oecologia* (Berlin) 49: 316 — 321.

GÜDE, H. (1979a): Grazing by protozoa as selection factor for activated sludge bacteria. — *Microb. Ecol.* 5: 225 — 237  
— (1979b): Mikrobiell-ökologische Aspekte des Belebtschlammverfahrens. — *Arbeitsberichte Ökologie/Umwelttechnik d. Universität Konstanz* 3: 19 — 30.

- (1985):  
Influence of phagotrophic processes on the regeneration of nutrients in two-stage continuous cultures. — *Microb. Ecol.* 11: 193 — 204.
- (1986):  
Loss processes influencing growth of planktonic bacterial populations in Lake Constance. — *J. Plankton Research* 8: 795 — 810.
- (im Druck):  
Influence of crustacean zooplankton on bacterial populations in Lake Constance. — *Hydrobiologia*
- GÜDE, H., HAIBEL, B., & MÜLLER, H. (1985):  
Development of planktonic bacterial populations in a water column of Lake Constance (Bodensee-Obersee). — *Arch. Hydrobiol.* 105: 59 — 77.
- LAMPERT, W. (1978):  
Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. — *Limnol. Oceanogr.* 23: 831 — 834.
- (im Druck):  
Was bestimmt die Struktur von pelagischen Biozönosen? Die Rolle von Phyto- und Zooplankton Interaktionen. — (im Druck, dieser Band)
- LAMPERT, W. & SCHÖBER, V.:  
Das regelmäßige Auftreten von Frühjahrs-Algenmaxima und »Klarwasserstadium« im Bodensee als Folge von klimatischen Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto- und Zooplankton. — *Arch. Hydrobiol.* 82: 364 — 386.
- OLSEN, Y. VARUM, M. M. & JENSEN, A. (1986):  
Some characteristics of the carbon compounds releases by *Daphnia*. — *J. Plankton Research* 8: 505 — 518.
- OVERBECK, J. (1968):  
Prinzipielles zum Vorkommen der Bakterien im See. — *Mitt. Verh. Int. Ver. Limnol.* 14: 134 — 144.
- RUTTNER, F. (1940):  
Grundriß der Limnologie. — 1. Auflage; Walter de Gruyter, Berlin
- SHERR, B. & SHERR E. (1984):  
Role of heterotrophic protozoa in carbon and energy flow in aquatic ecosystems. — In: KLUG M.J. & REDDY C. A. (eds.): *Current Perspectives in Microbial Ecology*, ASM, Washington, pp. 412 — 423.
- SIMON, M. (1985):  
Specific uptake rates of amino acids by attached and free-living bacteria in a mesotrophic lake. — *Appl. Environmental Microbiol.* 49: 1254 — 1259.
- STALEY, J. T. & KONOPKA, A. (1985):  
Measurements of in situ activities of nonphotosynthetic microorganisms in aquatic and terrestrial habitats. — *Ann. Rev. Microbiol.* 39: 321 — 346.
- WRIGHT, R. T. & COFFIN, R. B. (1984):  
Factors affecting bacterioplankton density and productivity in salt marsh estuaries. — In: KLUG M.J. & REDDY, C. A. (eds.): *Current Perspectives in Microbial Ecology*, ASM, Washington, pp. 485 — 494.

**Anschrift des Verfassers:**

Dr. Hans Güde  
Institut für Seenforschung und Fischereiwesen  
Seestraße  
D-7994 Langenargen am Bodensee

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge \(LSB\)](#)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [2\\_1986](#)

Autor(en)/Author(s): Güde Hans

Artikel/Article: [Beeinflussung des Bakterienplanktons durch seine Konsumenten 91-96](#)