

Biomanipulation und das mikrobielle Nahrungsnetz

Hans GÜDE

1. Einleitung Von der "klassischen" Nahrungskette zum mikrobiellen Nahrungsnetz

In seiner allgemeinsten Form sollte unter dem Begriff "Biomanipulation" eigentlich jede Art von gezieltem Eingriff in Lebensgemeinschaften eines Ökosystems verstanden werden. In der limnologischen Fachwelt ist dieser Begriff jedoch weitgehend nur für den steuernden Eingriff in pelagische Lebensgemeinschaften von Stehgewässern besetzt, wobei das Ziel einer Reduktion der Biomasse des Phytoplanktons durch Begünstigung des algenfressenden Zooplanktons verfolgt wird. Biomanipulation in diesem Sinne ist also auch eine von mehreren Möglichkeiten, durch interne Eingriffe zur Restaurierung von Seen beizutragen und wurde deshalb nicht nur im Zusammenhang mit ihrer grundsätzlichen Bedeutung für das Verständnis von Struktur und Funktion aquatischer Ökosysteme, sondern vor allem auch im Hinblick auf ihre Anwendbarkeit für die Praxis der Seentherapie diskutiert.

Die anfängliche Anziehungskraft der Biomanipulation für Theoretiker und Praktiker beruhte sicher nicht zuletzt auf dem zugrunde gelegten bestehend einfachen Ansatz, der ja vollständig auf dem klassischen Konzept linearer Nahrungsketten aufbaut. Damit wird jedoch zwangsläufig die in Wirklichkeit gegebene viel komplexere Vielfalt von direkten und indirekten Wechselbeziehungen innerhalb der Lebensgemeinschaft und ihrem Lebensraum nicht berücksichtigt (Abb. 1). An diesem Punkt setzen denn auch erwartungsgemäß die Mehrzahl der Erklärungsversuche an, warum die bislang vorliegende Erfolgsstatistik solcher Maßnahmen nicht gerade als überwältigend bezeichnet werden kann (REYNOLDS 1994). So sehr damit zweifellos die Ernüchterung hinsichtlich der Erfolgsaussichten von Biomanipulationsmaßnahmen zugenommen hat, so wenig wäre es berechtigt, den Grundgedanken der Biomanipulation, d.h. steuernd in die Biozönose einzugreifen, allein deshalb als vollkommen aussichtslos abzutun. Allerdings bestärken diese Überlegungen zusammen mit den bislang vorliegenden Erfahrungen die Gewißheit, daß wirklich steuernde Eingriffe in Lebensgemeinschaften wenn überhaupt - nur bei Anwendung wirklichkeitsnäherer und deshalb komplexerer Modellvorstellungen über Struktur und Funktion aquatischer Ökosysteme erfolgreich sein können.

Unter mehreren Gesichtspunkten, die beim Ansatz der klassischen linearen Nahrungskette zwangsläufig

unberücksichtigt bleiben, muß sicher nicht zuletzt der Beitrag des mikrobiellen Nahrungsnetzes zu den pelagischen Stoffumsetzungen und Nahrungsbeziehungen genannt werden. Etwa zeitgleich mit der Verbreitung der Biomanipulation erfolgte ja auch eine Schwerpunktverlagerung in der Betrachtung von Struktur und Funktion aquatischer Ökosysteme. Es wurde nämlich zunehmend offensichtlich, daß auch die bislang nur im Zusammenhang mit Abbauprozessen gesehenen funktionell unter dem Begriff Destruenten zusammengefaßten heterotrophen Mikroorganismen (Bakterien, Pilze, Protozoen) durchaus auch in das trophische Gefüge der Lebensgemeinschaften eingebunden sind und sowohl im Hinblick auf Biomasse als auch Produktion keinesfalls vernachlässigt werden können. (GÜDE 1989, RIEMANN & CHRISTOFFERSEN 1993). Wenn auch diese Schwerpunktsverlagerung nicht unbedingt als Paradigmenwechsel gesehen werden kann (als solcher wird es gern unter dem Schlagwort "microbial loop" verkauft, obwohl es konzeptionell schon lange zuvor unter dem Begriff der Detritus-Nahrungskette vorgedacht war), so zwangen doch insbesondere durch neue methodische Ansätze erhärtete Erkenntnisse über quantitative Einbindungen der Mikroorganismen zu einem Überdenken der relativen Bedeutung der unterschiedlichen Stoffflüsse und Nahrungsbeziehungen in aquatischen Ökosystemen. Wie weit diese neuen Sichtweisen im Extrem betont werden, mag aus einem statement von WETZEL 1995 hervorgehen: "Non predatory death and metabolism by prokaryotic and protistan heterotrophs dominate. Continued application of animal-oriented relationships to the integrated process-driven couplings of the aquatic ecosystems impedes understanding of quantitative ecosystem pathways and control mechanisms" (Nicht fraßbedingte Mortalität und durch Prokaryonten und Protisten getragene Stoffumsätze sind vorherrschend. Die fortgesetzte Anwendung von Beziehungen, die sich am Beitrag tierischer Organismen für Prozessabläufe und Verknüpfungen in aquatischen Ökosystemen orientieren, stellen ein Hindernis auf dem Weg zum Verständnis von quantitativen Stoffflüssen und Kontrollmechanismen dar).

Dieses sicher als Provokation gedachte statement WETZEL's ist natürlich nur schwer mit dem Ansatz der Biomanipulation in Einklang zu bringen, der ja konzeptionell vollständig auf der Regulation der Lebensgemeinschaft und ihrer Stoffumsätze von oben ("top down") durch tierische Fraßorganismen

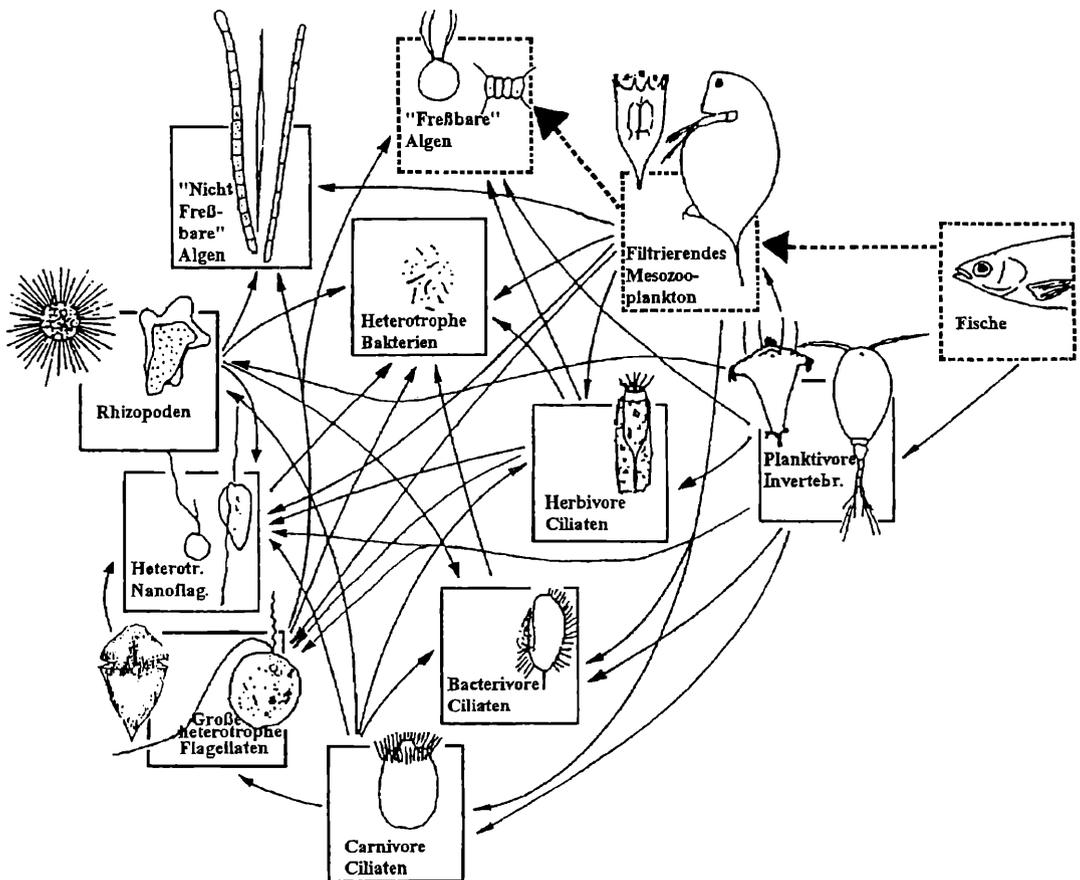


Abbildung 1

Schematische Darstellung der Nahrungsbeziehungen in pelagischen Nahrungsnetzen mit der Berücksichtigung der mikrobiellen Lebensgemeinschaft. Die für die Biomaniipulation konzeptionell zugrundegelegten Organismengruppen (Kennzeichnung durch gestrichelte Kästchen bzw. Pfeile) beinhalten mit nur drei Kompartimenten einen Bruchteil des komplexen Gesamtsystems (Nach ARNDT 1993).

aufbaut und gerade diesen damit eine überragende Rolle im Ökosystem zuweist. Unabhängig davon jedoch, ob WETZEL's Argument zutrifft oder nicht (es wird später noch mehrfach darauf eingegangen werden), stellt sich also auf jeden Fall im Zusammenhang mit der Biomaniipulation die Frage, in welcher Weise die dafür zunächst ausschließlich betrachtete klassische Nahrungskette mit der mikrobiellen Lebensgemeinschaft in Beziehung steht und welche möglichen Konsequenzen sich daraus für Theorie und Praxis der Biomaniipulation ergeben. Dieser Punkt soll daher im Mittelpunkt des vorliegenden Beitrags stehen. Dabei soll zunächst betrachtet werden, welche direkten und indirekten Einflüsse von der klassischen Nahrungskette auf die Mikroorganismen ausgehen. Im nächsten Schritt sollen umgekehrt die vom mikrobiellen Nahrungsnetz ausgehenden Einflüsse auf die Organismen der klassischen Nahrungskette beleuchtet werden.

Schließlich soll versucht werden, die potentielle Bedeutung der wechselseitigen Beeinflussungen zwischen Mikroorganismen und klassischer Nahrungskette für die Erfolgsaussichten von Biomaniipulationsmaßnahmen zu skizzieren.

2. Einflüsse von Phyto- und Zooplankton auf die mikrobielle Lebensgemeinschaft

Wie das Zooplankton sind auch die heterotrophen Mikroorganismen auf organische Substanzen als Energie- und Kohlenstoffquelle angewiesen. Unter der zumindest für größere organisch unbelastete Seen weitgehend berechtigten Annahme, daß die autochthone Primärproduktion des Phytoplanktons die alleinige Quelle für Energie- und Kohlenstoff für alle heterotrophen Organismen der pelagischen Lebensgemeinschaft darstellt, folgt die schon fast triviale Feststellung, daß auch das Wachstum der heterotrophen Mikroorganismen zunächst in hohem Maß von der Primärproduktion des Phytoplanktons abhängen sollte.

Auf den ersten Blick fügt sich in dieses Bild gut ein, daß ein positiver Zusammenhang zwischen der Trophie von Seen und der Abundanz bzw. Produktion von Bakterien gefunden wird (COLE et al. 1987). Bei genauerem Hinsehen stellt man aber fest, daß sich dieser Zusammenhang erstens nur bei doppelt logarithmischer Betrachtung ergibt, und zweitens selbst dann nicht gerade überwältigend hohe Korre-

lationskoeffizienten aufweist. Diese Befunde geben also schon deutliche Hinweise darauf, daß die Primär-Produktion des Phytoplanktons sicher eine wichtige, keinesfalls aber die alleinige Einflußgröße für die Entwicklung der mikrobiellen Populationen in einem See sein kann.

Um den hier betrachteten Kohlenstoff- und Energiefluß vom Phytoplankton zu den heterotrophen Mikroorganismen zu verstehen, muß man sich vor allem auch die Hauptwege vor Augen führen, auf denen diese Flüsse erfolgen können (Abb. 2): Solange die Algen lebendig sind, wird die Kohlenstoffversorgung der Bakterien auf die Exkretion organischer Substanzen durch die Algen beschränkt sein (Abb. 2, Fluß 2). Diese kann zwar kurzfristig beträchtliche Anteile der Primärproduktion beinhalten, beträgt in der Regel aber deutlich weniger als 10 % der Primärproduktion (BERMAN & KAPLAN 1984). Der Stofffluß von Algen zu Bakterien würde demnach unter diesen Bedingungen zunächst vergleichsweise gering bleiben. Zwar steht das noch nicht im Widerspruch zum postulierten positiven Zusammenhang zwischen Primär- und mikrobieller Sekundärproduktion, wohl aber zu der angenommenen hohen quantitativen Bedeutung der heterotrophen Mikroorganismen, wie sie im Bild WETZEL's (s.o.) suggeriert wird.

In diesem Bild wird aber die hier zunächst noch nicht berücksichtigte Mortalität der Algen als entscheidender Prozess für die Stoffflüsse von Primärproduzenten zu Mikroorganismen dargestellt. Tatsächlich wird beim Absterben einer Alge der gesamte Zellinhalt bis auf mögliche refraktäre Bestandteile für mikrobielles Wachstum verfügbar und damit auch der Anteil der mikrobiellen Produktion potentiell bedeutend erhöht. Kann aber die von WETZEL somit vorausgesetzte Dominanz "nicht fraßbedingter" Mortalität für die einzelligen Algen wirklich als so selbstverständlich angenommen werden? Natürlich wird auch eine Algenzelle nicht unendlich lange leben, doch anders als bei Mehrzellern ist für Einzeller der Zelltod nicht im Lebensprogramm, mithin ist in diesem Fall also auch keine natürliche Seneszenz zu erwarten. Aufgrund der schon von WEISMANN postulierten "potentiellen" Unsterblichkeit des Einzellers wird also Zelltod ohne Fremdeinwirkung zunächst nur bei Defektmutanten zu erwarten sein, wie sie ja auch natürlicherweise - wenn auch mit geringem Prozentsatz - vorkommen. Somit bliebe aber auch bei Berücksichtigung dieser Art natürlicher Mortalität der Stofffluß von Algen zu Bakterien immer noch sehr bescheiden.

Diese Schlußfolgerung kann auch durch zahlreiche experimentelle Untersuchungen mit Algen-Bakterien-Kultursystemen bestätigt werden. In solchen Systemen erweisen sich die Algen in der Regel als sehr langlebig und der Anteil der Bakterien an den Stoffumsätzen bleibt dann immer vergleichsweise gering (z.B. GÜDE 1985, ARNDT et al. 1992). Natürlich zeigt auch die oft leidvolle experimentelle

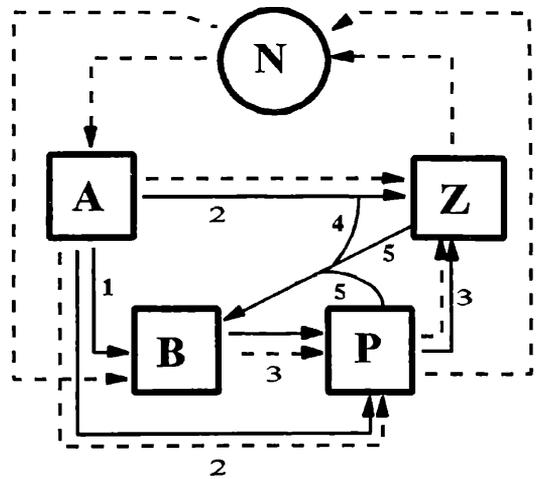


Abbildung 2

Schematische Darstellung der Kohlenstoff- (durchgezogene Pfeile) und Nährstoffflüsse (gestrichelte Pfeile) in der planktonischen Lebensgemeinschaft.

A= Algen, B=Bakterien, P=Protozoen, Z = Meso-Zooplankton, N = Nährstoffe, 1 = Exkretion und nicht fraßbedingte Mortalität der Algen, 2 = Grazing der Algen durch herbivore Organismen, 3 = Energietransfer über Detritusnahrungskette, 4 = Kohlenstoffversorgung der Bakterien über "sloppy feeding, 5 = Kohlenstoffversorgung der Bakterien über Ausscheidung organischer Substanzen. Nach WETZEL 1995 dominieren Fluß 1 und allenfalls noch Fluß 3, im vorliegenden Beitrag wird auf die hohe Bedeutung der Flüsse 2, 3, 4 und 5 verwiesen.

Erfahrung, daß es in solchen Kultursystemen durchaus auch zu unvorhersagbaren Zusammenbrüchen der Algenkulturen kommt, denen dann starke Populationszunahmen von heterotrophen Mikroorganismen folgen. Das entspricht auch vollständig der Erfahrung aus natürlichen Gewässern, wo es ja auch immer wieder zu eindeutig nicht fraßbedingten Zusammenbrüchen von Algenblüten mit nachfolgenden Spitzen mikrobieller Produktion kommt. Ein besonders eindrucksvolles Fallbeispiel dafür bietet z.B. die regelmäßige Entwicklung von Algenblüten des Dinoflagellaten *Peridinium gatunense* im See Genezareth, der im Frühjahr enorme Biomassen im See produziert, wovon nur vernachlässigbare Anteile direkt von den Konsumentenpopulationen verwertet werden können.

Mit Beginn der Schichtungsperiode kommt es regelmäßig zum Zusammenbruch der Population gefolgt von entsprechenden Spitzen bakterieller Produktion (BERMAN et al. 1995). Solche Fallbeispiele verleiten natürlich gerade wegen ihrer Augenfälligkeit besonders dazu, exemplarisch gesehen zu werden und damit fester Bestand des Lehrbuchwissens zu werden, was aber immer auch die Gefahr unzulässiger Verallgemeinerung in sich birgt. Dazu kommt zusätzlich noch die Versuchung, solche Phänomene mit Begriffen zu beschreiben, die gleichzeitig auch kausale Erklärungen suggerieren. So wird als "Erklärung" des plötzlichen Zusammenbruchs von Algenblüten oft der Begriff "Auto-

lyse" angeboten, was aber nach obigen Überlegungen sicher unzulässig ist, da der in diesem Begriff implizierte programmierte Zelltod bei Einzellern ja auszuschließen ist. Für die vorliegende Betrachtung muß vielmehr bedacht werden, daß über weite Zeiträume und Bereiche des Pelagials limnischer und mariner Systeme, wie z.B. in großen Seen oder im freien Ozean offensichtlich fließgleichgewichtsähnliche Stoffflüsse ohne ausgeprägte Ausbildung solcher Algen-Bakterien-Sukzessionen vorherrschen, so z.B. auch im oben aufgeführten Fallbeispiel des Sees Genezareths während der überwiegenden Zeit des Jahres. Zur Erklärung solcher offensichtlich häufig bestehenden Gleichgewichte zwischen Produktions- und Verlustprozessen ist das so gerne herangezogene Lehrbuchbeispiel der Wachstumskurve mit Wachstums-, stationärer und Absterbephase aber wohl kaum ausreichend, da nach obigen Überlegungen die Geschwindigkeit des Absterbens von Algenpopulationen bei ausschließlich "natürlicher" Mortalität (also ohne Fremdeinwirkung) weit geringer als die des Zuwachsens sein sollte.

Nach diesen Überlegungen muß also zwingend angenommen werden, daß die in der Natur offensichtlich erhöhten Verluste nur durch zusätzliche von außen wirkende Faktoren zustande kommen. Als solche Verlustfaktoren kommen eine große Zahl von nicht mit Freßprozessen zusammenhängenden Faktoren wie Parasitismus, Virusbefall, mechanische Schädigung, toxische Substanzen, Sedimentation etc. in Frage, deren relative Bedeutung fallweise sehr unterschiedlich sein kann. Es kann aber wohl kaum bestritten werden, daß neben diesen Faktoren Freßprozesse als wichtigste Verlustquelle für das Phytoplankton gesehen werden müssen, worauf ja auch ganz wesentlich der Ansatz der Biomanipulation beruht. Deutlicher Beleg dafür ist sicher der in vielen Seen regelmäßig beobachtete und mit dem Begriff Klarwasserstadium verbundene Zusammenbruch der Algenfrühjahrsblüte, der allgemein mit der "Überweidung" der Algenbestände durch filtrierendes Zooplankton erklärt wird (SOMMER et al. 1986). Mit der Biomanipulation wird ja der Versuch unternommen, diesen in der Natur normalerweise kurzfristigen also nicht stabilen Zustand langfristig zu stabilisieren. Doch ist Fraßmortalität nicht nur während solcher augenfälligen Extremsituationen bedeutend, sondern sie kann durchaus auch während der viel häufigeren gleichgewichtsähnlichen Situationen als wichtigste Verlustquelle fungieren, wie es z.B. am Bodensee durch die Auswertung umfangreicher Feld-Daten mit Hilfe modellmäßiger Betrachtungen belegt werden kann (GAEDKE et al. 1995).

Wenn also - in Übereinstimmung mit dem Konzept der Biomanipulation, jedoch im Widerspruch zu WETZEL's Bild - Freßprozesse zumindest in pelagialen Habitaten als eine der bedeutendsten Mortalitätsfaktoren für das Phytoplankton angesehen werden können, Algenmortalität aber wiederum eine

Hauptvoraussetzung für einen erhöhten Stofffluß von Algen zu Mikroorganismen darstellt, so ergibt sich daraus schon eine erste Antwort für die hier ebenfalls gestellte Frage nach der potentiellen Bedeutung des algivoren Zooplanktons für die heterotrophen Mikroorganismen. Danach sollte nämlich das Zooplankton zunächst einmal die Verfügbarkeit der Algenproduktion für die Mikroorganismen erhöhen. Auf den ersten Blick erscheint das zunächst widersprüchlich, da ja der vom Zooplankton konsumierte Anteil der Primärproduktion für die Mikroorganismen verloren scheint. Hierzu muß aber berücksichtigt werden, daß erstens bei der mit dem Freßprozess einhergehenden mechanischen Zerstörung der Algenzelle vielfach Zellbestandteile auslaufen, wofür der Begriff "sloppy feeding" (LAMPERT 1978) geprägt wurde. Darüber hinaus ist aber auch die Verwertung der ingestierten Algen durch das Zooplankton nie vollständig. So wird z.B. häufig das polysaccharidhaltige Zellwandmaterial vom Zooplankton kaum verwertet. Damit stellt auch die Ausscheidung von Faeces einen sehr bedeutenden Mechanismus zur Erschließung von sonst nicht verfügbaren Energie- und Kohlenstoffquellen aus der Primärproduktion für die Mikroorganismen dar. Darüber hinaus bewirkt das Zooplankton einen großen Teil der Regeneration von Nährstoffen und erhöht damit die Produktivität des Phytoplanktons, was über den oben beschriebenen Bypass-Weg wiederum den Mikroorganismen zugute kommt (Abb. 2).

Daß diese durch das Zooplankton bewirkte erhöhte Erschließung der Primärproduktion sich tatsächlich auch in der Produktivität und den Stoffumsätzen der heterotrophen Mikroorganismen nachhaltig niederschlägt, kann durch zahlreiche experimentelle Untersuchungen und durch Feldstudien belegt werden. So konnte gezeigt werden, daß bakterielle Wachstumsraten und die bakterielle Respiration organischer Substanzen immer während Phasen erhöhten Algengrazings durch das Zooplankton deutlich erhöht waren (z.B. GÜDE 1988, ARNDT et al. 1993, JÜRGENS 1994). Auch in experimentellen Untersuchungen zeigte sich, daß der Algenfraß einen mehrfachen Anstieg bakteriellen Wachstums und Stoffumsatzes im Vergleich zu den Kontrollversuchen ohne Freßorganismen bewirkte (z.B. GÜDE 1985, 1988, ARNDT et al. 1992, 1993). Wenn also Mikroorganismen tatsächlich bedeutende Anteile an den Stoffumsätzen im Pelagial erlangen können, so verdanken sie das zu einem großen Teil der Unterstützung durch algivore Freßorganismen, die somit auch als eine der wichtigsten Antriebskräfte für die Stoffkreisläufe gesehen werden können.

Neben diesem wichtigen indirekten Einfluß sind hier aber natürlich insbesondere auch direkte Einflüsse des Zooplanktons auf die Mikroorganismen zu bedenken, die damit zusammenhängen, daß die Mikroorganismen selbst ja auch potentielle Futterquellen für das Zooplankton darstellen (GÜDE 1986, 1989). Damit kann das Zooplankton auch direkt

regulierend auf Populationsdynamik und Struktur der mikrobiellen Lebensgemeinschaft einwirken. Um die daraus resultierenden Einflußmöglichkeiten zu beurteilen, muß man sich zunächst die wichtigsten Fraßbeziehungen zwischen Mikroorganismen und Zooplankton vor Augen führen (ARNDT 1993).

Basis für die Detritusnahrungskette ist ja die Produktion der heterotrophen Bakterien. Ein Großteil dieser Produktion wird durch einzellige Protozoen, darunter vor allem heterotrophe Flagellaten, aber auch Ciliaten und mixotrophe Algen verwertet. Daneben können aber auch Vertreter des "klassischen" Zooplanktons, wie Rotatorien und Crustaceen als Bakterienkonsumenten wirken. Unter Letzteren haben sich besonders filtrierende Cladoceren als effiziente Bakterienfresser erwiesen, was für die Biomanipulation bedeutende Konsequenzen haben sollte, da ja durch diese Maßnahme gerade diese Organismen begünstigt werden. Vom klassischen Zooplankton gehen aber auch indirekte Auswirkungen für den Fraßdruck auf die Mikroorganismen aus, indem sie auch die ebenfalls bakterienfressenden Protozoen durch Fraß effizient kontrollieren können.

Aus diesen sehr komplexen Fraßbeziehungen resultieren in jedem Fall bedeutsame Einwirkungen auf die Mikroorganismen, die zunächst vor allem die

Struktur der Lebensgemeinschaften betreffen (GÜDE 1989, JÜRGENS & GÜDE 1994, JÜRGENS 1994): Ohne Fraßorganismen dominieren einfach strukturierte, mehrheitlich aus frei suspendierten Einzelzellen bestehende Bakterienpopulationen. Unter Fraßdruck von Protozoen ändert sich die Struktur der bakteriellen Lebensgemeinschaft zu komplexeren Wuchsformen, wie Filamenten und Zellaggregaten. Diese Strukturen, die durch Selektion fraßresistenter Formen erklärt werden können, ändern sich wiederum hin zur Dominanz von frei suspendierten Einzelzellen, wenn filtrierende Cladoceren die planktische Lebensgemeinschaft kontrollieren. Das wird zum einen damit bewirkt, daß die bakterienfressenden Protozoen auch durch das Crustaceenzooplankton kontrolliert werden, und der damit von diesen ausgehende Selektionsdruck auf die Bakterien verringert wird. Zum andern passen die vor allem wegen ihrer Größe gegen Protozoen fraßresistenten Wuchsformen durchaus noch in das potentielle Größenspektrum von Futterorganismen des filtrierenden Crustaceenplanktons, demgegenüber diese Formen also ihren Fraßschutz verlieren (Abb. 3).

Neben diesem somit erwiesenen Einfluß auf die Struktur sind natürlich auch Einflüsse auf die Funktionen des mikrobiellen Nahrungsnetzes zu erwarten, die jedoch bislang noch nicht in derselben In-

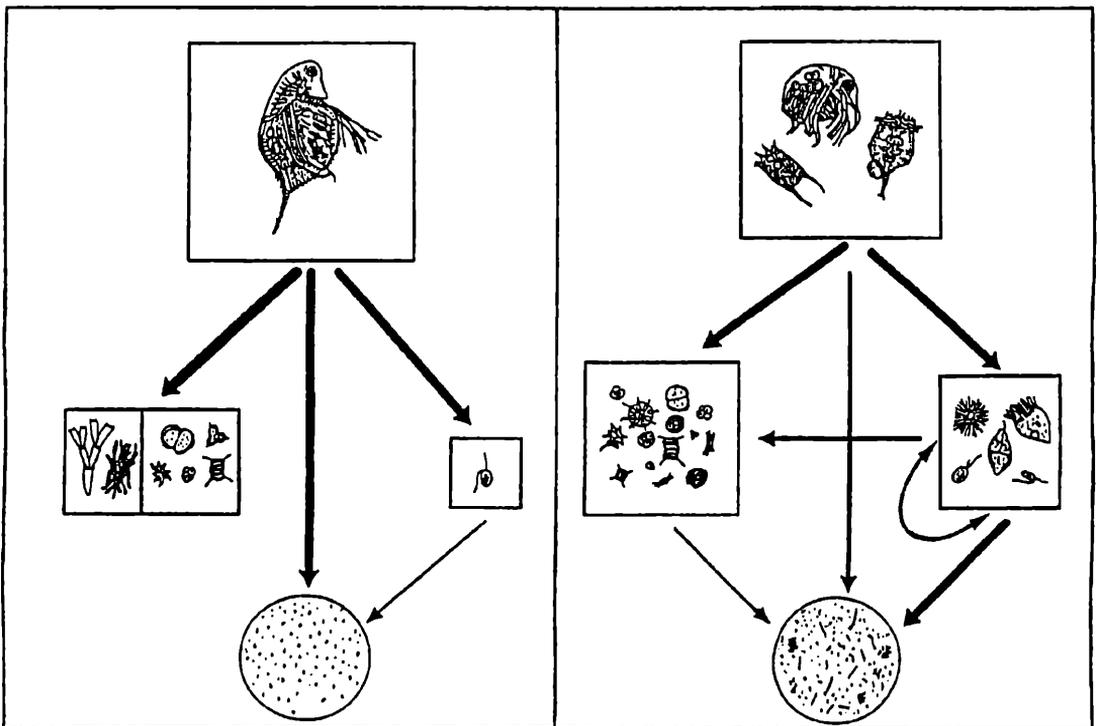


Abbildung 3

Schematische Darstellung des Einflusses von großem (begünstigt durch Biomanipulation, rechte Hälfte der Abbildung) bzw. kleinem filtrierendem Mesozooplankton (begünstigt durch Fraßkontrolle planktivorer Fische, linke Hälfte der Abbildung) auf die Struktur des planktischen Nahrungsnetzes. Oben jeweils das Zooplankton-, links das Phytoplankton-, rechts das Protozoenplankton- und unten das Bakterienplanktonkompartiment. Die Breite der Pfeile bzw. die Größe der Kästchen soll die relative Bedeutung des Fraßdruckes und der Nahrungsversorgung andeuten (nach JÜRGENS 1994)

tensität untersucht worden sind. Offensichtlich ist aber zumindest für die Bakterien, daß sich Bakterienfraß auch auf diese produktionssteigernd auswirkt. Das wird u.a. ebenfalls mit der effizienten Regeneration von anorganischen Nährstoffen sowie von organischen Kohlenstoffquellen bei gleichzeitiger Reduktion der mikrobiellen Populationsdichten begründet. Damit wird eine Wachstumslimitierung der Bakterien verhindert, die dann der maximal möglichen Wachstumsgeschwindigkeit nahekommen können. In jedem Fall kann also zusammenfassend festgestellt werden, daß durch die Biomanipulation starke Kaskadeneffekte auf das mikrobielle Nahrungsnetz ausgehen, obwohl dies gar nicht die beabsichtigte Zielgruppe für dieses Verfahren darstellt.

3. Einflüsse der mikrobiellen Lebensgemeinschaft auf Phyto- und Zooplankton

Wenn somit die mikrobielle Lebensgemeinschaft essentiell von den Gliedern der klassischen Nahrungskette abhängt, so ergibt sich gerade im Zusammenhang mit der Biomanipulation die mindestens ebenso interessante Frage, ob und in welcher Weise auch von der mikrobiellen Lebensgemeinschaft rückwirkend Einflüsse auf die Populationen der klassischen Nahrungskette ausgehen. Da das Hauptziel der Biomanipulation die Verringerung der Algenproduktion durch Zooplanktonfraß ist, ist hier insbesondere die Bedeutung der mikrobiellen Lebensgemeinschaft für die Produktivität des Phytoplanktons wie auch die quantitative Bedeutung als Futterquelle für das Zooplankton zu betrachten.

Zum Verständnis der Beeinflussung der Produktivität des Phytoplanktons durch das mikrobielle Nahrungsnetz ist vor allem seine Bedeutung für die Kreisläufe von produktionslimitierenden Nährstoffen zu berücksichtigen. Im ursprünglichen Bild von der Rolle der Mikroorganismen als "Destruenten" wurde diesen ja vor allem im Hinblick auf die Mineralisierung organischer Substanzen und damit auch auf die Regeneration von Nährstoffen eine entscheidende produktionsstimulierende Rolle zugewiesen. Diese Funktion kann durchaus auch heute noch so gesehen werden, wenn man die gesamte heterotrophe mikrobielle Lebensgemeinschaft unter dem Begriff "Destruenten" versteht. Lange Zeit wurde aber nur der bakterielle Anteil damit assoziiert, was unter dem Gesichtspunkt der Biomassenanteile sicher berechtigt ist, funktionell jedoch erheblich unterschiedlich bewertet werden muß. Es zeigte sich nämlich, daß Bakterien alleine äußerst effizient mit den Algen um die Nährstoffe konkurrieren und diese auch wegen spezifisch höherer Nährstoffgehalte der Biomasse in vergleichsweise hohem Umfang binden können (z.B. GÜDE 1990, JÜRGENS & GÜDE 1990). Damit wirken die Bakterien zunächst als sehr wirkungsvolle Nährstoff-Fallen, die somit - anders als die Biomanipulation - von unten (bottom up) regulierend die Primärpro-

duktion steuern können. Das wurde auch experimentell mehrfach belegt (z.B. GÜDE 1985, JÜRGENS & GÜDE 1990, ROTHHAUPT 1992). Wie diese Untersuchungen aber auch zeigten, wird die durch Nährstoffbindung bewirkte Hemmung der Primärproduktion des Phytoplanktons aber zumindest teilweise rückgängig gemacht, wenn die Bakterien selbst gefressen und damit deren Nährstoffe regeneriert werden. Dabei ist es zunächst unerheblich, welche Organismen den Bakterienfraß bewirken. Da sich in vielen Fällen Protozoen als Hauptkonsumenten der Bakterien erweisen, erfüllen diese somit zumindest zusammen mit den Protozoen die ursprüngliche Funktion der Destruenten. Mögliche Einschränkungen ergeben sich allerdings aus dem oben erwähnten starken Einfluß der Protozoen auf die Struktur der Bakterienpopulationen. Mit der dann zu erwartenden verstärkten Ausbildung fraßresistenter Wuchsformen würde auch ein erhöhter Anteil der Bakterienbiomasse dem Fraß entzogen und deren Nährstoffe demnach auch nicht mehr regeneriert werden. Da bei Fraßdruck durch filtrierendes Crustaceenplankton solche Formen nicht auftreten (s.o.), wäre unter diesen Bedingungen somit ein höherer Regenerationseffekt zu erwarten.

Vieles ist in den letzten Jahren auch zur Bedeutung der Mikroorganismen für die Futterversorgung des Zooplanktons erarbeitet worden (RIEMANN & CHRISTOFFERSEN 1993). Sicher ist, daß diese Nahrungsquelle in vielen Gewässern bedeutend ist, ebenso sicher ist aber allein schon aus theoretischen Überlegungen, daß deren Beitrag zur Gesamtproduktion bedeutend niedriger als der der Primärproduktion ausfallen muß, solange diese die dominante Versorgungsquelle für das Gesamtsystem darstellt. Anders jedoch können die Verhältnisse in mehrheitlich allochthon bestimmten Gewässern - wie z.B. in humosen Seen - liegen, wo die bakterielle Produktion die Primärproduktion bei weitem überwiegen kann. In jedem Fall muß aber auch noch bedacht werden, daß der Transfer von Detritus-Kohlenstoff über Bakterien auch in hohem Maß von der Zahl der Glieder der Detritus-Nahrungskette und deren Wachstumseffizienzen abhängt. Bedenkt man, daß heute - im Gegensatz zu früheren Vorstellungen - schon für die Bakterien eher niedrige Wachstumseffizienzen von 30 % und weniger als realistisch angenommen werden, und daß der Transfer zu den höheren trophischen Ebenen in mehreren Schritten erfolgen kann, so wird kaum zu erwarten sein, daß das im autochthon bestimmten See der entscheidende Energieversorgungsweg für höhere trophische Ebenen darstellt. Allerdings kann dieser Versorgungsweg dann quantitativ an Bedeutung zunehmen, wenn die Bakterien direkt durch filtrierende Crustaceen konsumiert werden, wie das ja bei erfolgreicher Biomanipulation zu erwarten ist. In diesem Fall kommt noch verstärkend hinzu, daß die Bakterien wegen der durch das Zooplankton bewirkten stimulierenden Effekte (s.o.) nahezu unlimitiert wachsen können, was wiederum die Wachstumseffizienz der Bakte-

rien steigert, so daß auch der potentiell in Bakterienproduktion umsetzbare Anteil an der Gesamtproduktion steigt. Unter diesen Umständen kann also der Transfer von Energie und Kohlenstoff über die Bakterien zu höheren trophischen Ebenen mit viel geringeren Verlusten erfolgen.

Gleichwohl muß aber für die Gesamtbetrachtung festgehalten werden, daß die mit der Steuerung der Primärproduktion über Nährstoffregeneration zusammenhängenden Aspekte gegenüber der direkten Nahrungsversorgung von sehr erheblicher Bedeutung sind. Auch insofern kann kaum von einem Paradigmenwechsel gesprochen werden, da die so sich abzeichnende Hauptfunktion der mikrobiellen Lebensgemeinschaft als Ganzes ja durchaus der den "Destruenten" zugeordneten entspricht. Das schließt allerdings nicht aus, daß im Einzelfall auch mit der Nahrungsversorgung zusammenhängende Aspekte wichtige funktionelle Bedeutung erhalten können.

4. Bedeutung der Wechselbeziehungen zwischen mikrobieller und klassischer Nahrungskette für die Biomanipulation

Aus den vorangehenden Darstellungen wurde deutlich, daß die Hauptbedeutung der mikrobiellen Lebensgemeinschaft in ihrem potentiellen Einfluß auf die Verfügbarkeit von Nährstoffen für das Phytoplankton und damit für die Produktivität des Gesamtsystems zu sehen ist. Damit erfolgt die mögliche Einflußnahme insbesondere durch Regulation von unten (bottom up), also genau auf der Regulationsebene, die durch die Biomanipulation mit ihrer angestrebten Dominanz der Kontrolle von oben (top down) eigentlich außer Kraft gesetzt werden soll. In der Tat trägt ja das durch die Biomanipulation geförderte filtrierende Cladocerenplankton auf mehrere Weise (s.o.) wirkungsvoll zur Regeneration von Nährstoffen und damit zur Verhinderung von Nährstofflimitierung des Algenplanktons bei. Zudem ist nach diesen Überlegungen auch anzunehmen, daß die relative Bedeutung der mikrobiellen Lebensge-

meinschaft mit steigender Trophie der Gewässer abnehmen sollte (Abb. 4). Da aber Biomanipulationsmaßnahmen sinnvollerweise bevorzugt an hoch eutrophierten Gewässern eingesetzt werden, wird auch verständlich, daß mit der mikrobiellen Lebensgemeinschaft zusammenhängende Aspekte für die Konzeption der Biomanipulation zunächst vernachlässigt werden konnten.

Wie umfangreiche Untersuchungen an dänischen Fallbeispielen (JEPESEN et al. 1992), aber auch die Erfahrungen an der Talsperre Bautzen (siehe Beitrag BENNDORF) zeigten, können dennoch auch in solchen hoch eutrophen Gewässern Einflüsse von der mikrobiellen Lebensgemeinschaft ausgehen, die für den Erfolg der Maßnahme mitentscheidend sein können. Diese Einflüsse gründen sich aber ausschließlich auf die oben zunächst als insgesamt quantitativ weniger bedeutend eingeschätzte Nahrungsversorgung des Zooplanktons. Um zu verstehen, daß diese dennoch für das System bedeutsam werden können, muß vor allem auch der potentielle Beitrag zur Stabilisierung der Zooplanktonpopulation bedacht werden. Wie schon von REYNOLDS 1994 betont wurde, besteht ein Hauptproblem der Biomanipulation in ihrer geringen Langzeitstabilität, da die Zooplanktonpopulationen immer zu einer Überausbeutung ihrer Nahrungsressourcen tendieren und dann selbst zusammenbrechen werden. Eine Stabilisierung der Bestandsdichten des Zooplanktons könnte aber bewirkt werden, wenn eine Nahrungsquelle zur Verfügung steht, deren Produktion durch Zooplanktonfraß nicht mehr direkt kontrolliert werden kann. Als solche können beispielsweise fraßresistente Blaualgen dienen, die ja auch im Stausee Bautzen den Hauptteil der Algenbiomasse darstellen, weil sie wegen des hohen Fraßdrucks vom Zooplankton einen hohen Selektionsvorteil haben. Wegen ihrer Fraßresistenz sind diese Algen natürlich nicht direkt für das Zooplankton verfügbar, sie können deshalb eine sehr große Biomasse mit allerdings vergleichsweise geringen Umsätzen aufbauen. Obwohl auch in diesem

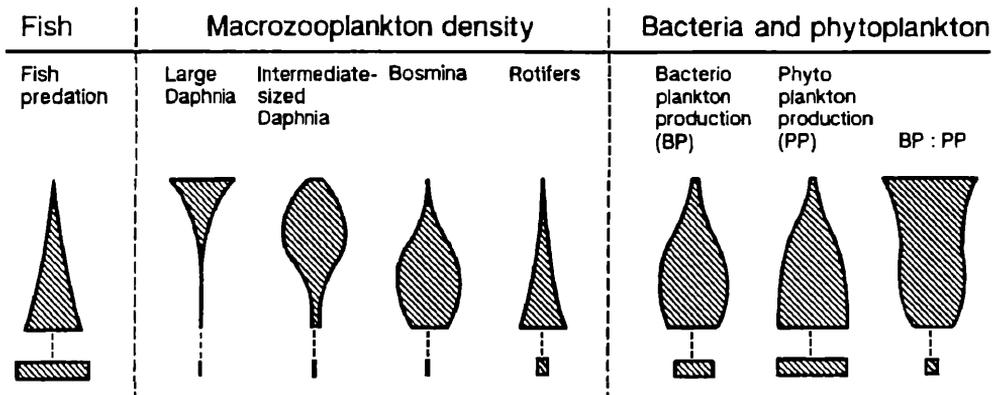


Abbildung 4

Relative Bedeutung verschiedener Organismengruppe der pelagischen Lebensgemeinschaften hoch eutropher Seen je nach Ausmaß der Fraß-Kontrolle des Mesozooplanktons durch planktivore Fische (nach JEPPESEN et al. 1992)

Fall der Anteil der Exkretion und nicht fraßbedingter Algenmortalität an der Gesamtproduktion vergleichsweise gering ist, steht damit wegen der insgesamt immens großen Algenbiomasse eine Kohlenstoffversorgung zur Verfügung, deren absolute Höhe durchaus die Größenordnung der Gesamtprimärproduktion mesotropher Seen erreicht. Wie an den dänischen Fallbeispielen gezeigt wurde (JEP-PESEN 1992), steigt tatsächlich auch die relative Bedeutung der Bakterienproduktion wieder an, wenn große Daphnien das System kontrollieren (Abb. 4) Diese Quelle reicht somit aus, auch längerfristig hohe Bestandsdichten des filtrierenden Zooplanktons aufrechtzuerhalten und damit die angestrebte permanente hohe Filtrierleistung des Zooplanktons zu stabilisieren.

Wenn auch der gegenwärtige Kenntnisstand zu den wechselseitigen Einflüssen zwischen klassischer und mikrobieller Nahrungskette und ihrer Bedeutung für den Erfolg von Biomanipulationsmaßnahmen keinesfalls für eine abschließende Beurteilung ausreichen, so wurde hier doch anhand der vorgebrachten Überlegungen und Fallbeispiele versucht, die Vielfältigkeit dieser Wechselbeziehungen aufzuzeigen. Dabei sollte vor allem deutlich werden, daß eine wie auch immer geartete Steuerung von Ökosystemen letztlich nur erfolgreich sein kann, wenn seine Strukturen und Funktionen in ihrem Systemganzen bekannt sind und richtig eingeordnet werden. Für diese somit unabdingbar erforderliche ganzheitliche Sicht kann aber weder das Bild WETZEL's mit seiner einseitigen Überbetonung der mikrobiellen Lebensgemeinschaft, noch die nur auf der "klassischen" Nahrungskette aufbauende ursprüngliche Konzeption der Biomanipulation als ausreichende theoretische Plattform dienen.

5. Zusammenfassung

Im Konzept der Biomanipulation ist die mikrobielle Lebensgemeinschaft (Bakterien und Protozoen) vernachlässigt, obwohl diese nachgewiesenermaßen eine ausschlaggebende Rolle für Struktur und Funktion aquatischer Ökosysteme spielt. Unter den Wechselbeziehungen zwischen der für die Biomanipulation allein berücksichtigten "klassischen" Nahrungskette und dem mikrobiellen Nahrungsnetz ist zunächst vorrangig die erhöhte Verfügbarmachung der Algenbiomasse für die Bakterien zu nennen. Diese verwerten den durch die Freßtätigkeit des Zooplanktons entstehenden Abfall (Detritus) aus der Algenbiomasse und setzen ihn in bakterielle Biomasse um, die dann wiederum über Protozoen oder direkt an das Mesozooplankton gelangt. Neben diesem indirekten Einfluß kann das Mesozooplankton auch direkt durch selektives Grazing von Bakterien und Protozoen die mikrobielle Lebensgemeinschaft beeinflussen. Die Hauptbedeutung des mikrobiellen Nahrungsnetzes ist jedoch weniger eine zusätzliche Erschließung von Kohlenstoff- und Energiequellen für die "klassische" Nahrungskette sondern vielmehr die Aufrechterhaltung einer ho-

hen Primärproduktion durch effiziente Regeneration von Nährstoffen. Damit sinkt aber auch die relative Bedeutung der Mikroben im Zusammenhang mit der Biomanipulation, da diese ja durch ihre angestrebte ausschließliche Kontrolle von oben (top down) eine Kontrolle der Primärproduktion von unten (bottom up) umgeht. Das schließt allerdings nicht aus, daß der Beitrag zur Nahrungsversorgung des Zooplanktons durch die mikrobielle Lebensgemeinschaft funktionell bedeutend werden und damit auch für den Erfolg von Biomanipulationsmaßnahmen mitentscheidend sein kann.

Summary

Because the concept of biomanipulation is exclusively based on the "classical" food chain the microbial part of the pelagic community (i.e., heterotrophic bacteria and protozoa) has not been included into its conceptual framework, although there is now sufficient evidence supporting the importance of these organisms for the structure and function of aquatic ecosystems. Thus, the question is arising whether and how the microbial community is influenced by the "classical" food chain and to which extent in turn the classical food chain is influenced by microbes.

One of the strongest influences exerted by the classical food chain is the enhancement of the exploitation of algal primary production by bacteria as a result of zooplankton grazing on algae, without which the utilization of algal carbon by bacteria would be drastically reduced. In addition to this indirect effect, bacteria as well as protozoans can be directly influenced by mesozooplankton because both groups can be grazed by mesozooplankton. The most conspicuous result of this influence are strong impacts on the structure of the microbial community which becomes especially apparent at naturally occurring or biomanipulation-induced clear water-phases. Under the control of *Daphnia* the protozoan community is strongly reduced and the bacterial community structure shifts from more heterogenous and complex toward more homogenous and simple morphotypes.

Stimulation of primary production by efficient regeneration of nutrients rather than an increased transfer of carbon and energy to higher trophic levels has to be seen as the predominant influence of the microbial community for the classical food chain. However, within the microbial community the bacterial compartment must be considered to function as a sink rather than as source for nutrients. Therefore grazing on bacteria is a necessary precondition for efficient regeneration of nutrient. Usually protozoans are the predominant grazers of bacteria, however, when *Daphnia* is controlling the system it becomes also the most important grazer on bacteria. Because biomanipulation is aiming at a complete top down control of algal growth while the main regulating influences of the microbial community are acting by bottom up mechanisms, the relative

importance of the microbial food web will be implicitly reduced by biomanipulation. Nevertheless, microbes may contribute to the long-term maintenance of larger stocks of *Daphnia* populations and thus also to the stabilization of biomanipulation.

6. Literatur

ARNDT, H. (1993):

Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) - a review - *Hydrobiologia* 255/256: 231-246.

ARNDT, H.; H. GÜDE, M. MACEK & K.O. ROTHHAUPT (1992):

Chemostats used to model the microbial food web: evidence for the feedback effect of herbivorous metazoans. - *Arch. Hydrobiol. Beih. Erg. Limnol.* 37: 187-194.

BERMAN, T. & B. KAPLAN (1984):

Diffusion chamber studies of carbon flow from living algae to heterotrophic bacteria. - *Hydrobiologia* 108: 127-132.

BERMAN, T.; L. STONE, Y.Z. YACOBI, B. KAPLAN, M. SCHLICHTER, A. NISHRI & U. POLLINGER (1995):

Primary production and phytoplankton in Lake Kinneret: A long-term record (1972-1983). - *Limnol. Oceanogr.* 40: 1064-1076.

COLE, J.J.; S. FINDLAY & M.L. PACE (1988):

Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 43: 1-10.

GAEDKE, U.; D. STRAILE & C. PAHL-WOESTL (1995):

Trophic structure and carbon flow dynamics in the pelagic community of a large lake. In: Polis, G & K. Winemiller (eds.): *Food webs: integration of pattern and dynamics*. pp. 60-71 Chapman & Hall, New York.

GÜDE, H. (1985):

Influence of phagotrophic processes on the regeneration of nutrients in two-stage continuous culture systems. *Microb. Ecol.* 11: 185-204.

—— (1986):

Loss processes influencing growth of planktonic bacterial populations in Lake Constance. - *J. Plankton Res.* 8: 795-810.

—— (1988):

Direct and indirect influences of crustacean zooplankton on bacterioplankton of Lake Constance. - *Hydrobiologia* 159: 63-73.

—— (1989):

The role of grazing on bacteria in plankton succession. In: *Plankton Ecology* (ed. U. Sommer), Springer Verlag, Heidelberg. pp. 337-364.

—— (1990):

Bacterial production and flow of organic matter in Lake Constance. In: *Ecological structure and function in large lakes* (eds. Tilzer, M. and Serruya, C.), p. 489-502, Springer Verlag.

JÜRGENS, K. (1994):

The impact of *Daphnia* on microbial food webs. - *Mar. Microb. Food Webs* 8: 295-324.

JÜRGENS, K. & H. GÜDE (1990):

Incorporation and release of phosphorus by planktonic bacteria and phagotrophic flagellates. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 59: 271-284.

—— (1994):

The potential importance of grazing-resistant bacteria in planktonic systems. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 112: 169-188.

JÜRGENS, K.; H. ARNDT & K.O. ROTHHAUPT (1994):

Zooplankton-mediated changes of bacterial community structure. - *Microb. Ecol.* 27: 27-42.

JEPPESEN, E.; O. SORTKJÆR, M. SØNDERGAARD & M. ERLANDSEN (1992):

Impact of a trophic cascade on heterotrophic bacterioplankton production in two fish-manipulated lakes. *Arch. Hydrobiol. Beih. Erg. Limnol.* 37:219-231.

LAMPERT, W. (1978):

Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. - *Limnol. Oceanogr.* 23: 831-834.

SOMMER, U., GLIWICZ, Z.M., LAMPERT, W. & DUNCAN, A. (1986):

The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. - *Arch. Hydrobiol.* 106: 433-471.

REYNOLDS, C.S. (1994):

The ecological basis for the successful biomanipulation of aquatic microorganisms: - *Arch. Hydrobiol.* 130: 1-33.

RIEMANN, B. & K. CHRISTOFFERSEN (1993):

Microbial trophodynamics in temperate lakes. *Mar. Microb. Food Webs* 7: 69-100.

WETZEL, R. G. (1995):

Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems. - *Freshwater Biol.* 33: 83-89.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Hans Güde
Institut für Seenforschung
D-88085 Langenargen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [3_1997](#)

Autor(en)/Author(s): Güde Hans

Artikel/Article: [Biomaniipulation und das mikrobielle Nahrungsnetz 89-97](#)