

ÜBER DIE KOMPARTIMENTIERUNG DER STEHENDEN GEWÄSSER – EIN BEITRAG ZUR STRUKTUR UND FUNKTION DES LIMNISCHEN ÖKOSYSTEMS

J. OVERBECK

Abstract

The lake ecosystem comprises a great complexity of structures and functions. Of special interest for understanding the metabolic processes and the energy flow through the food chain is the coupling between autotrophic and heterotrophic organisms in the lake ecosystem. The application of uptake kinetics using uniform labelled ^{14}C -glucose indicates that the ecosystem has been split into numerous biochemical compartments. By this always the best adapted metabolic type is active in the different parts of the lake – a supposition of the fast running turnover processes.

Die Untersuchung eines Ökosystems nach *Struktur* und *Funktion* geht auf E.P. ODUM (1971) zurück. Mit *Struktur* kann man die Architektur des Systems, die Verteilung von lebenden Organismen und Umweltparametern im Raum bezeichnen, mit *Funktion* die funktionalen Prozesse zwischen Organismen und ihrer Umwelt. Wir wollen uns mit dem See als Ökosystem befassen. Jedoch sind stehende Gewässer so komplexe Gebilde, dass wir uns hier auf gewisse Teilfragen beschränken müssen. Ich möchte mich daher auf einige Aspekte des noch recht wenig untersuchten **heterotrophen** Teils des limnischen Ökosystems konzentrieren, um gleichzeitig allgemeine Gesetzmässigkeiten der Seen zeigen zu können.

Zunächst soll anhand einiger Abbildungen eine kurze Einführung in die Gliederung des Sees gegeben werden. Abb. 1 zeigt die typische Gliederung eines eutrophen Sees, wie wir ihn in Norddeutschland finden (sog. baltischer Seetyp). Als Beispiel wurde der Plusssee gewählt, der vom Plöner Institut seit Jahren intensiv untersucht wird.

Zur Zeit der sommerlichen Schichtung ist der See in die beiden Abschnitte **Epilimnion** und **Hypolimnion** gegliedert, die durch die Sprungschicht der Temperatur klar getrennt sind. Der Austausch zwischen dem erwärmten und durchlichteten Oberflächenwasser und dem kälteren und damit dichteren Tiefenwasser ist stark reduziert. Der 1%-Lichtwert (1% des auf die Wasseroberfläche einfallenden Lichts) liegt etwa in der Tiefe der Sprungschicht. Das Epilimnion ist gut durchlüftet, im Hypolimnion wird der während der winterlichen Vollzirkulation eingetragene Sauerstoff nach Eintritt der Schichtung bald aufgezehrt, im wesentlichen durch die Atmung heterotropher Organismen, besonders Bakterien. Die Schnelligkeit der Sauerstoffzehrung ist ein Mass für die im Hypolimnion ablaufenden Stoffwechselaktivitäten.

Im **Epilimnion** lösen sich während einer Vegetationsperiode Sukzessionen verschiedener Phytoplankter ab, gesteuert vor allem durch das Angebot an Nährstoffen. Im allgemeinen verarmt das Epilimnion rasch an Phosphaten und Stickstoffverbindungen, im Hypolimnion reichern sich die Stoffe an. Die epilimnische Produktion des Phytoplanktons sinkt damit ab. Durch die herbstliche und winterliche Vollzirkulation werden die Nährstoffe im Epilimnion wieder aufgefüllt. Gewöhnlich

sind zwei Zirkulationsperioden ausgeprägt, im Herbst und Frühling (dimiktischer See, HUTCHINSON 1967).

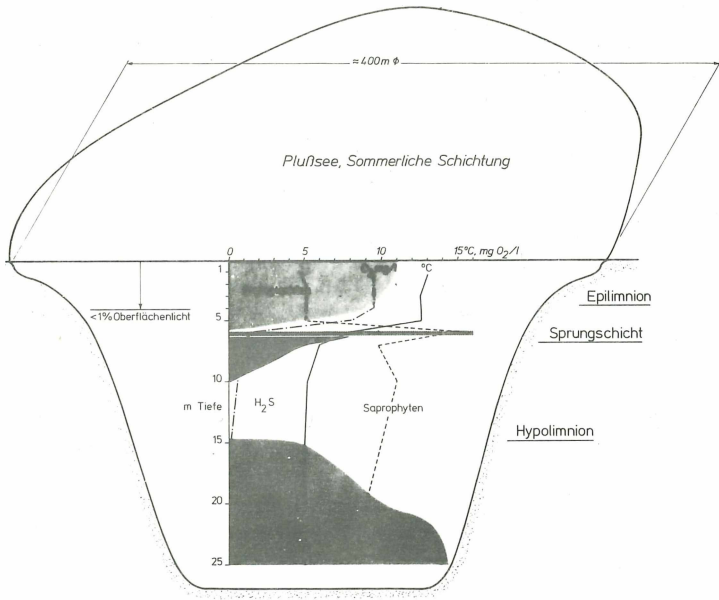


Abb. 1: Schema der Gliederung eines geschichteten Sees, erläutert am Beispiel des Plussees (Holstein).



Abb. 2: *Pelodictyon* spec., ein braun gefärbter Vertreter aus der Familie der Chlorobacteriaceae aus dem Hypolimnion des Plussees. Oktober 1972. Rasterelektronenoptische Aufnahme. (Bakterien würden auf Nucleopore-Filtern aus dem See angereichert, fixiert und bedampft).

In der *Sprungschicht* (Abb. 1) findet man meist sehr zahlreiche "saprophytische" Bakterien, die einen wesentlichen Teil der Primärproduktion des Epilimnions abbauen und damit die im Epilimnion gespeicherte Energie transformieren und der Nahrungskette erneut zuführen (OVERBECK 1972).

Der obere, noch schwach belichtete, anaerobe Teil des **Hypolimnions** ist das Gebiet der phototrophen Bakterien, d.h. der schwefelhaltigen und schwefelfreien Purpurbakterien sowie der grünen Bakterien (ANAGNOSTIDES & OVERBECK 1966). Abb. 2 zeigt ein Beispiel aus diesen Populationen.

Im unteren Teil des Hypolimnions findet man zahlreiche Bakterien in grosser Artenfülle, die zum Teil noch wenig bekannt sind und deren Stoffwechsel mit dem im Milligramm-Bereich vorhandenen Schwefelwasserstoff verbunden sein kann.

Dieses scheinbar so stabile System ist in Wirklichkeit höchst dynamisch. So ermittelte KRAMBECK (1973) durch Temperaturregistrierungen einen Austauschwert im Hypolimnion von $A = (1,42 \pm 0,26) \cdot 10^{-2} \text{ g/cm/sec}$. Sauerstoff- und Temperaturregistrierung an einer *Oscillatoria rubescens* Einsichtung und einer darunter liegenden Schicht heterotropher Bakterien ergaben bei Berücksichtigung der Austauschvorgänge, dass den Bakterien etwa viermal so viel Sauerstoff zur Verfügung steht und verbraucht wird, als aus den direkten Messungen geschlossen werden kann.

Das Vorkommen der Phytoplankter gibt noch viele Rätsel auf. Als Beispiel diene die als Bestandteil von Wasserblüten wichtige *Oscillatoria redekei* (Abb. 3). Man sieht, dass die Blaualge höchst unregelmässig vorkommt, in einigen Jahren ganz fehlt, in anderen beständige Massenentwicklungen entfaltet. Die Untersuchung der komplexen Vorgänge, die dem Vorkommen im Freiland zu Grunde liegen, steht noch ganz am Anfang. Experimentelle Arbeiten an Reinkulturen oder simulierten Biozöosen sind dringend erforderlich.

Abb. 1 zeigte nur eine sehr grobe Gliederung des Sees. Aus Abb. 4 ist zu erkennen, dass im Vertikalprofil tatsächlich recht komplexe Schichtungen vorliegen. Häufig bestehen deutliche Beziehungen zwischen autotrophen Algen und heterotrophen Bakterien (OVERBECK 1972b). Eine zusammenfassende Darstellung von Struktur und Funktion des Sees findet man bei OVERBECK (1973).

Einer der wichtigsten Mechanismen im limnischen Ökosystem scheint in der Verknüpfung von autotrophen und heterotrophen Systemen zu liegen. Bei der Untersuchung von heterotrophen Bakterien im Freiland sind einige Dinge zu beachten:

1. Ohne Kenntnis einiger Stoffwechselaktivitäten und biochemischer Prozesse ist der heterotrophe Anteil des Ökosystems, besonders der wichtige Zusammenhang zwischen den autotrophen und heterotrophen Prozessen, nicht zu verstehen.
2. Eine der Besonderheiten des heterotrophen Ökosystems liegt darin, dass die von Mikroorganismen gesteuerten Stoffwechselprozesse ausserordentlich rasch ablaufen und dass Gesellschaften von Mikroorganismen unmittelbar auf Veränderungen von Umweltfaktoren reagieren. Da bei allen Versuchsanstellungen solche Veränderungen der Bedingungen erfolgen – allein die Entnahme einer Probe aus dem Ökosystem ist ein gravierender Eingriff – sind Mikroorganismen eigentlich gar keine Objekte einer ökologischen Untersuchung. Hierauf weist auch ODUM in seinen "Fundamentals" hin.

Die Erfassung von sogenannten Jahresrhythmen mit wöchentlichen oder sogar nur monatlichen Entnahmen erscheint daher recht wenig sinnvoll.

Diese Schwierigkeiten betreffen natürlich nicht nur Bakterienbiozöosen, sondern

Oscillatoria redekei van Goolm Plußsee 1964 - 1967

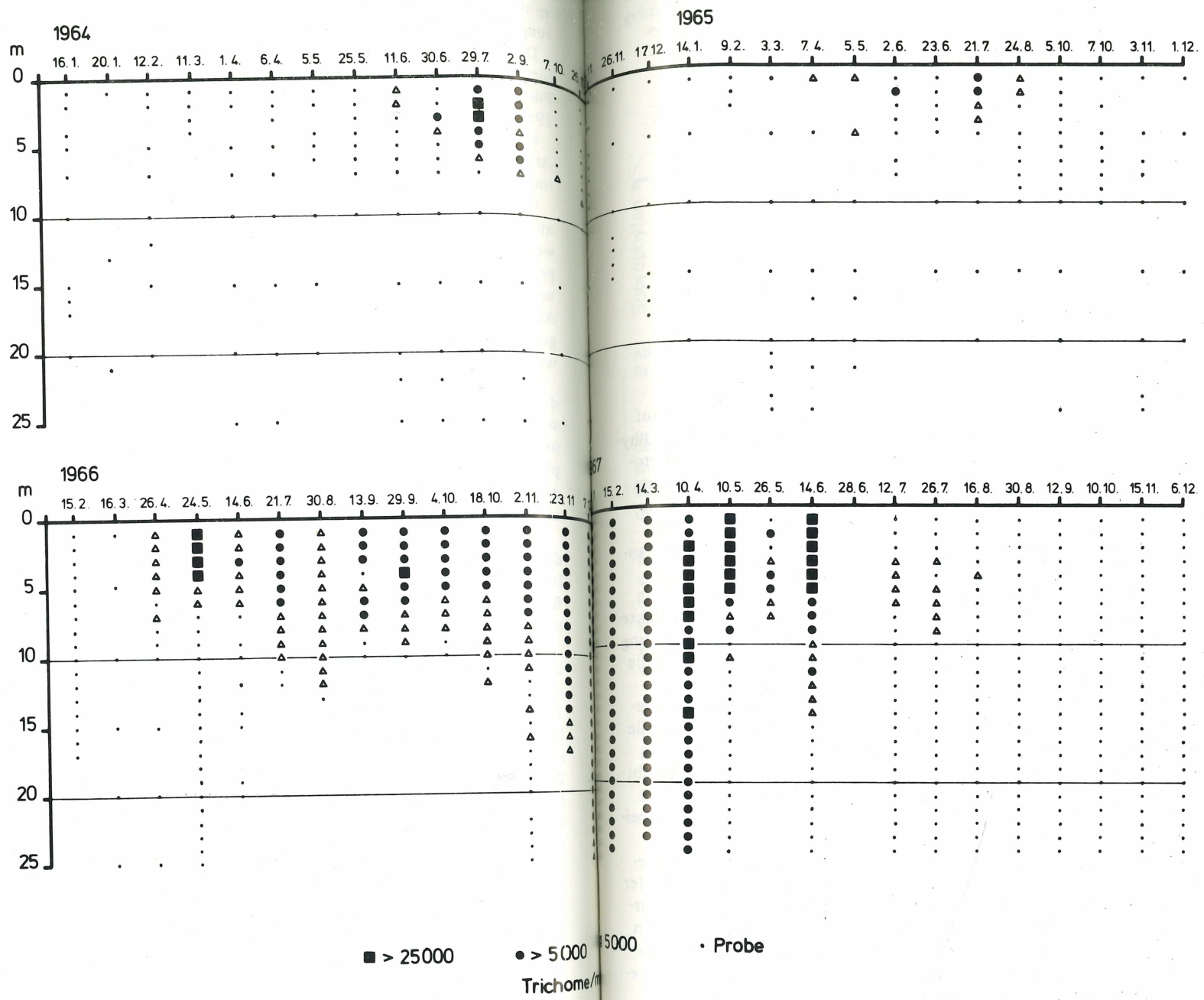


Abb. 3: Vorkommen von *Oscillatoria redekei* im Plussee 1964-1967.

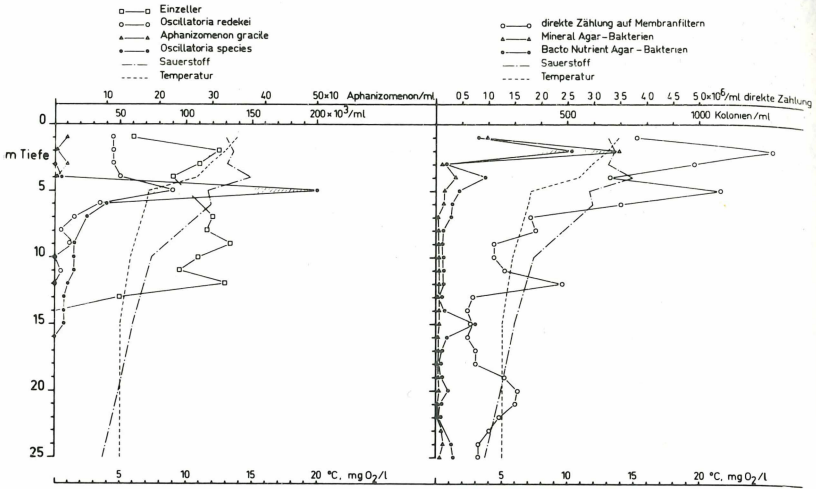


Abb. 4: Vertikalprofil des Plußsees vom 10.5.1967.

sind ganz allgemein vorhanden, man denke an die viel kritisierten Flaschenversuche z.B. zur Produktionsmessung oder zur Bestimmung von Potenzen. Aber auf der Ebene der Bakterien sind diese Schwierigkeiten extrem gross. Während eine Phytoplanktonprobe durch die Entnahme kaum verändert wird und bestimmte Phytoplankter isoliert und kultiviert werden können, ist dies für Bakterienproben kaum möglich. Denn schon nach kurzer Zeit kann sich die ursprüngliche Bakterienflora in der Flasche vollständig zu Gunsten bestimmter Stoffwechseltypen verändert haben und entspricht daher nicht mehr dem, was ursprünglich am Standort vorhanden war. Aber abgesehen von diesen grundsätzlichen Bedenken beginnen die Schwierigkeiten schon einfach bei der Erfassung der Biomasse der Bakterien. Man unterscheidet grundsätzlich 2 Bestimmungsverfahren: 1. **Direkte** Zählung der Bakterien unter dem Mikroskop (meistens auf Membranfiltern), 2. **Indirekte** Bestimmung der Bakterien-Biomasse durch Zählung von Kolonien auf Nähragar, in den man die Wasserprobe eingimpft hat.

Mit dem **direkten** Verfahren, d.h. der Zählung der Bakterien auf durchsichtig gemachten Membranfiltern, gewinnt man viel höhere Zahlen (ohne zu wissen, ob alle Bakterien wirklich leben und aktiv sind oder sich im Ruhezustand befinden). Die Zahlen liegen für eutrophe Seen im Bereich von 10^4 bis 10^6 Keimen/ml, für Belebtschlamm im Bereich von 10^9 Keimen/ml. In oligotrophen Seen sind u.U. nur 100 Keime/ml oder weniger vorhanden. Mit dem **indirekten** Verfahren wird im allgemeinen von dieser Menge weniger als 1% erfasst (Abb. 5).

Es ist bisher noch nicht möglich, ein bakteriologisches Spektrum der verschiedenen Seentypen aufzustellen, d.h. irgendwelche Beziehungen bestimmter Arten oder Gattungen zum Trophiegrad des Sees zu erkennen. Das was bisher untersucht wurde, sind saprophytische Bakterien, Ubiquisten, die offensichtlich überall gefunden werden und wahrscheinlich nicht einmal typische Gewässerbakterien sind. Hierzu gehören Vertreter der Gattungen *Bacillus*, *Bacterium*, *Pseudomonas*, *Chromobacterium*, *Sarcina*, *Micrococcus*, *Mycobacterium* und *Actinomyces*. Auch numerisch

taxonomische Versuche, mit Hilfe einer Computer-Taxonomie weitere Einblicke in die Zusammenhänge zu bekommen, haben bisher wenig neue Erkenntnisse gebracht.

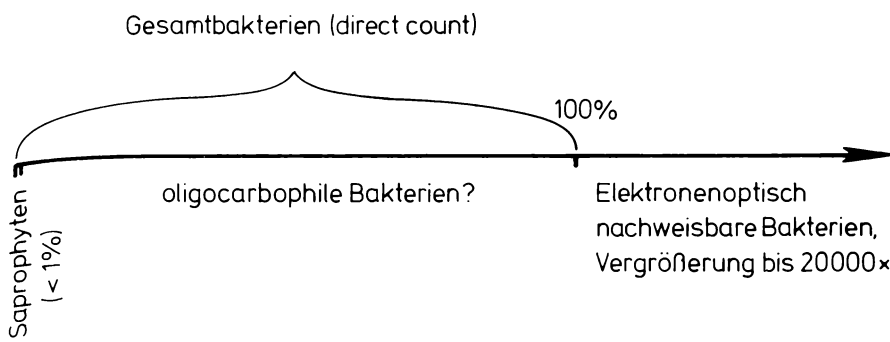


Abb. 5: Schema der mit verschiedenen Methoden aus dem aquatischen Ökosystem erfassbaren Bakterien.

Die in Abb. 5 als "oligocarbophil" bezeichnete Gruppe ist die Grosse Unbekannte der Bakterienpopulationen. Ihre taxonomische Zusammensetzung und Stoffwechsel sind kaum untersucht. Dies kennzeichnet die Lage der Gewässermikrobiologie, ja allgemein der Ökosystemforschung, die fast auf allen Gebieten noch im Zeichen des Beginnens steht.

Besser informiert sind wir über die Stellung der Bakterien in der Nahrungskette. Es wird immer deutlicher, dass die Transformation von gelösten organischen Substanzen in bakterielle Biomasse einen der wesentlichen Prozesse im Stoffwechsel eines Sees bildet. Gelöste Stoffe werden dadurch erneut in die Nahrungskette eingeschleust. Heterotrophe Bakterien halten damit den Energiefluss durch die Nahrungskette aufrecht. Die "heterotrophe Produktion" kann ebenso gross sein wie die autotrophe.

Als physiologische Voraussetzungen sind Aufnahmemechanismen der Bakterien zu fordern, die höchst flexibel an wechselnde, teilweise sehr geringe Konzentrationen organischer Substanzen angepasst sind. Es müssen also, wollen wir diese grundlegende Prozesse verstehen, physiologische Aktivitäten von Mikroorganismen im Ökosystem gemessen werden. Aber wie sollen solche Funktionen an komplexen Mischpopulationen erfasst werden?

Die Messung von *in situ* Aktivitäten ist zweifellos das wichtigste Problem der Mikroben-Ökologie, wenn nicht aller Ökologie. Aber besonders auf der Ebene der Mikroorganismen ist die "Umsatzrate" wichtiger als die "Biomasse".

Die heterotrophe Aktivität in einem Ökosystem kann durch den O₂-Verbrauch, CO₂-Bildung, die heterotrophe CO₂-Fixierung und die Untersuchung einer Aufnahme-Kinetik entweder in Versuchsgefässen (in situ oder unter Standardbedingungen) oder im Chemostat bestimmt werden. Jedoch stossen wir mit diesen Methoden auf grundsätzliche Schwierigkeiten:

1: Alle Verfahren beruhen darauf, dass ein Substrat abgebaut wird. Die Abbau-

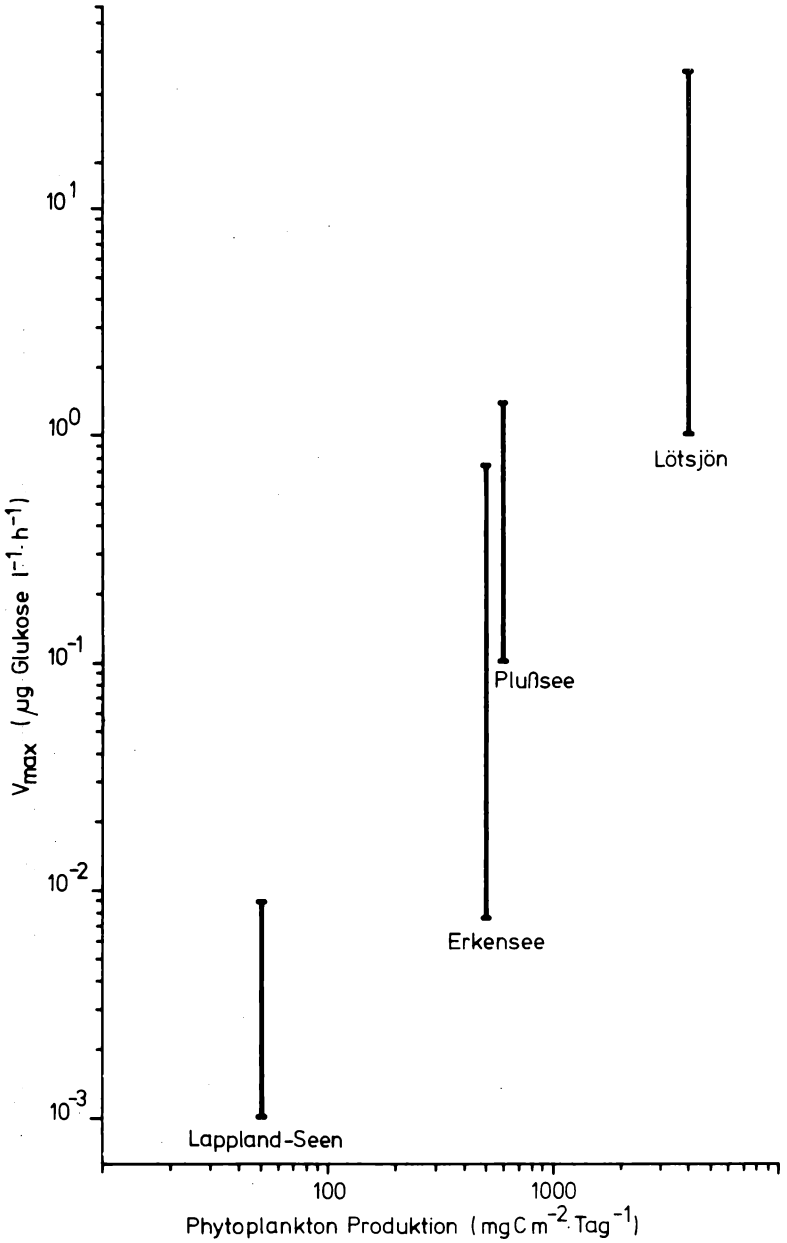


Abb. 6: Vergleich von V_{max} und Primärproduktion in verschiedenen Seen unterschiedlicher Produktivität.

geschwindigkeit soll die Aktivität charakterisieren. Die gemessene "heterotrophic capacity" spiegelt daher nur die Versuchsbedingungen bzw. das Substrat wider.

2. Auch die Frage der Konzentration des verwendeten Substrats, die Versuchsdauer und -temperatur schliessen grundsätzliche Probleme ein. Alle Ergebnisse sind relativ, ihre Beziehung zu den wirklichen Umsätzen am Standort ist unbekannt.

Wenden wir uns hier dem Verfahren der **Aufnahme-Kinetik** zu: Eine Analyse der Ionenaufnahme ergab, dass sie der Michaelis-Menten Beziehung gehorcht und mit wachsender Ionenkonzentration einer Maximalgeschwindigkeit zustrebt. Die Ionenaufnahmekinetik stimmt formal mit der Enzymkinetik überein. Die Einführung der Aufnahmekinetik in die Ökosystemforschung (PARSONS & STRICKLAND 1962, WRIGHT & HOBBIE 1966) machte es möglich, graphisch oder rechnerisch die Konstanten T (turnover time = benötigte Zeit, um S_n vollständig zu verbrauchen; S_n = natürliches Substrat), K_t (Substrat-Konzentration bei Halbsättigung des aktiven Transportsystems) und V (maximale Aufnahmegeschwindigkeit bei Sättigung des Trägers) zu erfassen.

Einige Ergebnisse der Untersuchungen der heterotrophen Aktivitäten im Plusssee mit Hilfe der Aufnahmekinetik sind auf den Abbildungen 6 bis 8 dargestellt. Zunächst ist zu erkennen, dass V_{max} (maximale Aufnahmegeschwindigkeit) mit der Primärproduktion parallel läuft (Abb. 6). In oligotrophen Seen Lapplands ist die Aufnahmegeschwindigkeit für $u^{14}C$ -Glukose geringer als in eutrophen Seen (Erkensee in Schweden, Plusssee), bzw. in verunreinigten hochproduktiven Seen (Lötsjön bei Stockholm). Das Angebot an gelösten organischen Stoffen scheint die Umsatzgeschwindigkeit zu regeln. Die bisher veröffentlichten Werte für V_{max} aus verschiedenen Seen lassen sich zwanglos entsprechend dem Trophiegrad des Gewässers einordnen (z.B. MORGAN & KALFF 1972). V_{max} ist also wohl als Maß für die "heterotrophic capacity" eines Gewässers anzusehen.

Nähere Untersuchungen deuten jedoch an, dass auch innerhalb eines Sees stark unterschiedliche Verhältnisse vorliegen. Abb. 7 zeigt das Vertikalprofil des Plusseses im April 1969. Im Epilimnion hat sich eine Population von Diatomeen, besonders von *Stephanodiscus hantzschii*, entwickelt. Daneben findet man Flagellaten (verschiedene Arten der Gattung *Cryptomonas*) und einzelliges Nannoplankton. Die Primärproduktion ist mit rund $500 \mu gC \cdot l^{-1} \cdot 24Std.^{-1}$ recht hoch. Die Sprungschicht ist im Frühjahr noch nicht scharf ausgeprägt und deutet sich im Bereich zwischen 3 und 6 m an. Die in der Abb. 7 mit einem Raster eingetragenen Bakterien (Zählungen auf dem Membranfilter) erreichen mit über 2 Millionen Zellen/ml hohe Zahlen. Wie aus der auf der rechten Seite der Abbildung eingezeichneten Aufnahmekinetik hervorgeht, findet man erst unterhalb der Zone der Primärproduktion (in 3 bis 7 m Tiefe) eine Aufnahme des gebotenen Substrats. Nur in diesen Tiefen lassen sich nach der Transformation nach LINEWEAVER & BURK "gute" Geraden konstruieren (die Kurven und Geraden wurden mit einem Computer nach verschiedenen Transformationsverfahren berechnet). Nur in bestimmten Gewässertiefen besteht also eine Affinität zum Substrat.

Das gleiche ist aus Abb. 8 zu erkennen. Die Primärproduktion des Epilimnions ist (besonders als Folge der verbrauchten Phosphate) stark abgesunken. Eine deutliche Substrataufnahme findet man nur parallel der in 6 m entwickelten Population von Cryptomonaden und darunter.

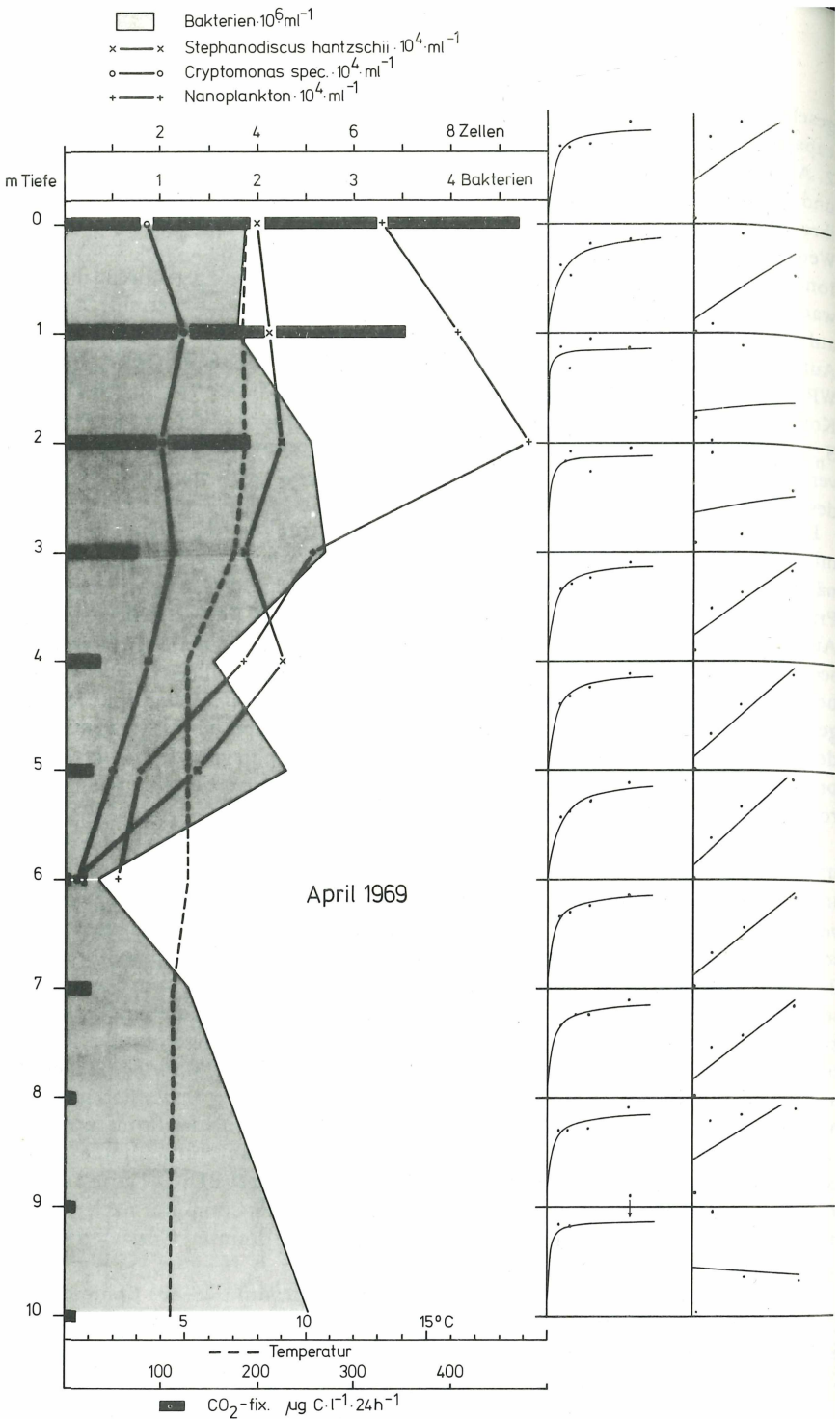


Abb. 7: Vertikalprofil des Plusssees vom April 1969: Primärproduktion, Phytoplankton und Aufnahmekinetik der Bakterien.

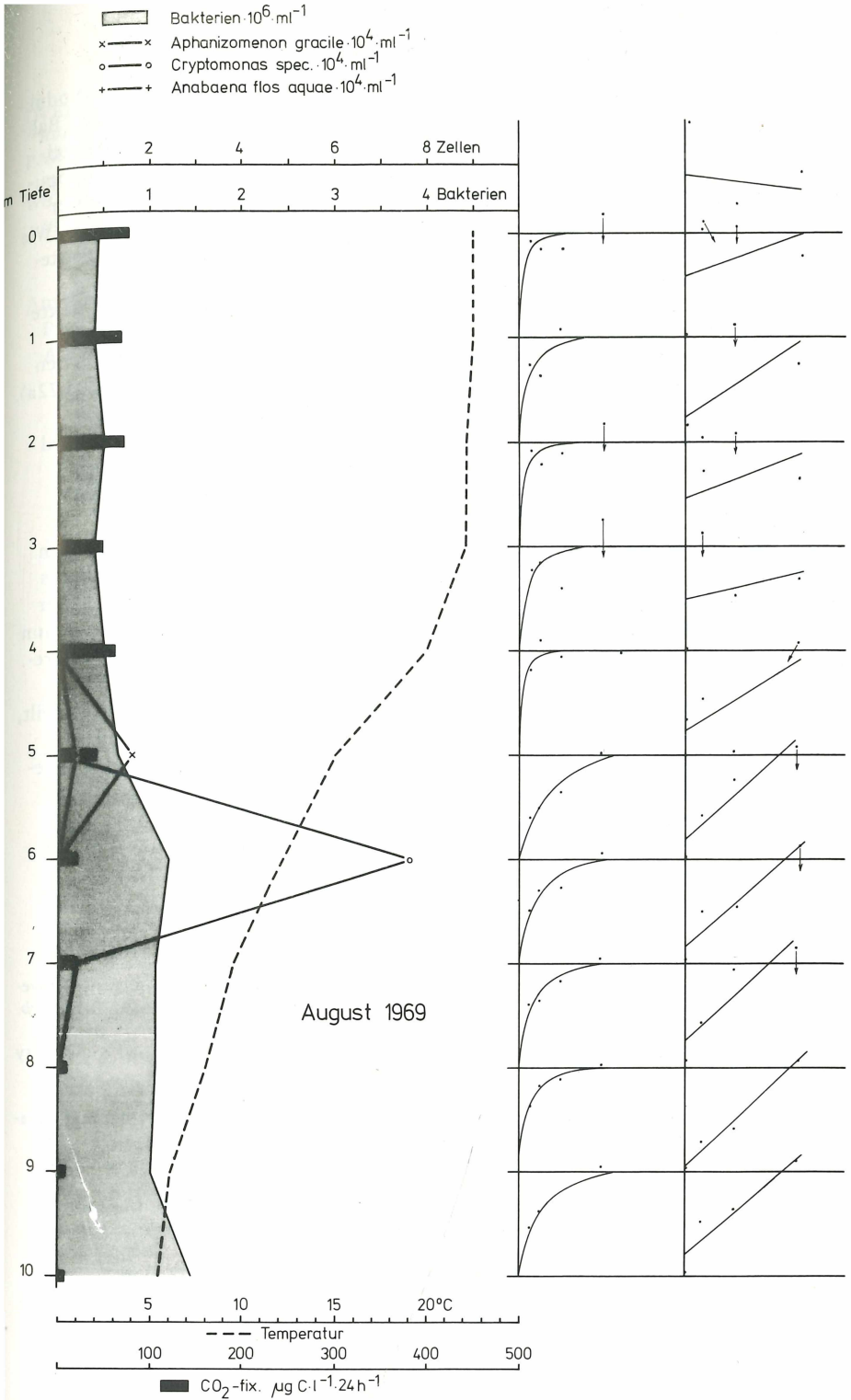


Abb. 8: Vertikalprofil des Plussesees vom August 1969 (vergl. Abb. 7).

Das Ergebnis dieser Analyse ist also folgendes: 1. Für die Bakterien in der Produktionszone, d.h. für die mit dem Stoffwechsel des Phytoplanktons verbundenen Bakterien, ist Glukose kein optimales Substrat (in dieser zusammenfassenden Darstellung soll nicht die schwierige Interpretation der Substrataufnahme von Mischpopulationen, von Adaptation und Kompetition etc. diskutiert werden). 2. Erst unterhalb der Produktionszone finden wir eine höhere Aufnahmerate für Glukose. 3. Wie Berechnungen zeigen, besteht keine Korrelation zwischen der Biomasse der Bakterien und der Aufnahme des gebotenen Substrats.

Das Ergebnis stimmt mit früheren Ergebnissen und Überlegungen überein: Bakterien verwerten gelöste organische Substanzen unmittelbar im Vertikalprofil und führen damit die aus der Nahrungskette gelöste organische Substanz wieder in den Kreislauf, d.h. in die Nahrungskette, zurück (z.B. OHLE 1962, OVERBECK 1972a). Zu ähnlichen Ergebnissen bei Anwendung kinetischer Parameter im Ökosystem kommt auch FRANCISCO (1971), wenn er schreibt: "The values of V_{\max} tended to increase with total numbers of bacteria, but the non-uniformity of the proportionality suggested qualitative as well as quantitative changes in the bacterial population."

Wie wir gesehen haben, korrelieren wir kinetische Versuchsergebnisse mit einem konkreten Bild vom Ökosystem. Wir erhalten durch den kinetischen Formalismus Hinweise auf die Anzahl der "Kompartimente" im Ökosystem. Eine Aussage über die wirkliche, absolute Effektivität ist nicht möglich. Immerhin zeigen Untersuchungen an Reinkulturen, dass die Vorstellung von einer derartigen Schichtung wohl realistisch ist.

Das gesamte limnische Ökosystem ist in physiologische Kompartimente unterteilt, die höchst dynamisch, in beständigem Austausch und Wechsel stets diejenigen Stoffwechselformen zum Zug bringen, die an die jeweilige Situation am besten angepasst sind. Struktur und Funktion des Ökosystems bilden eine höchst komplexe Einheit. Besonders wichtig ist offensichtlich die Koppelung von autotrophen und heterotrophen Stoffwechselformen. Die Untersuchung dieser Verhältnisse stellt die Grundlage für spätere Modelvorstellungen dar.

LITERATUR

- ANAGNOSTIDIS, K. und OVERBECK, J. (1966): Methanoxydierer und hypolimnische Schwefelbakterien. Studien zur ökologischen Biocoenotik der Gewässermikroorganismen. *Ber.Dtsch. Bot.Ges.* 79: 163–174.
- FRANCISCO, D.E. (1971): Glucose and acetate utilization by the natural microbial community in a stratified reservoir. Ph.D. Thesis, North Carolina.
- HUTCHINSON, G.E. (1957): A treatise on limnology. Vol.I. New York.
- KRAMBECK, J. (1973): Energiehaushalt und Stofftransport eines Sees; Beispiel einer mathematischen Analyse limnologischer Prozesse. *Arch.Hydrobiol.* (im Druck).
- MORGAN, K.C. & KALFF, J. (1972): Bacterial dynamics in high arctic lakes. *Freshwater Biology* 2: 217–228.
- ODUM, E.P. (1971): Fundamentals of ecology. Third ed. Philadelphia, London, Toronto.
- OHLE, W. (1962): Der Stoffhaushalt der Seen als Grundlage einer allgemeinen Stoffwechselformen dynamik der Gewässer. *Kieler Meeresforschungen* 18: 107–120.
- OVERBECK, J. (1972a): Bakterien in der Nahrungskette im See. *Umschau* 72: 358.
- OVERBECK, J. (1972b): Distribution pattern of phytoplankton and bacteria, microbial decomposition of organic matter and bacterial production in eutrophic, stratified lake. Proceedings of the IBP-UNESCO Symposium on productivity problems of freshwaters, 227–237.

- OVERBECK, J. (1972): Zur Struktur und Funktion des aquatischen Ökosystems. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 85: 553–577.
- PARSONS, T.R. & STRICKLAND, J.D.H. (1962): On the production of particulate organic carbon by heterotrophic processes in sea water. *Deep-Sea Res.* 8: 211–222.
- WRIGHT, R.T. & HOBBIE, J.E. (1966): Use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. *Ecology* 17: 447–461.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. JÜRGEN OVERBECK, Max-Planck-Institut für Limnologie, Abteilung
Allgemeine Limnologie, 232 Plön/Holstein, August-Thienemann-Str. 2.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: [3_1974](#)

Autor(en)/Author(s): Overbeck Jürgen

Artikel/Article: [Über die Kompartimentierung der stehenden Gewässer - Ein Beitrag zur Struktur und Funktion des Limnischen ÖkosystemsUNKTION DES u m n i s c h e n Ö k o s y s t e m s 211-223](#)