

## Mathematische Modelle als integrierende Hilfsmittel des Limnologen, dargestellt am Ökosystem Plußsee

Hans-Jürgen Krambeck, Barbara Hickel, Wolfgang Hofmann, Jürgen Overbeck

Simulating biogenic processes in lakes by means of mathematical formulations requires first of all a thorough experimental investigation of the aquatic ecosystem, so as to choose a small number of relevant parameters being modeled.

A comparison is given between the field data of the organic carbon of the total phyto- and zooplankton in Plußsee in one year and the results of a simple differential-equation model of the order 5.

"Ökologie ist immer noch ein Gebiet, in dem man sich besser auf das Urteil eines erfahrenen Praktikers als auf die Voraussagen eines Theoretikers verlassen sollte." Mit diesem Satz beginnt das Buch "Models in Ecology" von J. MAYNARD SMITH (1974).

Dem Satz kann man in dieser Form wohl nur zustimmen; wir glauben aber, daß Modelle, wenn sie von einem Team von Praktikern für andere als Vorhersagezwecke, z.B. für Stabilitätsfragen oder das Überprüfen oder Quantifizieren von Hypothesen angewendet werden, sehr wohl ein wichtiges Werkzeug darstellen können.

Ganz allgemein kann man das "Mathematische Modellieren" in zwei Extreme einteilen:

I. Die isomorphe Abbildung eines natürlichen Öko(sub)-systems auf ein mathematisches System. Hierbei werden die einzelnen biologischen Prozesse eindeutig in funktionelle Beziehungen, z.B. Differentialgleichungen, umgeformt. Die Komplexität eines solchen Systems wächst mit der Anzahl der betrachteten Elemente etwa quadratisch an, weil ja für jedes der  $n$  Systemvariablen  $n$  Wechselwirkungen zu formulieren sind. Diese Art von Modellieren ist für die Simulation von Ökosystemen geeignet, aber sie erfordert dringend die kritische Überwachung durch ein Team von Ökologen der beteiligten Fachrichtungen, weil schon die Transfermatrix eines kleineren Systems, z.B. dem Räuber-Beute-Verhalten einer Gemeinschaft von 4 Phyto- und 6 Zooplanktern 100 Koeffizienten enthält, deren "fine tuning" ein solches Modell so flexibel macht, daß in der Regel jeder experimentelle Datensatz höchst befriedigend mit einem solchen Modell in Übereinstimmung gebracht werden kann.

Aus der sehr guten Übereinstimmung von Modell- und Meßwerten wurde nun häufig geschlossen, daß eine adäquate Beschreibung des Ökosystems vorlag, und man verwendete das Modell für prädiktive Zwecke und schrieb auch den ermittelten Transferkoeffizienten eine biologische Bedeutung zu. Dieses Vorgehen hat diese Art von Modellieren in einigen Mißkredit gebracht, obwohl sich Probleme in sehr einfach gebauten Biotopen oder solchen, in denen die Interrelationen wirklich bekannt sind, realistisch damit bearbeiten lassen.

II. Die homomorphe Abbildung, d.h. die Repräsentation von zusammengefaßten Größen in einer Variablen. Diese Art der Beschreibung ist besser für das Auffinden von allgemeingültigen Relationen geeignet, auf die wir wegen des stetigen Anwachsens von limnologischen Daten dringend angewiesen sind; allerdings muß man bei solchen homomorphen Betrachtungen mitunter Sachverhalte einfacher darstellen, als eigentlich dem Stand des Spezialwissens entspricht.

In jedem Fall aber muß sich ein Modell als Forschungswerkzeug in dauerndem Feedback mit der experimentellen Arbeit am Ökosystem befinden, und es muß - der jeweiligen Fragestellung angepaßt - ein Kompromiß zwischen den beiden obigen Modellextremen gefunden werden.

Die ersten Ergebnisse eines mehr homomorphen Modells des Stoffumsatzes im Plußsee sollen hier dargestellt werden; zuvor aber möchten wir darauf eingehen, was wir über das Ökosystem Plußsee bezüglich des Stoffumsatzes wissen und bei welchen Fragen eigentlich das Modell von Nutzen ist. Die folgenden Daten zur Struktur und Funktion des Ökosystems "Plußsee" für das ausgewählte Jahr 1969 wurden in den Modellrechnungen benutzt:

### a) An Umweltparametern:

1. Die sehr genaue Kenntnis der Topographie des Seebeckens durch ein enges Netz von echographischen Aufnahmen.
2. Die automatisch aufgezeichnete Globalstrahlung über der Seeoberfläche (alle 20 Sec.).
3. Die tägliche Sonnenscheindauer.
4. Die Wassertemperaturen in 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 10, 15, 20 und 25 m (alle 2 Min.).
5. Die Absorptionskoeffizienten für weiß, blau (435 nm), grün (525 nm) und rot (660 nm) im Jahresgang.
6. Das vertikale Austauschvermögen der Wassersäule.

b) An Parametern der Biozönose liegen vor:

7. Die wasserchemischen Tiefenprofile für gelösten Sauerstoff, Ammonium, Nitrit, Nitrat, Kieselsäure, COD, pH, anorganischen und organischen Phosphor sowie  $H_2S$ .
8. Die Hell- und Dunkelwerte für die Primärproduktion.
9. Die vollständige und quantitative Erfassung der wichtigsten Phytoplankter im Jahresgang.
10. Die vollständige und quantitative Erfassung der wichtigsten Zooplankter im Jahresgang.
11. Die Biomasse der Bakterien als organischer Kohlenstoff im Jahresgang.

Die Beiträge der einzelnen Autoren an den Untersuchungen sind folgende:

Physik (1-6)	KRAMBECK 1974
Wasserchemie (7)	ALBRECHT u. OVERBECK 1969
Primärproduktion (8)	OVERBECK unpubl.
Phytoplankton (9)	HICKEL 1978
Zooplankton (10)	HOFMANN unpubl.
Bakterienbiomasse (11)	OVERBECK unpubl.

Das Modell für den Stoffumsatz (hier als organischer Kohlenstoff ausgedrückt) basiert auf dem Flußdiagramm der Nahrungskette von OVERBECK (1972) mit folgenden Erweiterungen bzw. Einschränkungen (Abb. 1):

## Schema der Nahrungskette

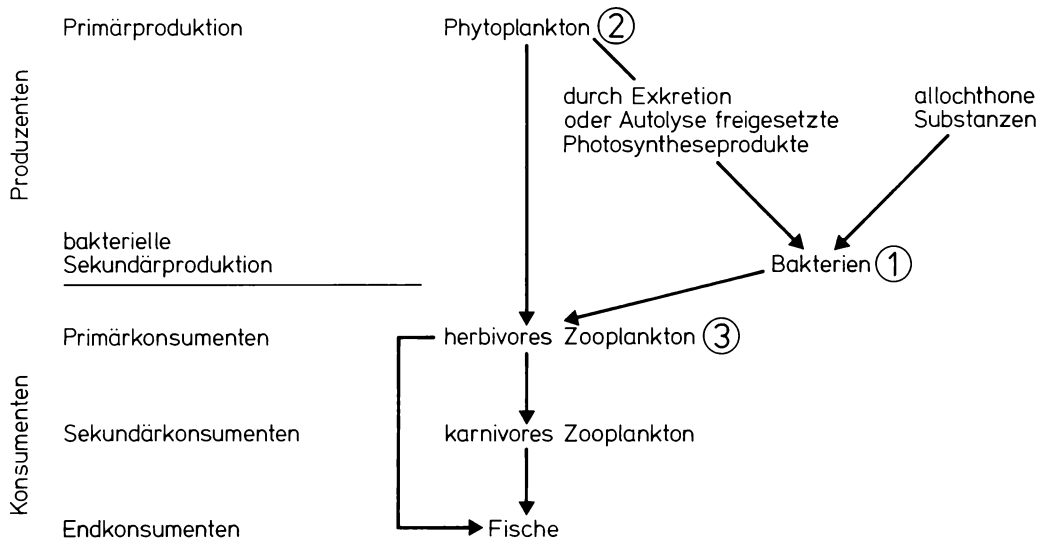


Abb. 1: Die Nahrungskette im See, aus OVERBECK (1972)

Die Primärproduktion ist mit Ausnahme der ersten Frühlingstage phosphorlimitiert, so daß das Flußdiagramm um einen Phosphatspeicher ergänzt wurde; der Transfer zu carnivorem Zooplankton und Fischen wird pauschal als Verlust für das herbivore Zooplankton angesehen, während dessen Zuwachsrates in dieser Version noch die Summe der Fraßraten von Algen und Bakterien ist. Der partikuläre organische Kohlenstoff des Phytoplanktons im Jahresgang (Abb. 2, Kurve 1) ergab eine zweigipflige Kurve mit einem maximalen standing crop von etwa  $9 \text{ g C/m}^2$  (HICKEL 1978).

Die Genauigkeit der Phytoplankton-C-Bestimmung (Zählungen und Volumenapproximation) (Abb. 2, Kurve 1) läßt sich durch Vergleich mit den unabhängig gewonnenen Primärproduktionsdaten (Abb. 2, Kurve 2) abschätzen. Nimmt man an, daß sich die Stoffwechselgeschwin-

digkeit bei Erhöhung der Wassertemperatur um 10°C jeweils verdoppelt, und transformiert die Kurve der Primärproduktion entsprechend mit

$$Q_{10} = 2^{(25-T)/10}, \quad T = \text{epilimnische Wassertemperatur } ^\circ\text{C},$$

so ergeben sich zwei fast identische Kurven für Biomasse und Primärproduktion (Abb. 2, Kurven 1 und 3) während der Diatomeenblüte im Frühling und der Cyanophyceenblüte im Sommer, was für eine sehr genaue methodische Bestimmung beider Größen und auch für die formulierte Stoffwechselgeschwindigkeit spricht. Statt des bei RODHE (1958) definierten Aktivitätskoeffizienten

$$A = \frac{\text{mg } C_{\text{ass}} / \text{m}^2 / \text{d}}{\text{mg } C_{\text{St.Crop}} / \text{m}^2}$$

und der Umsatzzeit  $1/A$  können wir diese Größen daher allgemeiner als Funktionen der Temperatur formulieren und erhalten speziell für die Umsatzzeit:

$$\frac{1}{A} = 3 \cdot 2^{(25-T)/10} \text{ d.}$$

Für die Wassertemperatur 7.5°C im April bzw. 19°C im Juli erhält man dann Umsatzzeiten von 10 bzw. 4.5 Tagen.

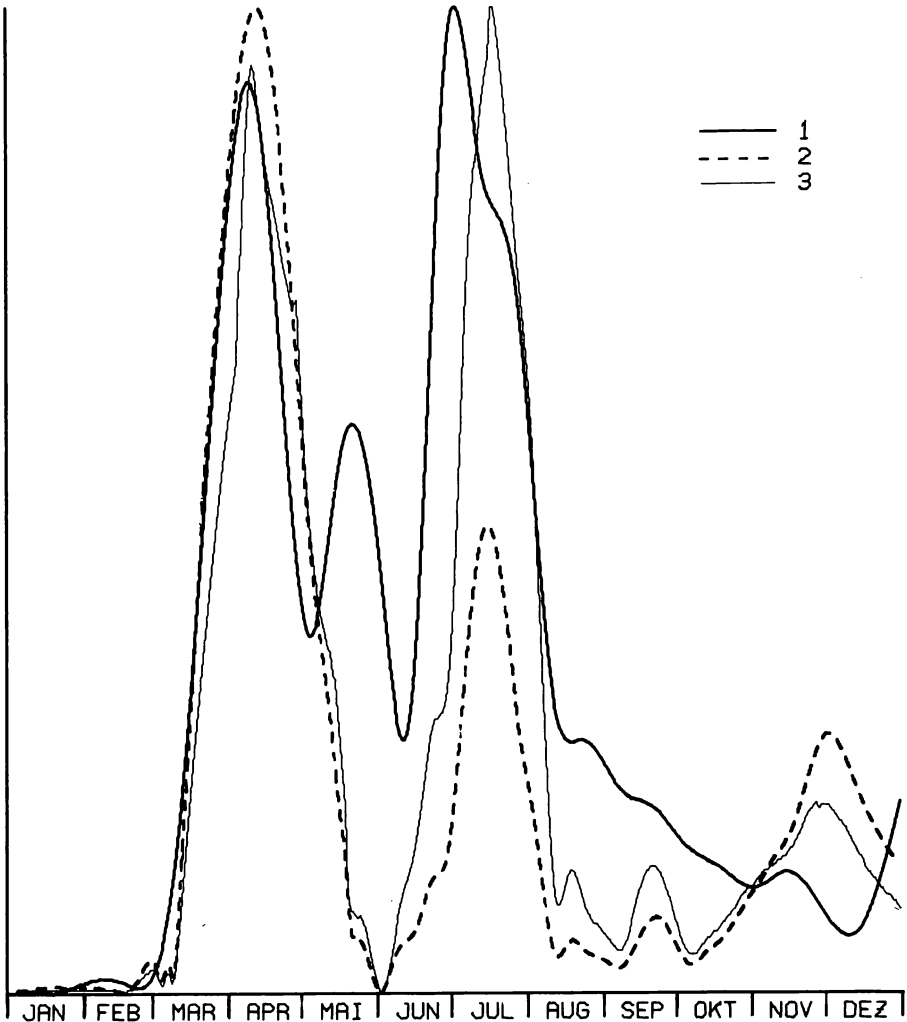


Abb. 2: Kurve 1: Primärproduktion: Max. = 1 g C/m<sup>2</sup>/D,  
Kurve 2: Organischer Kohlenstoff der 10 Phytoplankter:  
Max. = 9 g C/m<sup>2</sup>  
Kurve 3: Mit der Q10 Funktion transformierte Kurve 2,  
siehe Text.

Im Untersuchungsjahr erreichten nur elf der 34 Zooplankton-Einheiten an irgendeinem Probetag einen Anteil von mehr als 10% an der Zooplanktonbiomasse. Zu diesen von der Biomasse her eudominanten Formen gehörte fast das ganze Jahr hindurch *Eudiaptomus graecilis*. Von den Rotatorien zählten nur *Keratella cochlearis* und *Filinia terminalis* während einer kurzen Phase im Frühjahr dazu. Dagegen waren sechs Cladoceren-Arten eudominant, und zwar in der Reihenfolge ihres Auftretens: *Bosmina longirostris*, *Daphnia cucullata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina coregoni*, *Ceriodaphnia quadrangula*, wobei *Bosmina longirostris* (Winter - Frühjahr) und *Ceriodaphnia quadrangula* (Herbst) besonders ins Gewicht fielen.

Summieren wir auf die gleiche Weise den organischen Kohlenstoff der gesamten Zooplanktonbiomasse oberhalb der Sprungschicht im Jahresgang (als 50% des Trockengewichtes ermittelt), so ergab sich trotz wesentlicher Veränderung der Zusammensetzung der insgesamt 34 Arten eine ebenso einfache zweigipflige Verteilung für das Gesamtzooplankton wie für das Phytoplankton, die diesem phasenverschoben folgte (Abb. 3). Wir nehmen daher für das Modell eine einfache Räuber-Beute-Beziehung zwischen der Gesamtheit der Phytoplankter und Zooplankter an, obwohl ein Teil der Diatomeen und fast alle Cyanophyceen erst über bakteriellen Abbau den Zooplanktern zur Verfügung standen, was in Abb. 4 deutlich wird: Auf das Zusammenbrechen der Phytoplanktonpopulationen folgte erst ein Maximum der Bakterienbiomasse und auf dieses ein Zooplanktonmaximum.

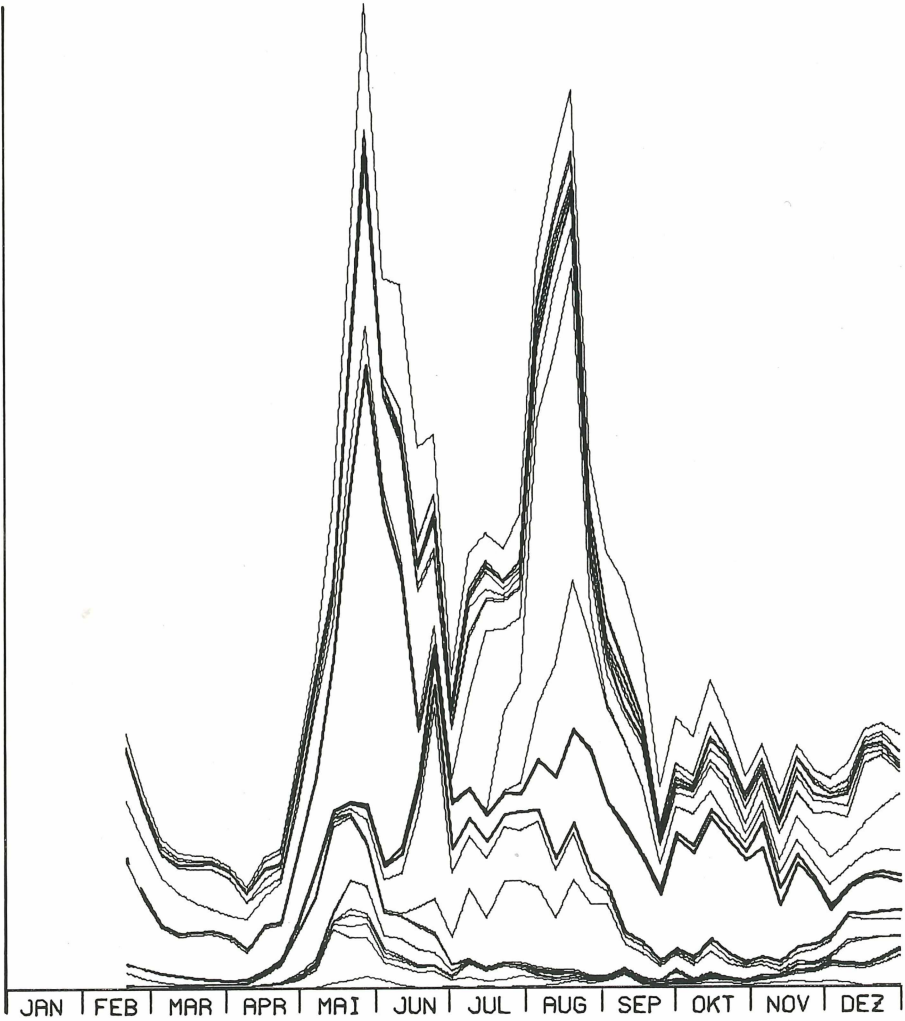
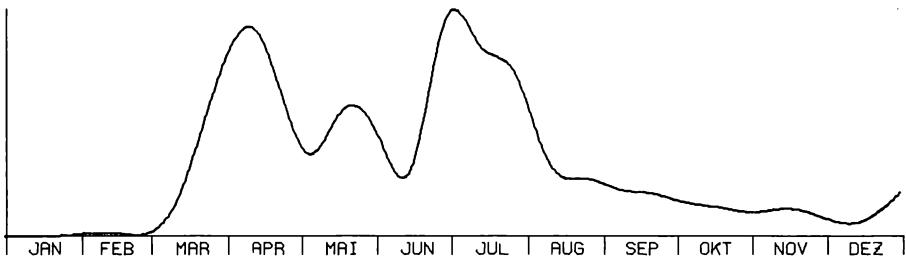
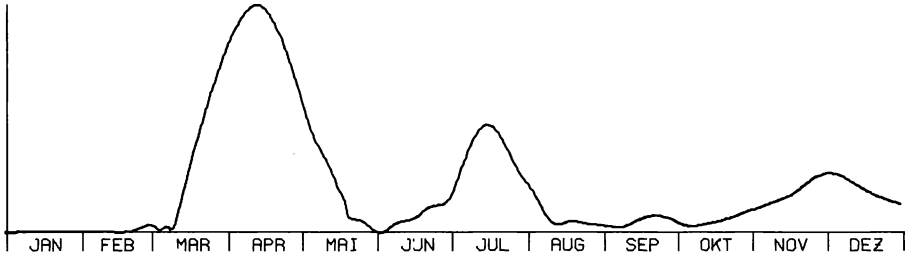


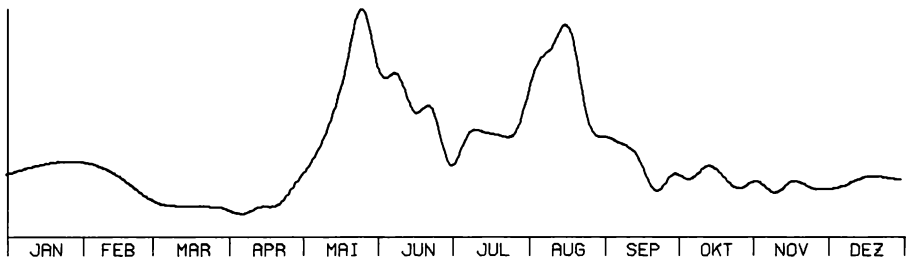
Abb. 3: Organischer Kohlenstoff der 34 Zooplankter:  
Max. = 2.3 g C/m<sup>2</sup>



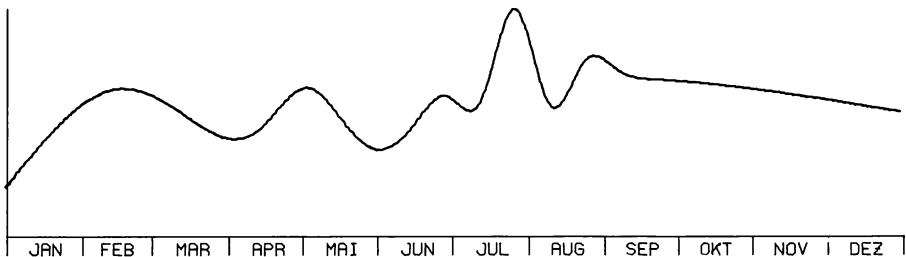
PRIMAERPRODUKTION N. STEEMANN-NIELSEN (J. OVERBECK)  
 PLUSSEE 1969: MAX=1.0 G C/D/QM;



ORG. KOHLENSTOFF ALLER 10 PHYTOPLANKTER (BARBARA HICKEL)  
 PLUSSEE 1969: MAX=9.0 G C/QM;

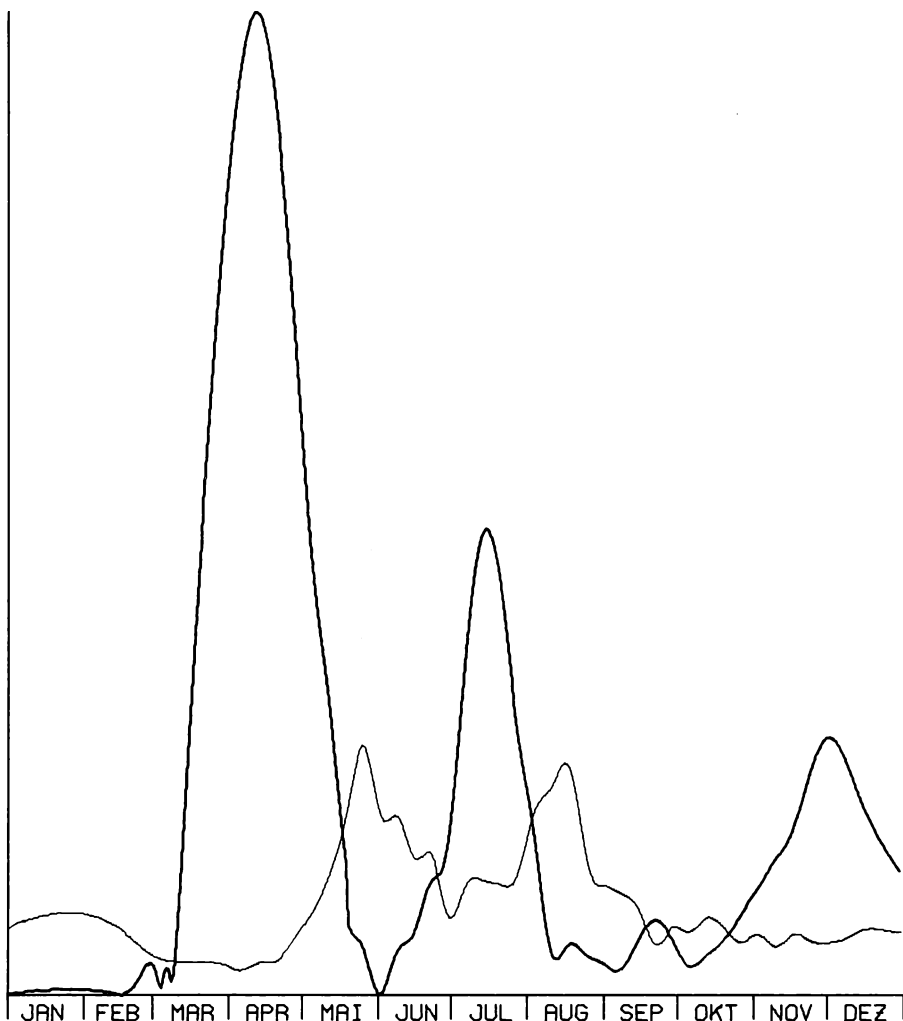


ORG. KOHLENSTOFF ALLER 34 ZOOPLANKTER (W. HOFMANN)  
 PLUSSEE 1969: MAX=2.3 G C/QM;



ORG. KOHLENSTOFF BAKTERIEN (J. OVERBECK)  
 PLUSSEE 1969: MAX=0.9 G C/QM;

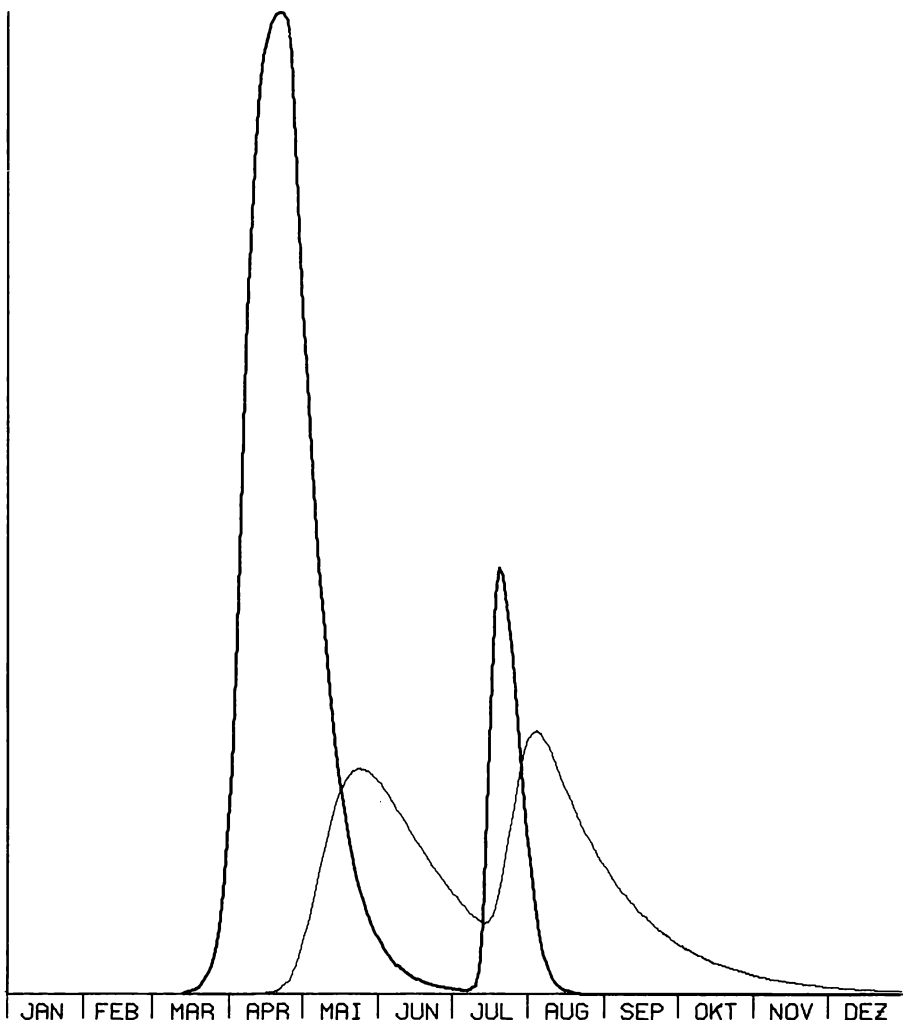
Abb. 4: Verteilung des organischen Kohlenstoffs in der Nahrungskette. Der Massentwicklung von Cyanophyceen folgte zunächst ein Bakterien- und darauf ein Zooplanktonmaximum.



ORG. KOHLENSTOFF ALLER 10 PHYTOPLANKTER (BARBARA HICKEL)  
 PLUSSEE 1969: MAX=9.0 G C/QM;  
 ORG. KOHLENSTOFF ALLER 34 ZOOPLANKTER (W.HOFMANN)  
 PLUSSEE 1969: MAX=2.3 G C/QM;

Abb. 5a: Organischer Kohlenstoff von Phyto- und Zooplankton  
 im Jahresgang aus Planktonzählungen berechnet.

Modelliert wurden in Form eines Differentialgleichungssystems der Ordnung 5 jetzt zwei Phytoplankton-Gruppen (Diatomeen und Cyanophyceen), Phosphatphosphor im Epilimnion, das Zooplankton sowie ein Phosphatspeicher, dessen Ergebnisse in Verbindung mit den praktischen Meßwerten in Abb. 5 angegeben sind; das mathematische Modell selbst wird wegen ergänzender Untersuchungen zu Stabilitätsfragen und der Reaktion gegenüber stochastischen Einflüssen zu einem späteren Zeitpunkt publiziert. Die gute Übereinstimmung zwischen Meß- und Modellwerten war nur dadurch zu erzielen, daß ein hypothetischer Phosphatspeicher von etwa 125 µg/l P angenommen wurde, der für die Entwicklung des



MODELL ORG. KOHLENSTOFF. PLUSSEE 1969  
 SUMME PHYTOPLANKTER : MAX=9.0 G C/QM  
 SUMME ZOOPLANKTER : MAX=2.4 G C/QM

Abb. 5b: Organischer Kohlenstoff von Phyto- und Zooplankton im Jahresgang (Modell).

zweiten Phytoplanktonmaximums aktiviert wurde. Die Rückführung von Phosphor aus dem Hypolimnion durch Austausch und durch das Absinken der Sprungschicht betrug bis zum Ende der Schichtung nur etwa  $0.13 \mu\text{g P/l/d}$  und scheidet für eine Erklärung der vorgefundenen Phytoplanktonbiomasse im Sommer vollkommen aus, zumal die Phytoplanktonbiomasse dann entsprechend der Rückführung etwa linear hätte zunehmen müssen. Das Modell in dieser Form kann jedoch die benötigte Phosphatmenge nur quantifizieren; die eigentlichen Speicher- und Transportmechanismen, die das sommerliche Algenmaximum ermöglichen, können jedoch nur durch die experimentelle Arbeit am Ökosystem aufgefunden werden.

### Literatur:

- ALBRECHT D., OVERBECK J., 1969: Wasseranalysen in der Limnologie mit Hilfe des Technicon-Auto-Analyzers. Technicon Wasserkolloquium, (Bad Nauheim, 1969), Sdnr. R 855: 1-15.
- HICKEL B., 1978: Phytoplankton population dynamics in Plußsee (East-Holstein, Germany). Verh. Ges. f. Ökologie (Kiel 1977).
- KRAMBECK H.-J., 1974: Energiehaushalt und Stofftransport eines Sees. Beispiel einer mathematischen Analyse limnologischer Prozesse. Arch. Hydrobiol. 73: 137-192.
- MAYNARD SMITH J., 1974: Models in ecology. Cambridge (University Press).
- OVERBECK J., 1972: Bakterien in der Nahrungskette im See. Umschau 72(11): 358.
- RODHE W., 1958: Primärproduktion und Seetypen. Verh. Int. Ver. Limnol. 13: 121-141.

### Adressen

Dr. Hans-Jürgen Krambeck,  
Dr. Barbara Hickel,  
Dr. Wolfgang Hofmann  
Prof. Dr. Jürgen Overbeck

Max-Planck-Institut für Limnologie  
Abteilung Allgemeine Limnologie  
August-Thienemann-Str. 2  
D-2320 Plön



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [7\\_1978](#)

Autor(en)/Author(s): Krambeck Hans-Jürgen, Hickel Barbara, Hofmann Wolfgang, Overbeck Jürgen

Artikel/Article: [Mathematische Modelle als integrierende Hilfsmittel des Limnologen, dargestellt am Ökosystem Plußsee 137-144](#)