Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Kiel 1977 (1978):

Zur Geschichte und Methodik der limnischen Ökosystemforschung

Jürgen Overbeck

The history of limnology is strongly connected by mutual exchange of ideas and concepts with the development of ecology. The coupling of autotrophic and heterotrophic metabolic activities is of great importance for the energy flow through the aquatic ecosystem and therefore one of the major subjects of present limnological ecosystem research. But the measurement of heterotrophic microbial activities *in situ* is rather difficult. By two examples methods and results of aquatic microbial ecological research are demonstrated.

Limnologie als Wissenschaft von den Binnengewässern - die Bezeichnung wurde 1892 von FOREL geprägt - ist ein Teilgebiet der Ökologie. Die Entwicklung der Limnologie und ihrer Forschungsansätze ist damit auch ein Teil der Entwicklung der Ökologie. Schon vor WOLTERECK (1928) und TANSLEY (1935) hat August THIENEMANN (1925) den Begriff des Ökosystems, ohne das Wort zu verwenden, klar umrissen. Er stellte die Zusammenhänge, die Vernetzung innerhalb der limnischen Ökosystemforschung in seinem bekannten Schema der Stufenfolge limnologischer Forschung dar: In der sogenannten idiographischen Stufe werden die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Wassers sowie das Verhalten der Einzelorganismen untersucht. In der zweiten coenographischen Stufe wird die Hydrographie und die biologische Struktur der Biocoenosen im Gewässer bearbeitet. Der Begriff der Biocoenose entspricht etwa der Gemeinschaft. In der dritten Stufe endlich, der limnologischen Stufe, werden Struktur und Funktion des limnischen Ökosystems erfaßt.

Wenn wir heute die Erforschung des Ökosystems als eine besonders moderne Richtung der Ökologie hinstellen, so ist das also nicht gerechtfertigt. Schon ELSTER hat am Bodensee vor 40 Jahren mit seinen Mitarbeitern und Schülern ganz bewußt Ökosystemforschung betrieben. Die Rolle des Phosphors als Minimumfaktor wurde damals erkannt. EINSELE (1936) entdeckte die Verknüpfung des Eisen- und Phosphatkreislaufs, die zur Grundlage der heutigen "Dritten Reinigungsstufe" zur Ausfällung des Phosphors aus Abwässern wurde. VETTER (1937) bearbeitete die Rolle des Phytoplanktons bei der Ernährung des Zooplanktons, um nur einige der damals durchgeführten Arbeiten zu nennen.

Auch weiterhin trug die limnische Ökosystemforschung Wesentliches zur Entwicklung ökologischer Konzepte bei. So führte LINDEMANN, ein Schüler HUTCHINSONs, 1942 den Begriff der Trophiepyramide ein. Nach Ausarbeitung der ^{14}C-Technik durch STEEMANN-NIELSEN (1952) konnte die Trophieskala von eutroph bis oligotroph quantitativ, d.h. auf der Grundlage von Produktionswerten erfaßt werden. 1957 erschien die Silver Springs Monographie von Howard T. ODUM, die großen Einfluß auf das Konzept des Energieflusses durch das Ökosystem hatte.

Abiotische und *biotische* Komponenten (Biomasse) sind die wesentlichen Komponenten jedes Ökosystems. Zu den abiotischen Komponenten des limnischen Ökosystems gehören klimatische Faktoren (Temperatur, Luftbewegung, Niederschläge etc.), gelöste anorganische und organische Substanzen, hierunter so wichtige Stoffe wie Proteine, Kohlenhydrate, Huminsäuren, Lipide, Pigmente, freie Enzyme, die durch Stoffwechselprozesse auf- und abgebaut werden.

Die Biomasse besteht aus *autotrophen* Produzenten, vor allem Phytoplanktonalgen und Makrophyten und *heterotrophen* Konsumenten: M a k r o k o n s u m e n t e n oder Phagotrophe, hauptsächlich Tiere, die andere Organismen oder partikuläre, organische Substanzen aufnehmen, und M i k r o k o n s u m e n t e n , im wesentlichen heterotrophe Bakterien, deren Stoffwechsel eng mit den gelösten organischen Substanzen verknüpft ist.

Abiotische und biotische Komponenten lassen sich sinngemäß entsprechend der Definition von E. ODUM, nach der sich die Ökologie mit der Untersuchung von Struktur und Funktion von Ökosystemen befaßt, nach *Struktur* und *Funktion* gliedern. Zum Beispiel Vertikalschichtung von Phosphat, Sauerstoff, Ammonium etc. im See einerseits *(Struktur)* und Untersuchung der Phosphataufnahme durch bestimmte Phytoplankter, des Sauerstoffaustausches in verschiedenen Gewässertiefen, des Einflusses von Ammonium auf die Nitrifikation andererseits *(Funktion)*. Ein anderes Beispiel: Messung der Temperatur in verschiedenen Seetiefen zur Erfassung von Temperaturprofilen *(Struktur)* und Berechnungen von Austauschprozessen aus Temperaturgradienten *(Funktion)*.

Daneben läßt sich das limnische Ökosystem auch in die nach Raum und Zeit getrennte, häufig aber räumlich und zeitlich eng verflochtene *autotrophe* und mikrobielle *heterotrophe* Komponente gliedern. Die Untersuchung dieser Verknüpfung ist ein Schwerpunkt unseres Forschungsansatzes. Während dem *autotrophen* Teil ein biochemisch einheitlicher und gut bekannter Prozeß zugrunde liegt, die Photosynthese, die *in situ* befriedigend gemessen werden kann, ist der gegenläufige Prozeß, der Abbau der organischen Substanzen durch *heterotrophe* Mikroorganismen, stoffwechselphysiologisch von größter Mannigfaltigkeit und kann daher nicht mit einer einheitlichen Methodik erfaßt werden. Quantitative Messungen des heterotrophen Umsatzes *in situ* sind z.Z. eines der zentralen Forschungsgebiete limnischer Ökosystemforschung und vielleicht das größte Problem der Mikrobenökologie.

Zur Erfassung heterotropher mikrobieller Prozesse im See gelten folgende Regeln:

Grundsätzlich ist die Messung der Stoffwechselaktivitäten (Funktion) bei kleinen Organismen wichtiger als die Bestimmung der Biomasse (Struktur). Je kleiner die Organismen, desto größer ist ihre Stoffwechselaktivität. Eine kleine Bakterienbiomasse kann eine hohe Umsatzrate besitzen.

Je kleiner die Organismen, desto kurzfristiger sind die Abläufe (response auf erhöhtes Substratangebot, Generationsdauer, Sukzessionen, diurnale Rhythmen etc.).

Je kleiner die Organismen, desto kleinräumiger sind die Prozeßabläufe (Mikroschichtungen im See).

Um heterotrophe Prozesse für eine holistische Betrachtung des Ökosystems richtig zu erfassen, sind reduktionistische Untersuchungen erforderlich, d.h. experimentelle Untersuchungen im Freiland und Labor.

Große Schwierigkeiten bestehen darin, daß als Folge kurzfristiger Aktivitätsänderungen integrierte Berechnungen häufig zu falschen Bilanzen führen.

Die Frage bleibt stets: Wie funktioniert das? Hinter Regulationsmechanismen stehen biologische Prozesse. Diese "black boxes" brauchen nicht bekannt zu sein, um das Ökosystem zu verstehen. Aber durch Auflösung dieser Vorgänge wird häufig erst das Wesen einer solchen Regelung deutlich. Zum Beispiel scheint es so, daß ökologisch wichtige Enzyme allosterisch sind, d.h. in ihrer Aktivität von der Substratmenge abhängig sind. Dies ist als Anpassung an das Ökosystem mit seinem stark wechselnden Substratangebot zu deuten.

Zwei Beispiele aus unseren Untersuchungen mikrobieller Prozesse sollen zeigen, wie gering unsere Kenntnisse von Stoffwechselaktivitäten im limnischen Ökosystem heute noch sind.

I. Heterotrophe Nitrifikation

Bei Untersuchung der Nitrifikation (GODE u. OVERBECK 1972) entsprach die Verteilung der *Nitrosomonas*-Keime im See den Erwartungen: häufiges Vorkommen im aeroben Epilimnion und oft auch in der Grenzzone zum Hypolimnion. Überraschend war jedoch das niedrige Niveau: Von *Nitrosomonas* wurde nie mehr als ein Keim pro ml gefunden. Nach ENGEL (1958) kann eine *Nitrosomonas*-Zelle unter optimalen Bedingungen 10^{-7} µg/Std. N oxydieren. Dies bedeutet, daß bei der geringen Keimzahl *Nitrosomonas* für den Stickstoffkreislauf des Plußsees keine wesentliche Rolle spielen kann.

Die Keimzahlen von *Nitrobacter* erreichten Werte von 200 Bakterien/ml und mehr. Die höchsten Werte lagen überraschend im Sediment und im anaeroben Teil des Metalimnions. Da 200 Keime/ml nach ENGEL maximal 14 µg/l Nitrat pro Monat oxydieren können, läßt sich eine schwache Wirksamkeit von *Nitrobacter* im See nicht ausschließen, jedoch nur als Antagonist der Denitrifikation. Für die Oxydation des Ammoniums zum Nitrat ist *Nitrobacter* wohl bedeutungslos, da er in dieser Oxydationskette nicht mehr Nitrit oxydieren kann, als ihm vorher von *Nitrosomonas* geliefert worden ist.

Nitrifizierende heterotrophe Bakterien erreichten dagegen mit Werten bis 10000 Zellen/ml viel höhere Zahlen. Maxima lagen teils in der Grenzschicht zwischen aerobem und anaerobem Wasser, teils einige Meter darunter. Im unteren Teil des O_2-haltigen Epilimnions war die Keimzahl sehr gering, während der Vollzirkulation dagegen durchgehend sehr hoch.

Bei einem eingehender untersuchten *Arthrobacter*-Stamm ließ sich die maximale Oxydationsleistung einer einzelnen Zelle mit $4 \cdot 10^{-7}$ µg/Std. oxydierten NH_4^+ abschätzen. In anderen Versuchen wurden nur etwa 10^{-8} µg/Std. erzielt. Die im See festgestellten maximalen Zahlen der Zellen, etwa 10^5/ml, könnten somit NO_2^- im Milligrammbereich liefern. Da die Methode der Keimzahlbestimmung eher zu niedrige Werte ergibt, könnte die Leistung der heterotrophen Ammonium-Oxydation noch höher sein. Da in der Regel jedoch sehr viel geringere Nitritkonzentrationen im See gefunden werden, wird auch eine stark verminderte Nitrifikationsfähigkeit der heterotrophen Bakterien im See gegenüber ihren Leistungen im Laborversuch ihre Bedeutung für die N-Oxydation im See nicht mindern. Damit ist gezeigt, daß auch andere als die chemolithotrophen Bakterien im oxydativen Teil des Stickstoffkreislaufs des Sees eine Rolle spielen können und in vorliegendem Falle deren Bedeutung bei weitem übertreffen.

Auch CAVARI (1977) kam bei Untersuchung der Nitrifikation im Lake Kinneret zu dem Schluß, daß "nitrifying bacteria are poor planktic organisms" und daß vom Sediment aus während der Vollzirkulation eine Besiedlung des Pelagials stattfindet. Das klassische, aus der Bodenmikrobiologie bekannte Bild der Nitrifikation ist also für das limnische Ökosystem nur bedingt gültig.

II. Messung heterotropher Aktivitäten im Kohlenstoffkreislauf

Messungen der heterotrophen Raten erfolgen auf zwei Weisen, durch chemische Analyse der Endprodukte und direkte Messungen. Zu den direkten Messungen gehören die Atmungsmessung, CO_2-Fixierung, CO_2-Entwicklung und Aufnahme-Kinetik.

Das letztgenannte Verfahren ist besonders verbreitet. Ein wesentliches Ergebnis ist, daß die Aufnahmeraten für markierte organische Verbindungen gut mit dem Trophiegrad der untersuchten Gewässer korreliert sind (HOBBIE u. RUBLEE 1977). Das wahre Problem solcher

Untersuchungen liegt jedoch in der Wahl des Substrats: Wegen der Komplexität der natürlichen Substrate und der komplexen Stoffwechselprozesse ist es kaum möglich, ein repräsentatives Substrat zu finden, das die gesamte *heterotrophe* Aktivität erfaßt. Bei Verwendung von ^{14}C-Glucose fanden wir die folgenden Beziehungen zwischen Primärproduktion, Abbau und Aufnahmekinetik:

Ein Vergleich der Primärproduktion mit der heterotrophen Glucoseaufnahme im Plußsee zeigte, daß die mit Glucose gemessene heterotrophe Aktivität viel zu niedrig ist, um die durch die Primärproduktion erzeugte organische Substanz umzusetzen (nur 6.8%). Dabei zeigten Messungen von OHLE (1962, 1976), daß tatsächlich fast die gesamte Produktion (87.2%) im Epilimnion wieder abgebaut wird. Mit der Glucosekinetik wird also nur ein kleiner Teil der tatsächlichen Umsetzungen erfaßt. Ähnliche Verhältnisse fanden wir auch bei anderen Seen:

	jährliche Produktion gC · 10^4	aus der Glucosekinetik berechnete Umsatzrate	%
Kellersee	140.000	6.906	4.9
Gr. Plöner See	608.399	14.417	2.4
Schöhsee	8.610	146	1.7

Auch hier zeigt sich, daß nur ein Teil der tatsächlichen Aktivitäten mit Glucose erfaßt wird. Alle diese Prozesse sind sehr komplex und weit davon entfernt, sich einfach quantifizieren zu lassen, wie es z.B. bei Strahlungsbilanzen, Wasserhaushalt, Nährstoffzyklen u.a. möglich ist.

Durch experimentelle Untersuchungen auf der Organisationsebene der Mikroorganismen kommen wir häufig zu qualitativ neuen Erkenntnissen mit sehr viel detailliertem Aufschluß zur Ökosystemfunktion, die über chemische Analysen der Endprodukte, Bilanzierungen, Computersimulationen etc. deutlich hinausführen und wieder Ansätze zu neuen (vielleicht besseren) Modellvorstellungen ergeben. Diese *Doppelstrategie,* Wechsel der Ebenen vom Ökosystem zur Einzelzelle mit Schwerpunkt heterotropher, mikrobieller Stoffwechsel ist unser derzeitiges Anliegen. Holistische und reduktionistische Ansätze sind keine Gegensätze, sondern notwendige, wechselseitige Ergänzungen.

Literatur

CAVARI B.Z., 1977: Nitrification potential and factors governing the rate of nitrification in Lake Kinneret. Oikos 28: 285-290.

EINSELE W., 1936: Über die Beziehungen des Eisenkreislaufs zum Phosphatkreislauf im eutrophen See. Arch. Hydrobiol. 29: 664-686.

ENGEL H., 1958: Nitrifikation. Handb. Pflanzenphysiol. 8: 1108-1122.

FOREL F., 1892: Léman, Monographie limnologique. Vol. 1. Lausanne (Rouge).

GODE P., OVERBECK J., 1972: Untersuchungen zur heterotrophen Nitrifikation im See. Z. allg. Mikrobiol. 12: 567-574.

HOBBIE J.E., RUBLEE P., 1977: Radioisotope studies of heterotrophic bacteria ecosystems. In: (Ed. J. Cairns jun.) The structure and function of freshwater microbial communities. Res. Div. Monograph.

LINDEMANN R.L., 1942: The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23: 399-418.

ODUM H., 1957: Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. Ecol. Monogr. 27: 55-112.

OHLE W., 1962: Der Stoffhaushalt der Seen als Grundlage einer allgemeinen Stoffwechseldynamik der Gewässer. Kieler Meeresforsch. 18: 107-120.

- 1976:General consideration on environmental problems of lakes. Proc. Int. Congr. Human Environment (Kyoto 1975): 1-8.

STEEMANN-NIELSEN E., 1952: The use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. J. Cons. Int. Explor. Mer. 18: 117-140.

TANSLEY A.G., 1935: The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16: 284-307.

THIENEMANN A., 1925: Die Binnengewässer Mitteleuropas, eine limnologische Einführung. Die Binnengewässer Bd. 1. Stuttgart (Schweizerbart).

Vetter H., 1937: Limnologische Untersuchungen über das Phytoplankton und seine Beziehungen zur Ernährung des Zooplanktons im Schleinsee bei Langenargen am Bodensee. Int. Revue ges. Hydrobiol. 34: 499-561.

WOLTERECK R., 1928: Über die Spezifität des Lebensraumes, der Nahrung und der Körperformen bei pelagischen Cladoceren und über "Ökologische Gestalt-Systeme". Biol. Zbl. 48: 521-551.

Adresse

Prof. Dr. Jürgen Overbeck
Max-Planck-Institut für Limnologie
Abteilung Allgemeine Limnologie
August-Thienemann-Str. 2

D-2320 Plön

ZOBODAT - 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): Overbeck Jürgen

Artikel/Article: Zur Geschichte und Methodik der limnischen Ökosystemforschung 145-147