

Totes Zooplankton fördert den mikrobiellen Abbau terrestrischer organischer Substanz

Darshan Neubauer (Stechlin und Potsdam), Olesya Kolmakova (Krasnojarsk/Russland), Jason Woodhouse (Stechlin), Robert Taube (Stechlin und Potsdam), Kai Mangelsdorf (Potsdam), Michail Gladyshev (Krasnojarsk/Russland), Katrin Premke (Berlin) und Hans-Peter Grossart (Stechlin und Potsdam)

Zusammenfassung

Der Kohlenstoffumsatz in Binnengewässern wird sowohl von den biochemischen Eigenschaften des organischen Materials (OM), als auch von der mikrobiellen Gemeinschaft, die dieses Material zersetzt und verwertet, gesteuert. Interaktive Effekte oder Priming beschreiben einen Mechanismus, bei dem der Umsatz von schwer abbaubaren organischen Komponenten durch die Zugabe von leicht zugänglichem OM für die mikrobielle Gemeinschaft verstärkt wird. Während das Konzept der interaktiven Effekte in der Bodenkunde bereits etabliert ist, ist dessen Anwendbarkeit zur Erklärung des Kohlenstoffumsatzes in aquatischen Ökosystemen noch umstritten. Es wird die Hypothesen geprüft, dass Zooplankton-Kadaver eine leicht zugängliche Nährstoffquelle für die mikrobielle Gemeinschaft sind und daher den mikrobiellen Abbau von biochemisch beständigem Blattmaterial fördern. Durch die Kombination verschiedenster Methoden konnten Biomasse, taxonomische Zusammensetzung und Stoffwechselaktivität miteinander verknüpft werden, um mechanistische Erkenntnisse über mikrobielle Interaktionen und interaktive Effekte zu gewinnen. Mittels ^{13}C -basierter Methoden konnte gezeigt werden, dass das Auftreten von Zooplankton-Kadavern den Umsatz von Lignozellulose in aquatischen Ökosystemen anregen kann und dass das Ausmaß dieses verstärkten Umsatzes auch von der Zusammensetzung der heterotrophen mikrobiellen Gemeinschaft abhängt.

Schlagwörter: mikrobielle Ökologie, organische Substanz, Kohlenstoff, interaktive Effekte, Chemodiversität, mikrobielle Komplexität, Zooplanktonabbau, aquatische Pilze, PLFA, stabile Isotope

DOI: 10.3243/kwe2022.04.003

Abstract

Zooplankton carcasses stimulate microbial degradation of terrestrial organic matter

Carbon turnover in aquatic environments is dependent on biochemical properties of organic matter (OM) and its degradability by the surrounding microbial community. Non-additive interactive effects represent a mechanism where the degradation of biochemically persistent OM is stimulated by the provision of bioavailable OM to the degrading microbial community. Whilst this is well established in terrestrial systems, whether it occurs in aquatic ecosystems remains subject to debate. The authors of this study hypothesized that zooplankton carcasses are a predominantly bioavailable source of OM for the microbial community and that they can stimulate the degradation of biochemically persistent leaf material. A multi-methodological approach allowed to link microbial biomass, taxonomic composition and metabolic activity to gain a mechanistic understanding of microbial interactions and interactive effects. ^{13}C stable-isotope analyses revealed that zooplankton carcasses have the potential to stimulate the turnover of lignocellulosic compounds in aquatic ecosystems and the extent of this effect is also influenced by the composition of the heterotrophic microbial community.

Key Words: microbial ecology, organic matter, carbon, interactive effects, chemodiversity, microbial complexity, zooplankton degradation, aquatic fungi, PLFA, stable isotopes

Einleitung

Binnengewässer sind saisonal dynamische Ökosysteme, die eine Schlüsselrolle in biogeochemischen Kreisläufen spielen. Auch wenn Seen nur einen kleinen Teil der globalen Kohlenstoffbilanz ausmachen [1, 2], so sind sie aktive Ökosysteme, die beträchtliche Mengen an Kohlenstoff (C) transportieren, umwandeln, speichern oder wieder freisetzen und somit einen erheblichen Einfluss auf den globalen C-Kreislauf haben [3]. Die Identifizierung von Wechselwirkungen und Prozessen, die sich auf aquatische C-Flüsse auswirken, ist daher ein wichtiger

Schritt hin zu einem besseren Verständnis des globalen C-Kreislaufs [4]. Der C-Pool aquatischer Lebensräume setzt sich aus autochthonem organischem Material (OM), wie Algen, Zooplankton und Makrophyten, und allochthonem (terrestrischem) OM, z. B. Laub, zusammen. Autochthoner organischer C besteht überwiegend aus Verbindungen mit niedrigem Molekulargewicht, wie einfachen Kohlenhydraten oder Aminosäuren [5], und ist daher im Allgemeinen für Mikroorganismen leicht zugänglich (engl. *bioavailable*) [6]. Im Gegensatz dazu

enthält allochthones organisches Material (z. B. Laub) einen großen Anteil an unlöslichen, komplexen Kohlenhydraten wie Lignin oder Zellulose [7], die für die mikrobielle Verwertung anspruchsvolle Enzyme erfordern und daher nicht so leicht zugänglich für Mikroorganismen sind [8, 9].

Der Umsatz von OM im Wasser wird hauptsächlich von heterotrophen Mikroorganismen gesteuert, die C und Nährstoffe aus verschiedenen Quellen nutzen, um ihren Energie- und Wachstumsbedarf zu decken [10–12]. Die Geschwindigkeit des mikrobiellen Umsatzes hängt von der Menge und den biochemischen Eigenschaften des OM ab [13–15]. Saisonal bedingt variiert die in-situ Produktion oder der Eintrag von OM in Gewässer je nach Jahreszeit sehr stark und beeinflusst somit die mikrobielle Aktivität maßgeblich [16]. Während im Frühjahr und im Sommer Phytoplanktonblüten und Zooplanktonabfolgen eine für Mikroorganismen leicht zugängliche C- und Nährstoffquelle bilden, stellt der Eintrag von Laub im Herbst ein überwiegend schwer abbaubares Substrat dar. Diese Tatsache führt dazu, dass sich die unlöslichen Fraktionen von Laub, die hauptsächlich aus Lignozellulose-Derivaten bestehen, in Gewässern ansammeln und einen großen Pool an schwer abbaubarem OM bildet [5].

In diesem Zusammenhang wurde das Konzept des „Primings“ oder der „interaktiven Effekten“ intensiv diskutiert. Diese beschreiben einen verstärkten Umsatz von schwer abbaubaren C-Quellen durch die Zugabe von leicht zugänglichem OM. Während das Konzept der interaktiven Effekte in der Bodenkunde bereits etabliert ist [17], wird dessen Anwendbarkeit zur Erklärung des C-Umsatzes in aquatischen Ökosystemen noch kontrovers diskutiert [18–21]. Die Ergebnisse von zwei Meta-Analysen ließen darauf schließen, dass interaktive Effekte die Nettoabbauraten von OM in Binnengewässern nicht signifikant erhöhen [18, 20]. Die Autoren weisen allerdings auf die Notwendigkeit hin, die mikrobielle Vielfalt, die Bandbreite an unterschiedlichen organischen Verbindungen und die Stöchiometrie zu berücksichtigen [18, 20]. Obwohl zahlreiche Studien interaktive Effekte im terrestrisch-aquatischen Bereich nachgewiesen haben [22–25], besteht wenig Konsens über die Rolle interaktiver Effekte auf den C-Umsatz. Das ist möglicherweise auf ein fehlendes mechanistisches Verständnis zurückzuführen. Daher kann nicht vorhergesagt werden, wo und wann interaktive Effekte zu erwarten sind [19].

Zooplankton-Nekromasse ist eine reichlich vorhandene, aber wenig untersuchte Quelle an organischer Substanz [26]. Der Großteil der Zooplanktonkörper setzt sich aus Proteinen, Lipiden und Kohlenhydraten zusammen und stellt somit eine weitgehend nährstoffreiche und leicht abbaubare Quelle an organischer Substanz dar [27, 28]. Die Autor*innen stellten die Hypothesen auf, dass Zooplankton-Kadaver eine leicht zugängliche C- und Nährstoffquelle für die mikrobielle Gemeinschaft sind und das Potenzial haben, durch interaktive Effekte den mikrobiellen Abbau von terrestrisch abgeleiteter Lignozellulose zu fördern. Darüber hinaus schlugen die Autor*innen vor, dass das Ausmaß dieser Effekte vom Verhältnis von Zooplankton-Kadavern zu Lignozellulose beeinflusst wird und von der Komplexität der mikrobiellen Gemeinschaft abhängt.

Methoden

Experimenteller Aufbau

Um die oben genannten Prozesse und mikrobiellen Interaktionen zu untersuchen, wurden Inkubationen mit *Daphnia magna* Kadavern und aus Maisblättern gewonnene Lignozellulose in unterschiedlichen Konzentrationen angesetzt (Tabelle 1). Die Inkubationen wurden entweder mit einer natürlichen und komplexen mikrobiellen Gemeinschaft versetzt, welche Bakterien, Pilze und Protozoen beinhaltet, oder nur mit einer vereinfachten, rein bakteriellen Gemeinschaft. Die für das Inokulum verwendeten mikrobiellen Gemeinschaften stammten aus dem nordöstlichen Becken der Großen Fuchskuhle (53°06'N 12°59'E). Dieser Huminstoffhaltige See erhält große Mengen an terrestrisch-organischer Substanz und besitzt somit eine mikrobielle Gemeinschaft, die an schwer abbaubares, terrestrisches OM angepasst ist [29]. Die Inkubationen erfolgten in rotierenden Glasflaschen (1L) im Dunkeln bei Temperaturen zwischen 16–18 °C.

Um die mikrobielle Aktivität zu verfolgen, wurden der Sauerstoffgehalt und die CO₂ Konzentration täglich gemessen. Diese Messungen dienen als Kriterien, um zu ermitteln, zu welchem Zeitpunkt interaktive Effekte am deutlichsten sind und um das Experiment zu diesem Zeitpunkt zu beenden. Die Inkubationen wurden nach elf Tagen beendet und Proben für Isotopen-, Phospholipid- und DNA-Analysen genommen.

Inkubation	b-DL1:1	DL1:1	DL1:3	DL1:5	Daphnia	Lignozell.	Blank
Inokulum	nur Bakterien ($<0.8 \mu\text{m}$)	komplexe mikrobielle Gemeinschaft ($<50 \mu\text{m}$)					
Verhältnis Daphnien:Lignozell.	1:1	1:1	1:3	1:5	Kontrollen		
Daphnien (mg l^{-1})	3	3	1.5	1	3	–	–
¹³ C-markierte Blätter (mg l^{-1})	3	3	4.5	5	–	3	–

Tabelle 1: Übersicht der verschiedenen Inkubationen. Replikate: 4 und eine zusätzliche Monitoring-Flasche für tägliche Gas-Messungen (O₂, CO₂). Blank: Wasser mit komplexer mikrobieller Gemeinschaft, aber ohne Zugabe von Daphnien oder Blättern; Daphnia: nur Daphnien; D:L: Daphnien und Blätter (mit Angabe des Verhältnisses) inkubiert mit einer komplexen mikrobiellen Gemeinschaft; Lignozellulose: von Maisblättern stammende Lignozellulose; b-DL1:1: Daphnien und Lignozellulose mit einer reinen Bakterien-Gemeinschaft.

¹³C-Mixing-Modell

Um den Abbau beider C-Quellen (Daphnien und Blätter) separat nachverfolgen zu können, wurden die Signaturen des stabilen Isotops ¹³C als Marker genutzt. Während sich die Daphnien im Bereich der natürlichen ¹³C-Konzentrationen bewegten (ca. 1,1 Atom-% ¹³C) waren die Maisblätter stark mit ¹³C angereichert (ca. 10 Atom-% ¹³C). Durch diese unterschiedlichen ¹³C-Signaturen des Ausgangsmaterials war es möglich, über den ¹³C-Gehalt des veratmeten CO₂ rückzuschließen, welcher C-Anteil von den Daphnien bzw. Blättern stammte. Dazu wurde das isotopische *two-source mixing modell* nach Cheng [30] angewendet. Diese Methode ermöglichte es, die metabolischen Aktivitäten genauer aufzuschlüsseln und zwischen dem mikrobiellen Abbau von Daphnien und Blättern zu differenzieren.

Analyse der Phospholipide (PLFA)

Phospholipide (PLFA) kommen in den Zellmembranen aller lebenden Organismen vor. Da sie beim Zelltod schnell abgebaut werden, dienen sie als Indikatoren für lebende Biomasse [31]. Darüber hinaus ermöglichen PLFAs eine grobe taxonomische Unterscheidung von Organismengruppen, wie z. B. von Prokaryoten und Eukaryoten [32]. Die Isotopenanalyse von PLFAs ermöglicht es auch, die Assimilation von Substraten mit unterschiedlichem ¹³C-Gehalt in der Biomasse verschiedener mikrobieller Gruppen verfolgen zu können. Die Verknüpfung von PLFA mit ¹³C-Analysen offenbart somit die C-Quellen, die von den verschiedenen Organismen (z. B. eukaryotisch vs. prokaryotisch) zum Aufbau von Biomasse genutzt werden.

Zusammensetzung und Analyse der mikrobiellen Gemeinschaft

Um die mikrobielle Gemeinschaft mit hoher taxonomischer Auflösung charakterisieren zu können, wurden Proben zur DNA-Extraktion genommen, welche mittels PCR amplifiziert und anschließend sequenziert wurden. Die bakterielle Gemeinschaft wurde durch die Amplifikation des 16S rRNA-Gens mit den Primern 341F-785R [33] ermittelt. Für die Analyse der Pilzgemeinschaft wurden die Primer ITS4ngs und LF402 verwendet [34].

Das Ziel der Autor*innen war es, nicht nur die Zusammensetzung der mikrobiellen Gemeinschaft zu beschreiben, sondern insbesondere die Rolle einzelner taxonomischer Gruppen für den Abbau von Daphnien und Blättern zu erfassen. Dazu wurde ein neuer Ansatz genutzt und das R-Paket WGCNA (ver. 1.68) für eine Korrelationsnetzwerkanalyse [35] angewendet, um die Auswirkungen externer Variablen auf das Vorhandensein verschiedener taxonomischer Gruppen zu untersuchen. Grob zusammengefasst wurden die taxonomischen Einheiten (OTUs) des gesamten Datensatzes hierarchisch geclustert. Dann wurden externe Variablen (wie CO₂-Konzentrationen, ¹³C-Signatur, Vorhandensein/Abwesenheit von Blättern oder Daphnien) genutzt und diese für eine Netzwerkkonstruktion und Modulerkennung mit den Proben in Beziehung gesetzt. Als Produkt ergaben sich verschiedene Module, welche aus bestimmten taxonomischen Einheiten bestanden, und Korrelationswerte dieser Module mit den externen Variablen. Somit konnten (1) Module erkannt werden, die von besonderer Bedeutung erschienen, und (2) die taxonomischen Einheiten dieser Module extrahiert werden, d. h. die Organismen, die in die-

sem Modul enthalten waren. Dadurch konnten die Autor*innen, selbst wenn mehrere taxonomische Gruppen (beispielsweise A und B) in der gleichen Probe vorhanden waren, nachweisen, dass eine taxonomische Gruppe (A) mehr am Abbau der Daphnien beteiligt war, und eine andere Gruppe von Organismen (B) wiederum mehr am Abbau der Blätter.

Ergebnisse

Während der elftägigen Inkubationen nahm die mikrobielle Respiration, ausgedrückt entweder als O₂-Verbrauch oder als CO₂-Produktion, mit zunehmenden Daphnien-Kadavern zu. Die höchsten Respirationsraten wurden in der komplexen mikrobiellen Gemeinschaft DL1:1 gemessen, gefolgt von den Inkubationen DL1:3 und DL1:5 (Abbildung 1). Die CO₂ und O₂-Konzentrationen in den Lignozellulose-Kontrollen unterschieden sich nicht signifikant von den Blindwerten oder den Ausgangswerten. In der Daphnien-Kontrolle (D) und der bakteriellen Inkubation (b-DL1:1) stieg die Respiration bis zum vierten Tag an, stagnierte aber danach bis zum Ende der Inkubation (Abbildung 1 a,b)

Die nicht-additive (interaktive) Respiration entspricht der CO₂-Produktion, wenn Daphnien und Lignozellulose gemischt wurden. Diese war in der Inkubation DL1:1 um 98 % höher als die additive Respiration, d. h. die Summe des in Daphnien- und in Lignozellulose-Kontrollen getrennt produzierten CO₂. (Abbildung 2a). Somit sorgten interaktive Effekte für einen fast verdoppelten C-Umsatz. Die interaktiven Effekte für DL1:3 betrug 131 % und für DL1:5 178 %. Bei der bakteriellen Inku-

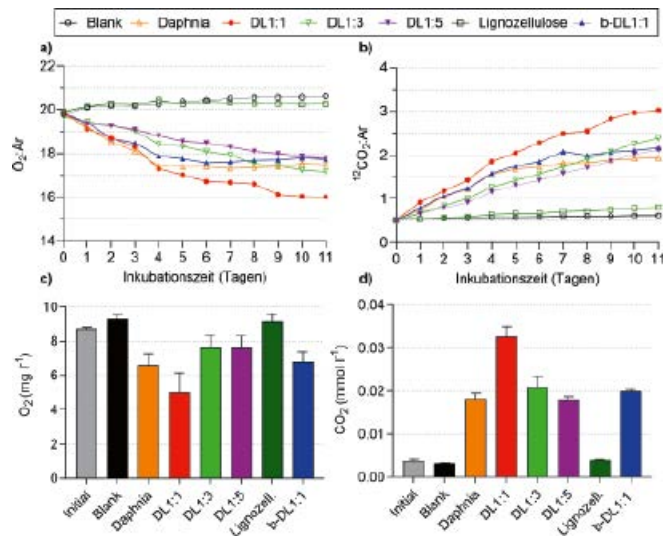


Abb. 1: Mikrobielle Aktivität in den verschiedenen Inkubationen. Die O₂ (a) und CO₂ (b) Kurven stellen keine absoluten Konzentrationen dar, sondern sind als relative Werte ausgedrückt (als Verhältnis zu Argon). Konzentrationen von O₂ (c) und CO₂ (d), gemessen zu Beginn (Initial) und am Ende der Inkubationszeit. **Blank:** Wasser mit komplexer mikrobieller Gemeinschaft, aber ohne Zugabe von Daphnien oder Lignozellulose; **Daphnia:** nur Daphnien; **D:L:** Daphnien und Lignozellulose (mit Angabe des Verhältnisses) inkubiert mit einer komplexen mikrobiellen Gemeinschaft; **Lignozellulose:** von Maisblättern stammende Lignozellulose (ohne Daphnien); **b-DL1:1:** Daphnien und Lignozellulose mit einer reinen Bakterien-Gemeinschaft.

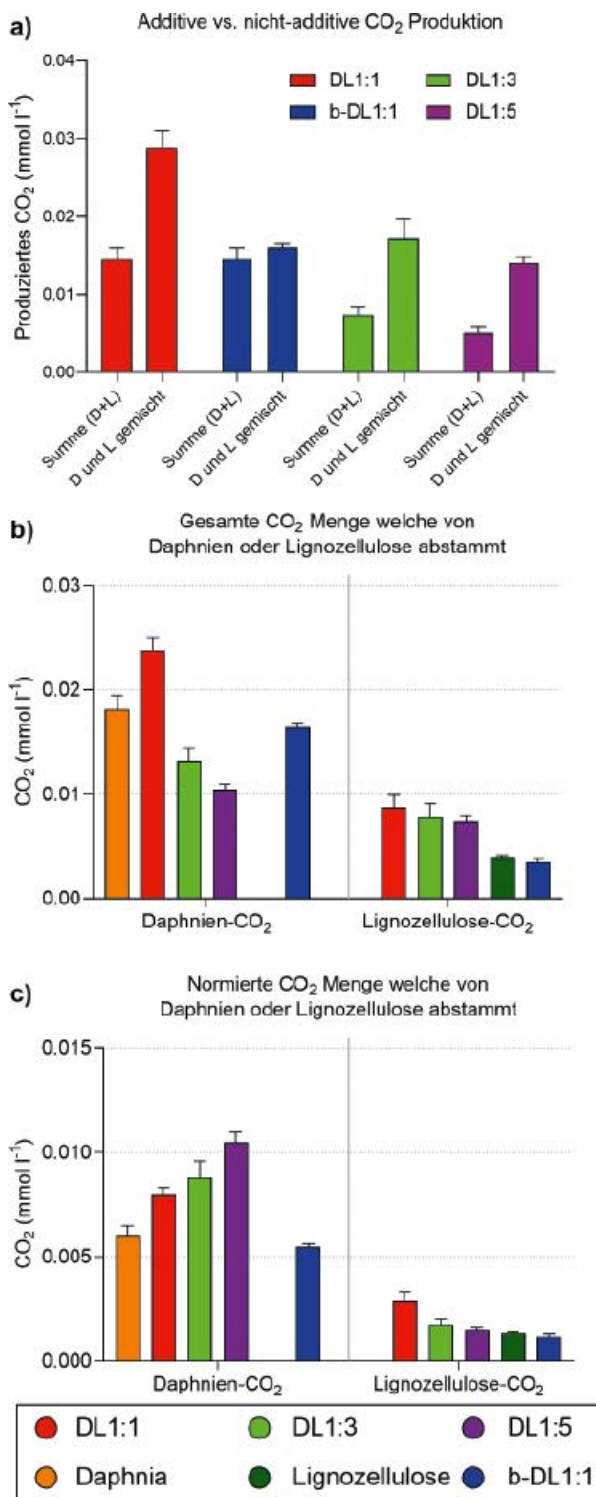


Abb. 2: (a) Nicht-additive interaktive Effekte, gemessen als CO₂-Produktion in Inkubationen mit gemischten Daphnien und Lignozellulose im Vergleich zur Summe des CO₂, das produziert wurde, wenn Daphnien und Blätter isoliert waren. (b) CO₂-Konzentrationen welche aus den verschiedenen Kohlenstoffquellen stammten, berechnet mit dem two source mixing-Modell und (c) normiert für die Menge an Daphnien und/oder Lignozellulose in jeder Inkubation. **D:L**: Daphnien und Lignozellulose (mit Angabe des Verhältnisses) inkubiert mit einer komplexen mikrobiellen Gemeinschaft; **Lignozellulose**: von Maisblättern stammende Lignozellulose (ohne Daphnien); **b-DL1:1**: Daphnien und Lignozellulose mit einer reinen Bakterien-Gemeinschaft.

bation (b-DL1:1) machte der nicht-additive Effekt jedoch lediglich 10 % der CO₂-Produktion aus. In den Inkubationen war die CO₂-Freisetzung beim Abbau von Daphnien immer signifikant höher als beim Abbau von Blättern (Abbildung 2b). Die Produktionsraten von CO₂ in den Inkubationen mit einer komplexen Gemeinschaft (DL1:1) war sowohl für Daphnien als auch für Lignozellulose signifikant höher als mit einer ausschließlich bakteriellen Gemeinschaft (b-DL1:1) (Abbildung 2b,c). Die höchste Veratmung von Lignozellulose, normiert auf die Menge zugesetzter Blätter, wurde in den Inkubationen mit einem hohen Anteil an Daphnien-Biomasse (DL1:1) gemessen.

Auf der Grundlage der Korrelationsnetzwerk-Analyse der bakteriellen Gensequenzen wurden Module untersucht, die positiv mit den Variablen „von Daphnien stammendes CO₂“ oder „von Lignozellulose stammendes CO₂“ korrelierten. Es wurden folgende drei Module identifiziert, die am besten die bakteriellen Gemeinschaften widerspiegelten, die mit dem Abbau von Daphnien und/oder Lignozellulose in Zusammenhang standen (Abbildung 3). (1) Gammaproteobakterien und Bacteroidetes erwiesen sich als spezialisierte Verwerter der Daphnien-Kadaver (grünes Modul), (2) Alphaproteobakterien spielten beim Abbau von Lignozellulose eine besondere Rolle (braunes Modul) und (3) Verrucomicrobia, Bacteroidetes, Alphaproteobakterien und Planctomycetes, waren sowohl am Abbau von Daphnien als auch von Lignozellulose beteiligt. Obwohl manche taxonomische Klassen in mehreren Modulen vorkamen (Bsp. Alphaproteobakterien), handelte es sich um verschiedene Bakterienstämme (taxonomische Familien) in den jeweiligen Modulen (Bsp. Alphaproteobakterien: *Caulobacteraceae* im braunen Modul, *Rhodobacteraceae* im blauen Modul).

Diskussion

Die chemische Vielfalt und die Komplexität der mikrobiellen Gemeinschaften sind Schlüsselkomponenten beim Abbau organischer Substanz. Die Autor*innen konnten zeigen, dass das Auftreten von Zooplankton-Kadavern die Zersetzung von Laub in aquatischen Ökosystemen anregen kann. Darüber hinaus scheint das Ausmaß dieses verstärkten Umsatzes auch von der Zusammensetzung der heterotrophen mikrobiellen Gemeinschaft abzuhängen, d. h. ob nur Bakterien oder Bakterien und eukaryotische Mikroorganismen vorhanden sind.

Wechselwirkungen zwischen organischer Substanz und mikrobieller Aktivität

Die hohen Respirationsraten in den Inkubationen mit Daphnien und der sehr effiziente mikrobielle Abbau der Daphnien untermauerten die früheren Erkenntnisse, dass Daphnien-Kadaver eine leicht zugängliche C- und Nährstoffquelle darstellen [36], die von der mikrobiellen Gemeinschaft leicht abgebaut und umgesetzt werden kann. Dies spiegelte sich in den Kurven der mikrobiellen Respiration wider, welche darauf hindeuteten, dass die mikrobiellen Gemeinschaften zunächst hauptsächlich OM von Daphnien nutzten, bevor sie die Deckung ihres Energiebedarfs sukzessive auf die Verwertung des schwerer abbaubaren Blattmaterials verlagerten.

Interessanterweise konnte in der rein bakteriellen Gemeinschaft (b-DL1:1), welche auch mit Lignozellulose versetzt war, eine ähnliche Respirationkurve wie bei den Daphnien-Kontrollen ohne Blätter beobachtet werden. Dieser Befund deutet da-

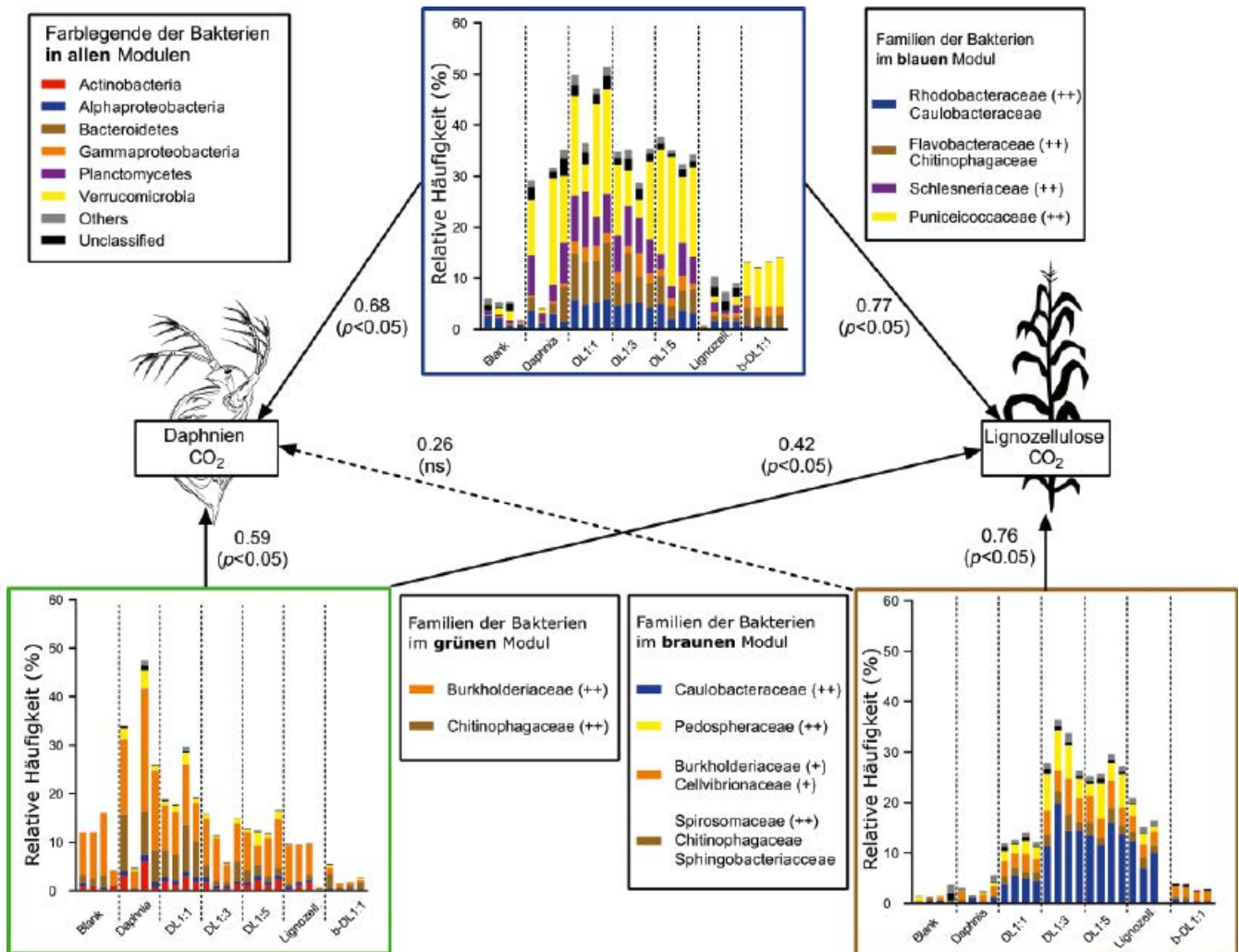


Abb. 3: Relative Häufigkeiten von Bakterientaxa innerhalb von drei ausgewählten Modulen, die positiv mit den externen Variablen „von Daphnien stammendes CO₂“ und/oder „von Lignozellulose stammendes CO₂“ korrelierten. Pfeile zeigen die Korrelationen zwischen einem Modul und den Variablen; durchgehende Linien entsprechen statistisch signifikanten Korrelationen, gestrichelte Linien nicht-signifikanten. **Daphnia**: nur Daphnien; **D:L**: Daphnien und Lignozellulose inkubiert mit einer komplexen mikrobiellen Gemeinschaft; **Lignozellulose**: von Maisblättern stammende Lignozellulose (ohne Daphnien); **b-DL1:1**: Daphnien und Lignozellulose mit einer reinen Bakterien-Gemeinschaft.

rauf hin, dass die weniger komplexe (bakterielle) Gemeinschaft nicht so effizient in der Verwertung von Blättern war. Obwohl C aus den Lignozellulose-Verbindungen verfügbar gewesen wäre, reichte dieses jedoch nicht aus um die mikrobielle Aktivität aufrechtzuerhalten.

Wechselwirkungen zwischen Eukaryoten und Bakterien beim Abbau organischer Substanz

Das Entfernen von eukaryotischen Mikroorganismen, vor allem von Pilzen und Protozoen, hatte vielfältige Auswirkungen auf die Struktur der bakteriellen Gemeinschaft und auf die Verwertung der organischen Substanz. Diese Unterschiede äußerten sich in den Respirations- und Umsatzraten, in der bakteriellen Biomasse und in der Vielfalt der mikrobiellen Gemeinschaft. Trotz einer viel höheren Bakteriendichte in der rein bakteriellen Inkubation (b-DL1:1) war die komplexe mikrobielle Gemeinschaft viel aktiver in der Verwertung der organischen Substanz. Während in den Inkubationen mit Eukaryoten die Zuga-

be von Daphnien-Kadavern und Lignozellulose für eine höhere Diversität der gesamten mikrobiellen Gemeinschaft sorgte, war die bakterielle Gemeinschaft in Abwesenheit von Eukaryoten einfältig und wurde von „copiotrophen“ Gammaproteobakterien und Bacteroidetes dominiert. Diese Unterschiede zeigen, dass eukaryotische Mikroorganismen die Zusammensetzung der bakteriellen Gemeinschaft prägen und eine vielfältigere mikrobielle Gemeinschaftsstruktur fördern.

Die höhere mikrobielle Diversität könnte auf die Anwesenheit von Bakterien-Prädatoren (Protozoa) zurückzuführen sein, die das Wachstum von Bakteriengemeinschaften durch Räuber-Beute-Interaktionen kontrollieren und einzelne Bakterienstämme daran hindern, die Gemeinschaft zu dominieren [37]. Dies könnte die hohe bakterielle Biomasse und die Dominanz durch Gammaproteobakterien und Bacteroidetes in der reinen Bakterieninkubation erklären. Folglich könnte das Fehlen von Fraßdruck auf die Bakterien zu einer abundanten Bakteriengemeinschaft geführt haben, die jedoch in ihrer funktionellen Vielfalt eingeschränkt war und daher nicht auf das weniger zu-

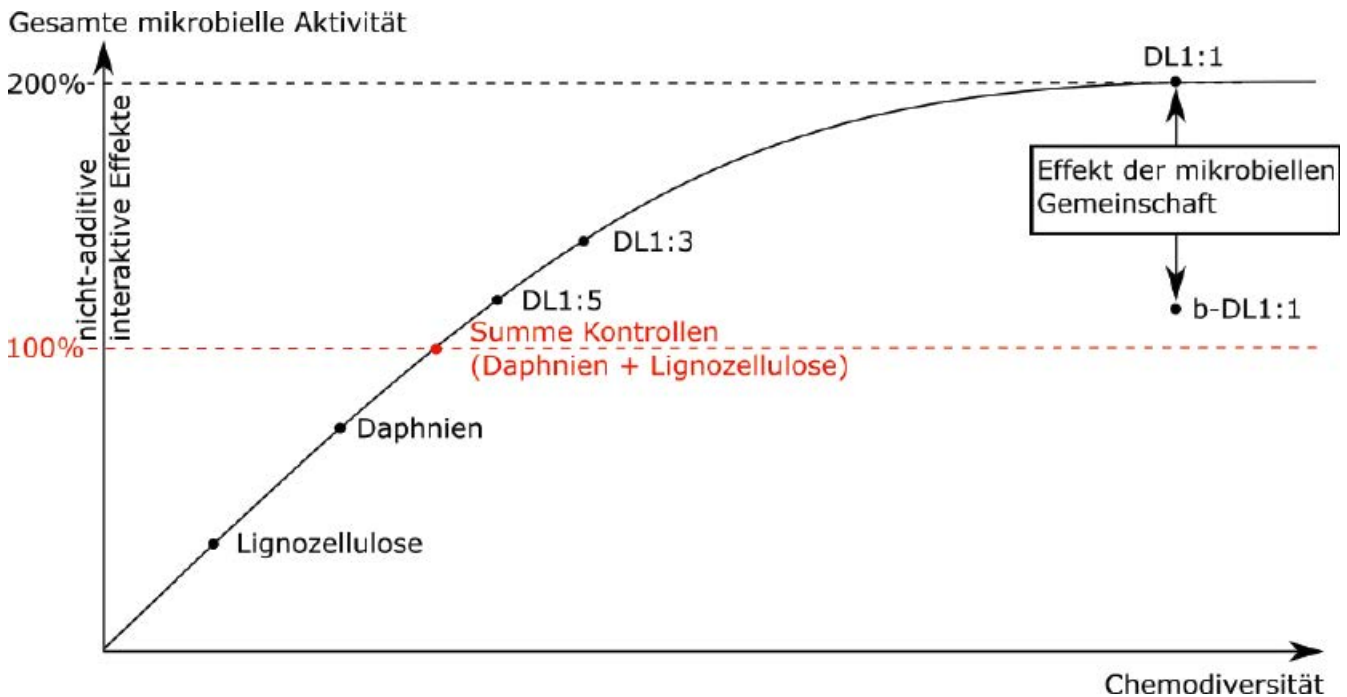


Abb. 4: Gesamte mikrobielle Aktivität und nicht-additive interaktive Effekte als Funktion der Chemodiversität. Nicht-additive interaktive Effekte beginnen oberhalb der roten Linie, die die Summe der mikrobiellen Aktivität (d. h. die CO_2 -Produktion) entspricht, wenn beide Kohlenstoffquellen getrennt betrachtet werden. Im Bereich der nicht-additiven interaktiven Effekte ist der Anstieg der mikrobiellen Aktivität nicht linear und erreicht einen stabilen Zustand, wenn die Chemodiversität hoch ist. Die mikrobielle Gemeinschaft beeinflusst die Steigung und den Höchstwert der Kurve. **Daphnien**: nur Daphnien; **D:L**: Daphnien und Blätter (mit Angabe des Verhältnisses) inkubiert mit einer komplexen mikrobiellen Gemeinschaft; **Lignozellulose**: von Maisblättern stammende Lignozellulose (ohne Daphnien); **b-DL1:1**: Daphnien und Lignozellulose mit einer reinen Bakterien-Gemeinschaft.

gängliche C der Lignozellulose zugreifen konnte und infolgedessen ihr Wachstum nicht mehr aufrecht erhalten konnte [38, 39].

Anzeige

Unser Expertentipp



Arbeitsblatt
DWA-A 920-1

Bodenfunktionsansprache – Teil 1: Ableitung von Kennwerten des Bodenwasserhaushalts
Dezember 2016
67 Seiten, A4
80,50 €/64,40 €*
* für fördernde DWA-Mitglieder
** für DWA-Mitglieder



Arbeitsblatt
DWA-A 920-2

Teil 2: Filter und Puffer für organische Chemikalien
Dezember 2017
56 Seiten, A4
80,00 €/64,00 €*
* für fördernde DWA-Mitglieder
** für DWA-Mitglieder



DWA-Themen
T2/2020

Erfolgsbewertung von Maßnahmen zur Erreichung eines guten Gewässerzustands
Juli 2020
33 Seiten, A4
55,50 €/44,40 €*
* für fördernde DWA-Mitglieder
** für DWA-Mitglieder

Während Bakterien aufgrund eines schnelleren Stoffwechsels Pilze beim Verbrauch leicht zugänglicher Verbindungen übertreffen können [13, 40], sind ihre Fähigkeiten, komplexe Lignozellulose-Verbindungen abzubauen, stärker eingeschränkt [41]. Daher ist es wahrscheinlich, dass die Energie- und Nährstoffversorgung der Bakterien begrenzt wird, sobald die meisten bioverfügbaren Ressourcen aufgebraucht wurden. Pilze spielen eine entscheidende Rolle beim Abbau von terrestrischem OM [14, 42], da sie extrazelluläre Enzyme oder Sauerstoffradikale freisetzen können, die komplexe molekulare Strukturen wie Lignozellulose abbauen oder verändern [43, 44]. Aber auch manche Bakterien, wie *Caulobacteraceae*, welche im blauen Modul am Abbau von Lignozellulose beteiligt waren, können Lignozellulose-Verbindungen enzymatisch abbauen [45]. Bei der chemischen Umwandlung komplexer Moleküle durch Pilze oder Bakterien entstehen Abbauprodukte, welche wiederum für mehr Bakterien und Mikroorganismen zugänglich werden. Auch wenn Pilze zu den Schlüsselorganismen für den Abbau von terrestrischem Material zählen, könnten Bakterien und weitere Mikroorganismen beim Umsatz dieser Abbauprodukte ebenso wichtig sein [41].

Interaktive Effekte durch Daphnien-Kadavern und Blätter

Die Kombination von Daphnien-Kadavern und Blättern führte zu einer erhöhten mikrobiellen Aktivität und einem effizienteren Umsatz beider OM Quellen, im Vergleich zu einer getrennten Betrachtung beider OM Quellen. Während sich dieser Effekt bei der Behandlung der komplexen Gemeinschaft DL1:1 fast verdoppelte (Anstieg um 98 %), stieg er bei der bakteriel-

len Gemeinschaft b-DL1:1 im Vergleich zu den Kontrollen nur um 10 % an. Dies bedeutet, dass die komplexe mikrobielle Gemeinschaft mit beiden OM Quellen zusammen doppelt so viel CO₂ produzierte, im Vergleich zu einem getrennten Abbau beider OM-Quellen. Diese Ergebnisse bestätigen das Auftreten positiver, nicht-additiver interaktiver Effekte in aquatischen Ökosystemen, die bereits in terrestrischen Ökosystemen beobachtet wurden [46, 47].

Je mehr bioverfügbare und chemisch vielfältigere Verbindungen (z.B. Proteine, Lipide und Chitin) zur Verfügung stehen, um die mikrobielle Gemeinschaft mit Energie und verschiedenen Nährstoffen zu versorgen, desto eher kann eine mikrobielle Gemeinschaft auf den C komplexer organischer Verbindungen zurückgreifen, um das Wachstum aufrechtzuerhalten. Obwohl Blätter relativ nährstoffarm waren (C/N = 25), lieferten sie reichlich C, um die nährstoffreichen Daphnien-Kadaver (C/N = 3.5) zu ergänzen und ein stöchiometrisches Gleichgewicht für das mikrobielle Wachstum aufrechtzuerhalten. Aus diesen Ergebnissen schließen wir, dass nicht-additive interaktive Effekte eine Funktion der chemischen Vielfalt der OM und der Komplexität der mikrobiellen Gemeinschaft sind (Abbildung 4). Der experimentelle Ansatz zeigte, dass selbst eine komplexe mikrobielle Gemeinschaft an C- oder Nährstoffgrenzen stößt, wenn die OM-Quellen eine nicht genügend hohe biochemische Vielfalt bieten (z. B. nur Blätter oder nur Daphnien). Andererseits ist ein System mit hoher chemischer Diversität, aber geringer Komplexität der mikrobiellen Gemeinschaft (z. B. bakterielle Inkubation, b-DL1:1) ebenfalls in seinem Wachstum eingeschränkt, da der Zugang zu C und Nährstoffen aufgrund mangelnder funktioneller Diversität begrenzt ist. Obwohl davon auszugehen ist, dass sich die Chemo-diversität stärker auf die mikrobielle Komplexität auswirkt als umgekehrt, hat die heterotrophe mikrobielle Gemeinschaft auch einen Einfluss auf die Komplexität des umgebenden OM-Pools [48, 49]. Folglich kann nur ein System, das sowohl eine komplexe mikrobielle Gemeinschaft als auch einen chemisch vielfältigen OM-Pool kombiniert, das mikrobielle Wachstum nachhaltig aufrechterhalten und den Nettoumsatz organischer Substanz maximieren.

Binnengewässer sind weltweit mit steigenden C- und Nährstoffbelastungen, Veränderungen in der Zusammensetzung des Phytoplanktons [50] und abnehmenden Zooplanktonmengen [51, 52] konfrontiert. Die enge Wechselwirkung zwischen chemischer und mikrobieller Diversität, die in dieser Studie hervorgehoben wurde, sollte im Zusammenhang mit dem gesamten Nährstoff- und C-Umsatz in aquatischen Ökosystemen betrachtet werden, da langfristige Veränderungen und saisonale Impulse allochthoner und autochthoner Nährstoff- und C-Einträge, sowohl die aquatische Chemo-diversität als auch die mikrobielle Vielfalt beeinflussen können, was sich wiederum auf die CO₂ Bilanz von Seen auswirken könnte [48]. Zooplankton-Kadaver sind ein wichtiges und bisher weitgehend vernachlässigtes Puzzlestück im Hinblick auf den Abbau organischer Substanz in Gewässern und sollten in künftigen Studien zum C-Kreislauf genauer betrachtet werden.

Dank

Diese Forschung wurde im Rahmen der DFG-Projekte „Microprime“ und „Zooflux“ (GR 1540/23-1 bzw. 29-1) durchgeführt, die von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG)

gefördert wurden. Olesya Kolmakovas Forschung am IGB wurde durch den Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD), Forschungsstipendien für Doktoranden und Nachwuchswissenschaftler (mehr als sechs Monate), 2017/18 (57299291) unterstützt. Die dargestellten Ergebnisse basieren auf der Veröffentlichung von Neubauer et al. (2021) siehe <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00883-w>

Literatur

- [1] Toming, K., et al., *Predicting lake dissolved organic carbon at a global scale*. Sci Rep, 2020. 10(1): p. 8471.
- [2] Chen, M., et al., *Global Landscape of Total Organic Carbon, Nitrogen and Phosphorus in Lake Water*. Sci Rep, 2015. 5: p. 15043.
- [3] Tranvik, L.J., et al., *Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate*. Limnology and Oceanography, 2009. 54(6part2): p. 2298-2314.
- [4] Tranvik, L.J., J.J. Cole, and Y.T. Prairie, *The study of carbon in inland waters-from isolated ecosystems to players in the global carbon cycle*. Limnology and Oceanography Letters, 2018. 3(3): p. 41–48.
- [5] Tranvik, L.J., *Degradation of Dissolved Organic Matter in Humic Waters by Bacteria*, in *Aquatic Humic Substances*, T.L.J. Hessen D.O., Editor. 1998, Springer, Berlin, Heidelberg: Ecological Studies (Analysis and Synthesis).
- [6] Søndergaard, M., N.H. Borch, and B. Riemann, *Dynamics of biodegradable DOC produced by freshwater plankton communities*. Aquatic Microbial Ecology, 2000. 23: p. 73–83.
- [7] Berg, B. and C. McLaugherty, *Initial Litter Chemical Composition*. Plant Litter, 2014. 3: p. 53–83.
- [8] Bugg, T.D., et al., *Pathways for degradation of lignin in bacteria and fungi*. Nat Prod Rep, 2011. 28(12): p. 1883–96.
- [9] Klotzbücher, T., et al., *A new conceptual model for the fate of lignin in decomposing plant litter*. Ecology, 2011. 92(5): p. 1052–1062.
- [10] Fasching, C., et al., *Microbial degradation of terrigenous dissolved organic matter and potential consequences for carbon cycling in brown-water streams*. Sci Rep, 2014. 4: p. 4981.
- [11] Yakimovich, K.M., et al., *Plant Litter Type Dictates Microbial Communities Responsible for Greenhouse Gas Production in Amended Lake Sediments*. Front Microbiol, 2018. 9: p. 2662.
- [12] Crump, B.C., et al., *Bacterioplankton Community Shifts in an Arctic Lake Correlate with Seasonal Changes in Organic Matter Source*. Applied and Environmental Microbiology, 2003. 69(4): p. 2253–2268.
- [13] Attermeyer, K., et al., *Enhanced bacterial decomposition with increasing addition of autochthonous to allochthonous carbon without any effect on bacterial community composition*. Biogeosciences, 2014. 11(6): p. 1479–1489.
- [14] Fabian, J., et al., *Fungal-bacterial dynamics and their contribution to terrigenous carbon turnover in relation to organic matter quality*. ISME J, 2017. 11(2): p. 415–425.
- [15] Quigley, L.N.M., et al., *Characterization of the Interactive Effects of Labile and Recalcitrant Organic Matter on Microbial Growth and Metabolism*. Front Microbiol, 2019. 10: p. 493.
- [16] Jaffé, R., et al., *Spatial and temporal variations in DOM composition in ecosystems: The importance of long-term monitoring of optical properties*. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2008. 113(G4): p. G04032.
- [17] Kuzyakov, Y., J.K. Friedel, and K. Stahr, *Review of mechanisms and quantification of priming effects*. Soil Biology and Biochemistry, 2000. 32(11-12): p. 1485–1498.
- [18] Bengtsson, M.M., K. Attermeyer, and N. Catalán, *Interactive effects on organic matter processing from soils to the ocean: are priming effects relevant in aquatic ecosystems?* Hydrobiologia, 2018. 822(1): p. 1–17.
- [19] Bianchi, T.S. and N.D. Ward, *Editorial: The Role of Priming in Terrestrial and Aquatic Ecosystems*. Frontiers in Earth Science, 2019. 7: p. 321.
- [20] Halvorson, H.M., et al., *Algal-Mediated Priming Effects on the Ecological Stoichiometry of Leaf Litter Decomposition: A Meta-Analysis*. Frontiers in Earth Science, 2019. 7: p. 76.
- [21] Kayler, Z.E., et al., *Integrating Aquatic and Terrestrial Perspectives to Improve Insights Into Organic Matter Cycling at the Landscape Scale*. Frontiers in Earth Science, 2019. 7: p. 127.

- [22] Guenet, B., et al., *Fast mineralization of land-born C in inland waters: first experimental evidences of aquatic priming effect*. Hydrobiologia, 2013. 721(1): p. 35–44.
- [23] Bianchi, T.S., et al., *Positive priming of terrestrially derived dissolved organic matter in a freshwater microcosm system*. Geophysical Research Letters, 2015. 42(13): p. 5460–5467.
- [24] Ward, N.D., et al., *Enhanced Aquatic Respiration Associated With Mixing of Clearwater Tributary and Turbid Amazon River Waters*. Frontiers in Earth Science, 2019. 7: p. 101.
- [25] Danger, M., et al., *Benthic algae stimulate leaf litter decomposition in detritus-based headwater streams: a case of aquatic priming effect?* Ecology, 2013. 94(7): p. 1604–1613.
- [26] Tang, K.W., et al., *Zooplankton carcasses and non-predatory mortality in freshwater and inland sea environments*. Journal of Plankton Research, 2014. 36(3): p. 597–612.
- [27] Cauchie, H.M., et al., *Analysis of the seasonal variation in biochemical composition of Daphnia magna Straus (Crustacea : Branchiopoda : Anomopoda) from an aerated wastewater stabilisation pond*. Annales de Limnologie – International Journal of Limnology, 1999. 35(4): p. 223–231.
- [28] Smirnov, N.N., *Physiology of the Cladocera*. Vol. 2. 2017, Elsevier: Academic Press.
- [29] Hutalle-Schmelzer, K.M., et al., *Changes in pelagic bacteria communities due to leaf litter addition*. Microb Ecol, 2010. 60(2): p. 462–75.
- [30] Cheng, W., *Measurement of rhizosphere respiration and organic matter decomposition using natural ¹³C*. Plant and Soil, 1996. 183(2): p. 263–268.
- [31] White, D.C., et al., *Determination of the sedimentary microbial biomass by extractable lipid phosphate*. Oecologia, 1979. 40(1): p. 51–62.
- [32] Mangelsdorf, K., C. Karger, and K.-G. Zink, *Phospholipids as Life Markers in Geological Habitats, in Hydrocarbons, Oils and Lipids: Diversity, Origin, Chemistry and Fate*. 2019. p. 1–29.
- [33] Klindworth, A., et al., *Evaluation of general 16S ribosomal RNA gene PCR primers for classical and next-generation sequencing-based diversity studies*. Nucleic Acids Res, 2013. 41(1): p. e1.
- [34] Tedersoo, L., et al., *Shotgun metagenomes and multiple primer pair-barcode combinations of amplicons reveal biases in metabarcoding analyses of fungi*. MycoKeys, 2015. 10: p. 1–43.
- [35] Langfelder, P. and S. Horvath, *WGCNA: an R package for weighted correlation network analysis*. BMC Bioinformatics, 2008. 9: p. 559.
- [36] Kolmakova, O.V., et al., *Effects of zooplankton carcasses degradation on freshwater bacterial community composition and implications for carbon cycling*. Environ Microbiol, 2019. 21(1): p. 34–49.
- [37] Corno, G. and K. Jurgens, *Structural and functional patterns of bacterial communities in response to protist predation along an experimental productivity gradient*. Environ Microbiol, 2008. 10(10): p. 2857–71.
- [38] Fierer, N., et al., *Comparative metagenomic, phylogenetic and physiological analyses of soil microbial communities across nitrogen gradients*. ISME J, 2012. 6(5): p. 1007–17.
- [39] Song, H.K., et al., *Bacterial strategies along nutrient and time gradients, revealed by metagenomic analysis of laboratory microcosms*. FEMS Microbiol Ecol, 2017. 93(10): p. fix114.
- [40] Bardgett, R.D., et al., *Below-Ground Microbial Community Development in a High Temperature World*. Oikos, 1999. 85(2): p. 193–203.
- [41] Romani, A.M., et al., *Interactions of Bacteria and Fungi on Decomposing Litter: Differential Extracellular Enzyme Activities*. Ecology, 2006. 87(10): p. 2559–2569.
- [42] Gessner, M.O. and E. Chauvet, *Importance of Stream Microfungi in Controlling Breakdown Rates of Leaf Litter*. Ecology, 1994. 75(6): p. 1807–1817.
- [43] Rojas-Jimenez, K., et al., *Transformation of humic substances by the freshwater Ascomycete Cladosporium sp.* Limnology and Oceanography, 2017. 62(5): p. 1955–1962.
- [44] Hammel, K.E., et al., *Reactive oxygen species as agents of wood decay by fungi*. Enzyme and Microbial Technology, 2002. 30(4): p. 445–453.
- [45] Wilhelm, R.C., et al., *Bacterial contributions to delignification and lignocellulose degradation in forest soils with metagenomic and quantitative stable isotope probing*. ISME J, 2019. 13(2): p. 413–429.
- [46] Guenet, B., et al., *Priming effect: bridging the gap between terrestrial and aquatic ecology*. Ecology, 2010. 91(10): p. 2850–2861.
- [47] Bianchi, T.S., *The role of terrestrially derived organic carbon in the coastal ocean: a changing paradigm and the priming effect*. Proc Natl Acad Sci U S A, 2011. 108(49): p. 19473–81.
- [48] Tanentzap, A.J., et al., *Chemical and microbial diversity covary in fresh water to influence ecosystem functioning*. Proc Natl Acad Sci U S A, 2019. 116(49): p. 24689–24695.
- [49] Orland, C., et al., *Microbiome functioning depends on individual and interactive effects of the environment and community structure*. ISME J, 2019. 13(1): p. 1–11.
- [50] Winder, M. and U. Sommer, *Phytoplankton response to a changing climate*. Hydrobiologia, 2012. 698(1): p. 5–16.
- [51] Selmecky, G.B., et al., *Old sins have long shadows: climate change weakens efficiency of trophic coupling of phyto- and zooplankton in a deep oligo-mesotrophic lowland lake (Stechlin, Germany)—a causality analysis*. Hydrobiologia, 2018. 831(1): p. 101–117.
- [52] Pothoven, S.A. and G.L. Fahnenstiel, *Spatial and temporal trends in zooplankton assemblages along a nearshore to offshore transect in southeastern Lake Michigan from 2007 to 2012*. Journal of Great Lakes Research, 2015. 41: p. 95–103.

Autor*innen

Darshan Neubauer, M. Sc.

Dr. Robert Taube

Prof. Dr. Hans-Peter Grossart

Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei (IGB)

Abteilung für Plankton und Mikrobielle Ökologie

16775 Stechlin

und

Universität Potsdam

Institut für Biochemie und Biologie

14469 Potsdam

E-Mail: Darshan.Neubauer@LfU.Brandenburg.de

sowie hanspeter.grossart@igb-berlin.de

Dr. Olesya Kolmakova

Prof. Dr. Michail Gladyshev

Föderales Forschungszentrum

„Wissenschaftszentrum Krasnojarsk SB RAS“

Institut für Biophysik SB RAS

Krasnojarsk

Russland

und

Sibirische Föderale Universität

Institut für Fundamentalbiologie und Biotechnologie

Krasnojarsk

Russland

Dr. Jason Woodhouse

Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei (IGB)

Abteilung für Plankton und Mikrobielle Ökologie

16775 Stechlin

Dr. Kai Mangelsdorf

GFZ Deutsches GeoForschungsZentrum

Helmholtz-Zentrum Potsdam

Sektion 3.2 Organische Geochemie

14473 Potsdam

Dr. Katrin Premke

Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei (IGB)

Abteilung Chemische Analytik und Biogeochemie

Müggelseedamm 310

12587 Berlin

