

# Bakterien-Nährstoffmodell: Muster im Wattsediment

Von Martin Baurmann, Wolfgang Ebenhöf und Ulrike Feudel

Diffusion wird üblicherweise als Prozess erkannt, der räumliche Unterschiede von chemischen Stoffkonzentrationen auslöscht. Wir zeigen, dass in einem einfachen Bakterien-Nährstoff-Modell für das Wattsediment Diffusion der Prozess sein kann, der die Bildung von räumlichen Mustern in den Konzentrationsverteilungen auslöst.



Wühl- und Pumpaktivitäten: Spuren des Pierwurms im Watt.

Im Lebensraum Wattenmeer ist das Sediment ein wichtiges Teilsystem. In ihm werden chemische Substanzen biologischen Ursprungs auf vielfältige und komplexe Weise abgebaut. Die Überreste abgestorbener Lebewesen sinken aus dem Wasser auf die Sedimentoberfläche. Dort werden sie entweder direkt abgebaut oder in das Sediment eingelagert. Neben Diffusion (Transport aufgrund von Konzentrationsunterschieden) und Advektion (Transport durch Strömung) spielt vor allen Dingen die so genannte Bioirrigation eine Rolle, d.h. der Transport von Stoffen durch die Wühl- und Pumpaktivität von Würmern, Muscheln und anderen Tieren.

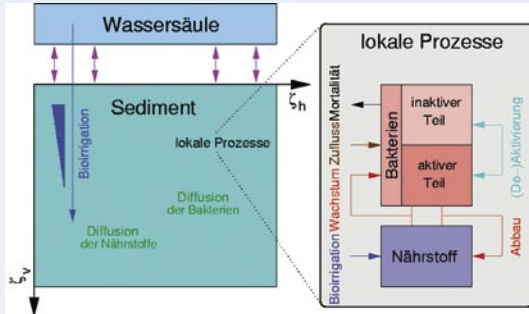
## Muster im Sediment

Mikroorganismen sorgen für die Umsetzung und Verwertung der toten organischen Substanz im Sediment. Da das organische Material aus dem Wasser stammt, sollte man erwarten, dass seine Konzentration mit zunehmender Sedimenttiefe stetig abnimmt. Messungen zeigen aber, dass ein solcher Trend zwar insgesamt erkennbar ist, dass aber starke Schwankungen die tiefenabhängigen Messprofile überlagern. Diese

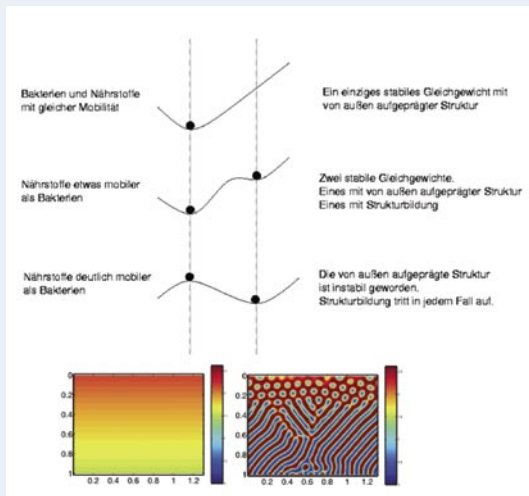
Schwankungen sind nur zum Teil auf lokale Veränderungen in den Umweltbedingungen, z.B. durch die Schichtung des Sediments, zurückzuführen. In diesem Fall können sie als „von äußeren Einflüssen aufgeprägt“ betrachtet werden.

Im Gegensatz dazu steht die Möglichkeit, dass die Wechselwirkung zwischen mikrobiellem Umsatz und dem Transport zur Ausbildung räumlicher Muster führt. Dieser Mechanismus wurde von dem britischen Wissenschaftler Alan Turing im Jahr 1952 anhand theoretischer Überlegungen entdeckt. Turing sprach in diesem Zusammenhang von spontaner Strukturbildung und grenzte sie von Strukturbildung ab, die von außen aufgeprägt ist. Turings Arbeit lieferte einen wesentlichen Impuls zur Erforschung der Strukturbildung, da sie eine plausible Erklärung für die Zelldifferenzierung bei Embryonen bot. Eine experimentelle Überprüfung seiner Hypothese gelang jedoch erst ca. 40 Jahre später durch französische Chemiker. Der Grund hierfür liegt in den speziellen Bedingungen, die die Voraussetzung für eine spontane Strukturbildung sind und die in wässriger, gut durchmischter Lösung nur schwer zu realisieren sind. Demgegenüber sind diese Bedingungen bei Prozessen, die im Sediment stattfinden,

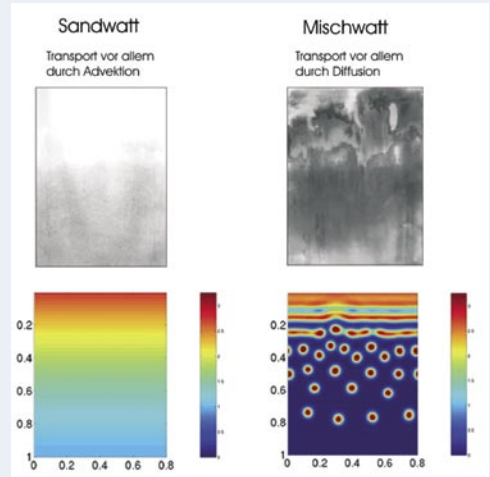
Typically, we consider diffusion as a process that levels spatial differences of chemical concentrations. We show that in a simple bacteria-nutrient model applied to the Wadden Sea, diffusion in the sediment can be a process that induces the formation of spatial patterns.



Oben: Das reduzierte Sedimentmodell  
Wir betrachten die Wechselwirkung zwischen einer Bakterienpopulation und ihrem Nährstoff in einem zweidimensionalen Ausschnitt (vertikal-horizontal) des Wattsediments. Im Modell berücksichtigen wir die folgenden Prozesse: Zufluss und Sterblichkeit von Bakterien, Aktivierung und Deaktivierung von Bakterien, Wachstum der mikrobiellen Biomasse durch Abbau von Nährstoffen, tiefenabhängige Zuführung von Nährstoffen durch Bioirrigation und schließlich Diffusion als Transportprozess.



Rechts: Die Abbildung zeigt im oberen Teil die Aufnahmen von Sulfat-Reduktionsraten im Sand- bzw. Mischwatt (Aufnahmen: Böttcher, Theune, Bosselmann, unveröffentlicht). Da die Reduktionsraten ein Maß für die mikrobielle Aktivität sind, können wir sie (zumindest qualitativ) in Bezug zu den bakteriellen Populationsdichten in unserem Modell setzen (unten). Die rechte Aufnahme (Mischwatt-Sediment) zeigt neben von außen aufgeprägten Strukturen (ein Wurmlloch erscheint als heller Fleck in der oberen rechten Ecke) Phänomene der Strukturbildung, wie z.B. scharfe Fronten. Unser Modell zeigt qualitativ ähnliche Ergebnisse: Ist die Diffusion der dominante Transportprozess wie im Mischwatt, dann erhalten wir ausgeprägte Strukturen wie Fronten und „hot spots“ in Abhängigkeit von der Tiefe. Ist wie im Sandwatt auf Grund der grobkörnigeren Struktur auch der Strömungstransport ein wichtiger Prozess, dann führt er zu einer Angleichung der Mobilitäten von Bakterien und Nährstoffen und damit zum Verschwinden der Strukturen. In diesem Fall bleibt nur ein von außen durch die Bioirrigation aufgeprägtes Profil.



Links: Kugeln im Schwerfeld können sich in unterschiedlichen Gleichgewichtszuständen befinden. Bewegt sich eine Kugel, nachdem man sie angestoßen hat, in den Gleichgewichtszustand zurück, so ist dieser stabil (in den Mulden). Kehrt die Kugel indessen nicht in den Ursprungszustand zurück, so liegt dort ein instabiles Gleichgewicht vor (auf den Buckeln). Die Bildersequenz zeigt die Analogie für das Sedimentmodell. Sind die Bakterien so mobil wie die Nährstoffe, so existiert nur ein Gleichgewichtszustand. Er ist stabil und zeigt die von außen aufgeprägte Struktur. Verringert man die Mobilität der Bakterien, findet sich neben dem bereits erwähnten Gleichgewichtszustand ein weiterer stationärer Zustand, der ebenfalls stabil ist, aber Merkmale der Strukturbildung aufweist. Schließlich kann man die Mobilität der Bakterien unter einen kritischen Schwellenwert senken. Die von außen aufgeprägte Struktur bleibt zwar im Gleichgewichtszustand, verliert aber ihre Stabilität. Wird sie durch kleine Störungen beeinträchtigt, kehrt der Systemzustand nicht zum Ursprungszustand zurück. Stattdessen setzen unmittelbar Prozesse der Strukturbildung ein, und der Systemzustand wird in ein stärker strukturiertes Muster überführt.

fast von selbst erfüllt, was eine spontane Herausbildung räumlicher Muster wahrscheinlich macht.

Wir gehen der Frage nach, ob der von Turing entdeckte Mechanismus beim Stoffabbau im Wattsediment tatsächlich eine wesentliche Rolle spielen könnte. Dabei nutzen wir mathematische Modelle, die zum Teil am ICBM entwickelt wurden. Sie bestehen aus einem komplizierten Netzwerk von sich gegenseitig beeinflussenden Populationen von Mikroorganismen, die verschiedene Stoffe im Sediment abbauen. Ein genauer Blick auf die Struktur der Modelle zeigt, dass sie aus

einander ähnlichen Einzelbausteinen aufgebaut sind. Da wir das grundsätzliche Systemverhalten in einer qualitativen Untersuchung bestimmen wollen, konzentrieren wir unsere Analyse in erster Linie auf diese Einzelbausteine und untersuchen ein entsprechend reduziertes Bakterien-Nährstoff-Modell.

### Das reduzierte Bakterien-Nährstoff-Modell

Unser reduziertes Bakterien-Nährstoff-Modell umfasst eine Bakterien-Population und ihren Nährstoff. Bei den Bakterien

unterscheiden wir zwischen aktiven und inaktiven Zellen. Nur die aktiven Zellen tragen zum Abbau von Nährstoffen (das sind hier die abzubauenen biologischen Substanzen) bei. Der Übergang vom aktiven zum inaktiven Zustand und umgekehrt wird durch die Mikroorganismen selbst über die Ausschüttung von Signalmolekülen beeinflusst. Neben der Umsetzung von Nährstoffen berücksichtigen wir im Modell auch die Zufuhr von Bakterien aus der Wassersäule, ihre Sterblichkeit und die Nachführung von Nährstoffen als Folge von Diffusions- und Bioirrigationsprozessen. Der horizontale

Transport durch Strömung im Porenwasser wird vernachlässigt. Wie bereits erwähnt, nimmt die Bioirrigation mit wachsender Tiefe ab, so dass untere Schichten wesentlich schlechter mit Nährstoffen versorgt werden als höhere.

Bei der Untersuchung des Modells stoßen wir zunächst auf ein Profil, das außer der Abnahme des Nährstoffs mit wachsender Tiefe keinerlei zusätzliche räumliche Strukturen aufweist. Das Profil entspricht einem Gleichgewichtszustand, der sich mit steigender Simulationsdauer nicht mehr ändert. Er ist ausschließlich durch die Randbedingungen bestimmt. Von einer spontanen Strukturbildung im eigentlichen Sinne kann man daher nicht sprechen, sondern davon, dass die vorhandene Struktur von außen (eben durch die lokale tiefenabhängige Änderung der Bioirrigation) aufgeprägt ist. Von entscheidender Bedeutung ist die Frage nach der Stabilität dieses stationären Zustands gegenüber Störungen: Wie reagiert er auf leichte Änderungen der Nährstoff- und Bakterienkonzentrationen? Grundsätzlich sind zwei unterschiedliche Verhaltensvarianten voneinander abgrenzbar. Erreicht das durch geringe Störungen beeinflusste Modell nach einer Übergangsphase wieder den stationären Ausgangszustand, so ist dieser Zustand stabil, und die Störungen klingen ab. Entfernt sich das Modell dagegen vom betrachteten Gleichgewicht und geht dauerhaft in einen anderen Zustand über, so gilt das Gleichgewicht als instabil. Die Unterscheidung von stabilen und instabilen Gleichgewichten ist bei der Untersuchung von natürlichen Systemen von besonderer Bedeutung: Systeme, wie sie in der Natur zu finden sind, unterliegen stets natürlichen Schwankungen. Daher wird sich auf lange Sicht ein instabiles Gleichgewicht nicht etablieren können, sondern das natürliche System wird sich von ihm entfernen, sich immer einem stabilen Zustand oder Zyklus annähern und darin verbleiben.

## Diffusion kann Strukturbildung auslösen

Schauen wir uns die Stabilität des von außen aufgeprägten Tiefenprofils von Nährstoffen und Bakterien im Sediment an, dann zeigt sich unter bestimmten Umständen ein instabiles Gleichgewicht. Statt bei kleinen Störungen zum ursprünglichen Gleichgewichtszustand zurückzukehren, schaukeln sich die Störungen auf, und es

bildet sich ein neuer Gleichgewichtszustand aus, in dem sich spontan Strukturen geformt haben. Es entwickeln sich räumliche Muster heraus, die zwar ebenfalls durch die tiefenabhängige Bioirrigation geprägt werden, jedoch eine weitaus kompliziertere Ortsabhängigkeit besitzen. Neben der Abhängigkeit von der Tiefe entstehen im Modellsystem scharfe Fronten mikrobieller Aktivität und „hot spots“, d.h. lokal scharf begrenzte kleine Gebiete mit erhöhter bakterieller Aktivität, wie sie auch in der Natur beobachtet werden. Voraussetzung für das Phänomen der Musterbildung sind zwei Bedingungen:

1. Das Wachstum der Bakterienpopulation muss sich selbst verstärken, d.h. dichte Populationen müssen ein höheres Wachstum pro Zelle aufweisen als weniger dichte. Diese Bedingung ist realistisch in Systemen, in denen Mikroorganismen durch den Ausstoß von Signalmolekülen das Wachstum der eigenen Population beeinflussen. Dass marine Bakterien dazu in der Lage sind, wurde von der Arbeitsgruppe Paläomikrobiologie des ICBM gezeigt.
2. Der Nährstoff muss mobiler sein als die Zellen der Mikroorganismen. Diese Bedingung ist fast immer erfüllt. Die Nährstoffe bestehen aus gelösten organischen Substanzen, die sich im Porenraum des Sediments schneller bewegen als die oft festsitzenden Bakterien. Diese beiden Bedingungen, die im Sediment auf natürliche Weise erfüllt werden, entsprechen genau den Bedingungen, die Turing für seine spontanen Strukturbildungen abgeleitet hat.

Unsere Untersuchungen zeigen also, dass sich die Herausbildung räumlicher Muster von Nährstoffen und Mikroorganismen nicht in jedem Fall auf lokal unterschiedlich wirkende äußere Einflüsse zurückführen lässt, sondern auch durch interne Vorgänge wie die Wechselwirkung von Umsatz und Transport hervorgerufen werden kann. Diese Art der Musterbildung ist besonders ausgeprägt, wenn als Transportprozess nur Diffusion und Bioirrigation eine wichtige Rolle spielen, nämlich vor allem im Schlickwatt. Im Sandwatt spielt auf Grund der hohen Porosität auch der Strömungstransport eine große Rolle, was zum Verschwinden der räumlichen Muster führt. In diesem Fall bleibt das von außen durch die Bioirrigation aufgeprägte Tiefenprofil ein stabiler Gleichgewichtszustand.

## Die Autoren



Prof. Dr. Wolfgang Ebenhöhl leitete bis zu seiner Emeritierung im Oktober 2004 die Arbeitsgruppe Mathematische Modellierung am Institut für Chemie und Biologie des Meeres (ICBM). Er studierte

Physik in Leipzig und Heidelberg und promovierte 1966 in theoretischer Kernphysik. Anschließend ging er für eineinhalb Jahre an das Weizmann-Institut in Israel. Die Habilitation folgte 1972. 1973 war er Gastdozent an der Universität Uppsala. Nach der Berufung zum Professor für Mathematik in Oldenburg 1975 wandte er sich in seinen Forschungen ganz der mathematischen Modellierung zu. Nach Auslandsaufenthalten in den Niederlanden, an der Universität Trondheim und am Bedford-Institut in Kanada konzentrierte sich seine Forschung auf die Ökosystemmodellierung auf allen Stufen der Komplexität von konzeptionellen bis zu großen Simulationsmodellen.



Prof. Dr. Ulrike Feudel leitet die Arbeitsgruppe für Theoretische Physik/Komplexe Systeme am ICBM. Sie studierte Physik an der Humboldt-Universität und wurde dort 1986 mit einer Arbeit über

Strukturbildungsprozesse promoviert. Danach profilierte sie sich auf dem Gebiet der nichtlinearen dynamischen Systeme an der Universität Potsdam. Dort erfolgte 1996 auch ihre Habilitation. Als Heisenberg-Stipendiatin der DFG arbeitete sie 1995 und 1998 zweimal für längere Zeit in den USA an der University of Maryland, College Park. Im Jahr 2000 erhielt sie einen Ruf an die Universität Oldenburg. Im Mittelpunkt ihrer Arbeit steht die Entwicklung von Methoden zur Untersuchung nichtlinearer dynamischer Systeme und ihrer Anwendung auf Umweltmodelle. Die Vielfalt der bearbeiteten Probleme reicht von der Analyse allgemeiner Populationsmodelle für Nahrungsketten und -netze über Strukturbildung im Wattsediment bis zur Wechselwirkung biologischer Systeme mit turbulenter Strömung.



Dr. Martin Baurmann, Mathematiker, ist seit 2001 Wissenschaftlicher Mitarbeiter am ICBM. Nach dem Studium der Mathematik und Informatik in Bremen promovierte er 2001 an der Technischen Universität Dresden mit einer Arbeit

auf dem Gebiet der Hydrogeologie. Anhand mathematischer Modelle untersucht er jetzt Prozesse der Strukturbildung im Wattsediment.