

Ökosystemfunktion und -degradierung

Wilhelm Rippl & Klaus-Dieter Wolter
Technische Universität Berlin, Fachgebiet Limnologie
Hellriegelstr. 6, D-14195 Berlin
W.Ripl@tu-berlin.de, KD.Wolter@tu-berlin.de

Stand 11.03.2002, Skript_Oekosystem_Funktion-Degradierung.doc, .rtf

Nur für Lehrzwecke: Zitierweise:

Ripl, W. & Wolter, K.-D. (2002): *Ökosystemfunktion und Degradierung*.
Manuskript. Erweiterte deutsche Fassung von: Chapter 11: *Ecosystem function and degradation*. In: P.J. le B. Williams, D.R. Thomas & C.S. Reynolds (eds.): *Phytoplankton productivity. Carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems*. Blackwell, Oxford: 291-317

Inhalt

1. Einleitung und Zielsetzung	3
2. Das Wirkungsgradprinzip	4
Energiedissipation und Wirkungsgrad	4
Wirkungsgrad von Ökosystemen	5
Thermischer Wirkungsgrad	5
Chemischer Wirkungsgrad	6
3. Ökosystemfunktion auf den fraktalen Ebenen	6
Dissipative Prozesse auf molekularer und präzellularer Ebene	6
Strukturelle und funktionelle Eigenschaften von Wasser	6
Modellvorstellungen elementarer, energiedissipativer Lebensprozesse	8
Nutzung energetischer Muster durch Zellen und Organismen	9
Photosynthetische Effizienz	11
Synthese von Kieselschalen	13
Funktionale Eigenschaften von Schleimen	13
Stickstoffixierung	14
Die Zönosenkernstruktur (ZKS) – die Vergesellschaftung der Organismen	14
Ecosystem efficiency of a landscape	17
4. Entwicklung von Ökosystemen – Selbstorganisation und Degradierung	17
Atmosphäre	19
Intakte Atmosphäre	19
Degradation der Atmosphäre	19
Vegetation	20
Intakte Vegetation	20
Degradierung der Vegetation	20
Boden	21
Intakter Boden	21
Degradierung des Bodens	22
Fließgewässer	23

Intakte Fließgewässer	23
Degradierung der Fließgewässer.....	24
Intakter See	25
Allgemeines.....	25
Einträge.....	26
Hydrologie	26
Litoral	26
Pelagial	28
Benthos	28
Transienter See	29
Allgemeines – Degradierung und Eutrophierung	29
Hydrologie	30
Litoral	31
Pelagial	31
Benthos.....	32
Phosphorfreisetzung aus den Sedimenten in transienten Seen	33
5. Zusammenfassung und Schlußfolgerungen	33
6. Danksagung	35
7. Literaturverzeichnis	36

1. EINLEITUNG UND ZIELSETZUNG

Die nachhaltige Funktionsweise von Ökosystemen bildet die Basis für die menschliche Gesellschaft. Ein ausgeglichenes Klima, ein vergleichmäßiger, stoffverlustarmer Abfluß in den Oberflächengewässern und eine dauerhafte Bodenfruchtbarkeit sind wesentliche Merkmale einer nachhaltig funktionierenden Landschaft. Durch Eingriffe des Menschen, insbesondere in den Wasserhaushalt und in die Vegetation, ist jedoch heute die Nachhaltigkeit unserer Ökosysteme gestört. Eine wirksame Steigerung der Nachhaltigkeit ist auf der Grundlage der bislang angewendeten sektoriellen Ansätze aus Physik, Chemie, Biologie oder Rechtswissenschaft nicht zu erwarten. Vielmehr erfordert Natur als "funktionales System" – und damit auch charakterisierbar als ein fortwährender "natürlicher Prozeß" - ein zusammenhängendes und übergreifendes Verständnis der intakten Ökosystemfunktionen einerseits und eine daran orientierte Beschreibung der Störungen natürlicher Prozesse andererseits.

Im vorliegenden Skript geht es um die Analyse der Natur als "Prozeß". Betrachtungsgrundlage bildet das Energie-Transport-Reaktions (ETR) Modell, ein auf dem Landschaftswasserhaushalt basierendes Modell der Energiedissipation. Dem Wasser und seinen energiedissipativen Eigenschaften kommt dabei eine zentrale Bedeutung für die Funktion und die Entwicklung natürlicher Systeme zu. Die energiedissipativen Prozesse des Wassers führen zur ökologischen Dynamik auf der Erde und lassen dadurch die Entwicklung natürlicher Systeme zu keinem Zeitpunkt ungerichtet erfolgen. Ein wesentliches Merkmal bei der ungehinderten Entwicklung natürlicher Systeme ist die Erhöhung des Anteils von Kreis- zuungunsten der Verlustprozesse, die gleichzeitig eine Steigerung der Nachhaltigkeit bedeutet. Dies kann als Steigerung des ökologischen Wirkungsgrad bezeichnet werden und gilt in selbstähnlicher Form für die klein- wie auch die mittel- und großskaligen raum-zeitlichen Betrachtungsebenen. Die raum-zeitlichen Betrachtungsebenen können wegen dieser funktionalen Ähnlichkeit - beschreibbar in der Erhöhung des Anteils an Kreis- gegenüber den Verlustprozessen - als fraktale (selbstähnliche) Ebenen bezeichnet werden.

Energetische Prozesse in Ökosystemen erfolgen immer rückgekoppelt auf allen räumlichen und zeitlichen (fraktalen) Ebenen. Dabei weist die untere (kleinräumigere, dezentrale) Ebene gegenüber der oberen (großräumigeren) stets eine höhere Dynamik auf. So erscheinen z. B. langwelligere Prozesse wie Generationszyklen oder die zeitliche Entwicklung von Ökosystemen nur bei kurzfristiger Betrachtung als weitgehend konstant. Aus funktionaler Sicht sind sie jedoch eher als Phasen zu verstehen, deren harmonische Eigenschaften eine längere Periodendauer aufweisen als die der kurzwelligeren Teilsysteme und dadurch den Eindruck weitgehender Stabilität erwecken.

Das vorliegende Skript enthält zu Beginn eine Beschreibung des ökologischen Wirkungsgrades als Grundprinzip des Lebens- und Vergesellschaftungsprozesses. Hierauf folgt die Darstellung dieses Prinzips auf verschiedenen raum-zeitlichen (fraktalen) Ebenen sowie eine Erläuterung der Entwicklung zu intakten Ökosystemen sowie deren Degradierung durch den Menschen. Diese funktionale Betrachtungsweise wird als wesentliche Voraussetzung für die Beschreibung von Maßnahmen zur nachhaltigen Sanierung und Bewirtschaftung von Landschaft und Gewässern angesehen.

2. DAS WIRKUNGSGRADPRINZIP

Energiedissipation und Wirkungsgrad

Die Natur ist ein energiedissipatives und dadurch selbstoptimierendes System. Energie ist die Wechselwirkung zwischen zwei oder mehreren Objekten (z. B. Moleküle, Sonne-Erde), die durch die räumliche und zeitliche Änderung (Beschleunigung und Verzögerung) der wechselwirkenden Objekte (z.B. als chemische Reaktion oder Temperaturänderung) meßbar wird. Unter Energiedissipation (Energieflußdichteabsenkung) wird ein Prozess verstanden, bei dem Energie während eines energetischen Pulses aufgenommen und zeitlich sowie räumlich phasenverschoben wieder freigesetzt wird. Dabei wird der Energiepuls in Richtung des Mittelwertes eingelenkt (gedämpft), das Potential auf diese Weise abgebaut (Ripl *et al.* 1996). Auf der Erde kommt bei der Energiedissipation dem in großen Mengen vorhandenen Wasser eine besondere Bedeutung zu (vgl. Abschnitt 3).

Hervorzuheben ist, daß energiedissipative Systeme bei Raum- oder Flächenlimitierung (d.h. bei räumlicher bzw. stofflicher Begrenzung) und Zeitlimitierung (d.h. bei zeitlich strukturiertem und begrenztem Energieangebot) selbstoptimierend sind – sie streben nach geschlossenerer Kreislaufführung und damit höherer Dauerhaftigkeit. Die Entwicklung in Richtung maximaler Energieflußdichteabsenkung (Ripl 1995a, Ripl *et al.* 1996) kann auch als Steigerung des ökosystemaren Wirkungsgrades charakterisiert werden. Natürliche Systeme nähern sich bei ungestörter Entwicklung durch Selbststrukturierung stets dem Zustand geringster Energieflußdichte. Dabei wird die Energie zunehmend in Kreisprozessen dissipiert, der Anteil an irreversiblen Verlusten also minimiert. Das System funktioniert nachhaltiger und ist durch seine Langlebigkeit mit höherer Wahrscheinlichkeit anzutreffen als ein verlustreicherer (Ripl *et al.* 1996).

Die Bestimmung des Wirkungsgrades, d.h. des Anteils der Kreis- gegenüber den Verlustprozessen einer Struktur, erfordert die Betrachtung relativ geschlossener Systeme. Die Abgrenzung der raum-zeitlichen Einheiten hat sich deshalb an einem Minimum der Transporte über die Systemgrenzen hinweg zu orientieren. Hierzu sind funktionale Einheiten mit minimierter Offenheit zugrunde zu legen, die auf den unterschiedlichsten Ebenen (fraktale Ebenen) definierbar sind:

- Atome mit ihrem Atomkern und den in Orbitalen verteilten Elektronen,
- Moleküle mit mehreren Atomkernen und Elektronen in Molekülorbitalen,
- Molekülverbände aus Wasser (H_2O , H^+ und OH^-), Salzen und Makromolekülen, die durch elektrische Wechselwirkungen in Clustern stabilisiert werden,
- Zellen mit ihren funktionellen Organellen,
- Organismen mit den verschiedenen Zellverbänden und Organen,
- die Zönosenkernstruktur (ZKS) als kleinste funktionale Einheit eines Ökosystems (Ripl 1995a und Ripl *et al.* 1995),
- Ökosysteme insgesamt bis hin zu ihrer Kopplung in globalen Prozessen.

Die sich nach dem Wirkungsgradprinzip entwickelnden funktionalen Einheiten weisen bei maximaler Stabilität (Dauerhaftigkeit) auf der Ebene der Atome, Moleküle und Molekülverbände stehende Wellen, Schwingungen in gleicher Phase, Kohärenz und gekoppelte (Kreis-) Prozesse auf. Auf Ebene von Zellen,

Organismen bis hin zu Ökosystemen sind nachhaltige, d.h. beständigere Strukturen durch vergleichsweise stabile Muster und weitgehende Kreisprozesse (d.h. minimalen stofflichen Verluste an die Umgebung) charakterisiert. Gemeinsam ist allen funktionalen Einheiten eine Selbststrukturierung, bei welcher der Anteil paralleler Prozesse (z.B. raum-zeitlich eng rückgekoppelter Stoffauf- und -abbau) sich auf Kosten der sequentiellen Prozesse (z.B. räumlich und zeitlich stärker getrennter Stoffauf- und -abbau) erhöht. Bei nachhaltiger Funktion wird so die Energie weitgehend an Ort und Stelle in Kreisprozessen dissipiert. Restpotentiale, die zu "Verlustprozessen" und dadurch zu Destabilisierung des Systems führen, werden minimiert und in die nächsthöhere fraktale Ebene übertragen. Auf der nächsthöheren Ebene können durch weitere Minimierung von Verlusten wiederum Kreisläufe geschlossen werden, so daß die Irreversibilität auf den hierarchisch organisierten Ebenen kaskadenförmig absinkt.

Demgegenüber sind degradierte Funktionseinheiten durch eine größere Zufälligkeit in ihrer Dynamik geprägt, was mit linearen Verlusten (irreversible Verluste, verringerte Kreislaufrführung) einhergeht. Die Langlebigkeit der Struktur wird herabgesetzt, sie altert. Nach dem 2. Hauptsatz der Thermodynamik (Entropiesatz) gibt es in offenen Systemen (d.h. allen bekannten Systemen) eine nicht zu eliminierende Wahrscheinlichkeit für solche "irreversiblen" Störprozesse, die eine ungeordnete Bewegung und einen Zerfall der Struktur in Richtung auf das thermodynamische Gleichgewicht bewirken. Die Entropiezunahme eines Systems wird über die irreversiblen (nicht nutzbaren) energetischen bzw. stofflichen Verluste, also über die Offenheit des Systems abgeschätzt.

Wirkungsgrad von Ökosystemen

Die Dauerhaftigkeit natürlicher Strukturen wird durch den begrenzten Vorrat an Nähr- und Mineralstoffen im Boden beschränkt. Mit dem gerichteten Wasserfluß finden Stoffverluste von Land in die Gewässer und schließlich in die Meere statt. Die ausgetragenen Stoffe werden erst in geologischen Zeiträumen wieder verfügbar (Verlustprozesse). Nachhaltig sind daher Ökosysteme mit hohem Anteil stofflicher Kreis- gegenüber Verlustprozessen. Dadurch ist eine Beurteilung des Wirkungsgrades von Ökosystemen auf der Basis ihres Wasser- und Stoffhaushaltes möglich. Geeignete Systemgrenzen bilden Teileinzugsgebiete und Einzugsgebiete, da sie hinsichtlich ihres Stoffaustausches mit der Umgebung ein relatives Minimum aufweisen und über den Abfluß bilanzierbar sind.

Für die Bewertung des ökosystemaren Wirkungsgrades in einer Landschaft wurden zwei Parameter, der chemische und der thermische Wirkungsgrad, entwickelt (Ripl *et al.* 1995, Hildmann 1999, Ripl & Hildmann 2000). Obwohl sie für die Ebene der Landschaft und einzelner Einzugsgebiete entwickelt wurden, können beide auch auf die anderen raumzeitlichen, fraktalen Ebenen angewendet werden. Ihre Zahlenwerte liegen zwischen 0 und 1 und sind direkt gekoppelt.

Thermischer Wirkungsgrad

Der thermische Wirkungsgrad terrestrischer Systeme kann aus dem Grad der Temperaturdämpfung des täglichen und jahreszeitlich modulierten Sonnenenergiepulses abgeleitet werden. In seiner räumlichen Verteilung kann er gut über den Thermalkanal von Satellitenbildern abgeschätzt werden.

Chemischer Wirkungsgrad

Der chemische Wirkungsgrad (W) kann anhand des Kohlenstoffumsatzes und der stofflichen Verluste (Mineralsalze oder Basenkationen) abgeschätzt werden. Er wird errechnet aus dem prozentualen Anteil der irreversiblen Verluste an gelöster Basenkationen mit dem Abfluß aus einem Einzugsgebiet (V) (ausgedrückt in verlorenen Ladungsäquivalenten oder Protonen) an der jährlichen Bruttoproduktion (P) (ausgedrückt in umgesetzten Protonen mit 2 Protonen/Kohlenstoffatom).

$$W = \frac{P - V}{P}$$

Beide Methoden zur Bestimmung des landschaftlichen Wirkungsgrades (thermisch und chemisch) beruhen auf dem Wasser als der bedeutendsten dynamischen Systemkomponenten. Sie ermöglichen eine Rückkopplung der Bewirtschaftungsplanung an die Nachhaltigkeit der Bewirtschaftung.

Obwohl die grundlegenden Tatsachen des Wirkungsgradprinzips bekannt sind, ist es unseres Wissens auf den verschiedenen fraktalen Ebenen von Systemen bisher nicht angewendet worden. Der Vorteil dieser Herangehensweise besteht in der durchgängigen Anwendbarkeit auf verschiedene Bereiche der Naturwissenschaft (z.B. physikalische und chemische Prozesse). Im Ökosystem ermöglicht die Konzentration auf das Wasser und seine Strukturierung nach dem Wirkungsgradprinzip eine Reduktion der Komplexität und gleichzeitig eine Hierarchisierung der Prozesse, die für handhabbare Entwicklungs- bzw. Bewirtschaftungsprozesse dringend notwendig ist.

Die funktionale Beschreibung von Ökosystemen und das Effizienzprinzip im vorliegenden Beitrag basieren auf dem Energie-Transport-Reaktions (ETR) Modell (Ripl 1992, Ripl 1995a and Ripl & Hildmann 2000).

3. ÖKOSYSTEMFUNKTION AUF DEN FRAKTALEN EBENEN

Dissipative Prozesse auf molekularer und präzellularer Ebene

Strukturelle und funktionelle Eigenschaften von Wasser

Flüssiges Wasser bildet die Grundvoraussetzung für alle Lebensprozesse. Das Wasser hat energiedissipative Eigenschaften, d.h. die Fähigkeit, die Energie aus der Wechselwirkung zwischen Sonne und Erde aufzunehmen und räumlich sowie zeitlich wieder abzugeben. Hierdurch wird das Wasser zum wichtigsten dynamischen Medium auf der Erde, das durch physikalische und chemische Zustandsänderungen (z.B. Verdunstung, Dissoziation) energetische Interaktionen aufrecht erhält.

Eine mit Ionen angereicherte und durch das Verhältnis zwischen gelösten Ionen und Lösungsmittel bereits vorstrukturierte Lösung bildet zusammen mit den organischen Makromolekülen die Zellen von Organismen (Cope 1972). Aufgrund vielfältiger Schwingungsmöglichkeiten des Moleküls und der Molekülverbände (Cluster) hat Wasser eine außergewöhnlich hohe Wärmekapazität. Schwingungsstrukturen im Wasser und ihre Modifikationen können durch Wechselwirkung mit elektromagnetischer Strahlung, Ultraschall, durch

Temperatur- und Druckabhängigkeiten erkannt werden. Dabei wird jede energetische Interaktion durch Beschleunigung oder Verzögerung von Materie wirksam und observierbar. Relaxierende Systeme wechselwirken über die elektromagnetische Strahlung und/oder mechanische Schwingungen mit absorbierenden Systemen. Beide werden dabei in ihren Bewegungszuständen verändert. In Flüssigkeiten besteht bei diesen Wechselwirkungen eine höhere Kohärenz, harmonische Schwingungen ersetzen die zufällige Bewegung. Während sich in der Gasphase jedes Teilchen solange geradlinig bewegt, bis es auf ein anderes Teilchen stößt, sind die Teilchen in einer Flüssigkeit, insbesondere in polaren Flüssigkeiten wie Wasser, wesentlich stärker gekoppelt. Durch die elektromagnetischen Wechselwirkungen bewegen sich benachbarte Teilchen räumlich gleichsinnig und mit gleicher Frequenz. Die Wahrscheinlichkeit für Stöße mit anderen Teilchen innerhalb einer solchen kohärenten Struktur wird herabgesetzt. Erst im Bereich von Phasengrenzflächen oder bei Strukturierung des stofflichen Systems z.B. durch Ionen und Makromoleküle kommt es an den Übergängen zwischen dem kohärent schwingenden Wasser und den anderen Teilchen zur Modulation des Schwingungsprozesses, die zu einer lokalen Erhöhung der Reaktionswahrscheinlichkeit führen. In Abhängigkeit von den Amplituden der Schwingungen kommt es hier zur verstärkten Dissoziation des Wassers. In dieser funktionalen Beschreibung der Grundstruktur von Wasser in Zellen findet sich das Wirkungsgradprinzip wieder, das bereits auf molekularer Ebene und weiter auf den höheren fraktalen Ebenen wirksam wird.

In einer wässrigen Lösung werden diese Schwingungsmuster wesentlich durch die gelösten Ionen und Makromoleküle modifiziert. In der unmittelbaren Umgebung eines positiv oder negativ geladenen Ions werden die polaren Wassermoleküle relativ starr räumlich ausgerichtet. Durch Veränderung der Bindungslängen und -winkel kommt es in der Umgebung des hydrophilen Ions oder Moleküls zu einer lokalen Erhöhung der Moleküldichten (Gutmann 1978). In der unmittelbaren Umgebung eines Ions ist die wässrige Lösung deshalb als stark strukturiert anzusehen. Das elektrische Feld der Ionen entkoppelt die Wassermoleküle von ihren wechselseitigen Wasserstoffbrückenbindungen und vermag geordnete Hydrathüllen aufzubauen. In großer Entfernung vom Ion dagegen nimmt der Grad der Strukturierung ab. Innerhalb einer Salzlösung entstehen durch diese strukturellen, durch die Ladungsverteilung bedingte Verteilung der Struktur- und Schwingungsmuster der Wassermoleküle diskret verteilte ausdifferenzierte Räume (Cluster), die auf weitere Moleküle, z.B. Makromoleküle sortierend wirken. Dabei ergeben sich schon aus den Schwingungseigenschaften des Wassers in Bezug auf seine Eigenschaften wie z.B. die Reaktivität diskret verteilte Räume mit geringer Reaktivität – an denen sich vorrangig "Strukturmoleküle" und Polymerisationsprodukte anreichern - und orts- und zeitpräzise durch Modulation der Schwingung energetisch angeregte Bereiche – die letztlich zu "aktiven Zentren der Enzyme" werden. In diesen für die Lebensprozesse essentiellen Strukturen des Wassers liegt der Grund, daß die meisten lebenden Zellen – gleichgültig ob Land-, Meer- oder Süßwasserbewohner – einen relativ engen Bereich der Salzkonzentration im Inneren der Zelle aufbauen, und das Temperaturoptimum z.B. bei Warmblütigkeit in einem relativ engen Temperaturbereich bei 37°C liegt.

Die Reaktivität des Wassers schließt Säure-Basen-Reaktionen (H^+ und OH^-) und damit die Auflösung und Ausfällung von Salzen sowie Redoxreaktionen (Reduktion und Oxidation; Wasserspaltung und Wassersynthese bzw. Photosynthese und Respiration) ein. Die Aktivität dieser Reaktionen ist besonders hoch an Phasengrenzflächen, an denen durch Unterschiede in den Eigenfrequenzen der beteiligten Stoffe die einzelnen Wassermoleküle Verspannungen in Form einer höheren Dissoziation aufweisen können. Dementsprechend kommt es zu einer Entkopplung der elektrischen Energetik

(Elektronenverteilung in verschiedenen chemischen Bindungen) und der mechanischen Energetik (Schwingungen der Kerne, Atome und Moleküle). Durch Aufschaukeln dieses Effektes in harmonischen, d.h. regelmäßig wiederkehrenden Schwingungen kann dadurch die Wahrscheinlichkeit, atomaren Wasserstoff oder ein anderes hoch reaktives Radikal anzutreffen, die Wahrscheinlichkeit 1 erreichen. In entsprechend kleinen, begrenzten Räumen wird durch diese Modulation der Schwingung von Wassermolekülen der pH-Wert raum- und zeitpräzise gesteuert. Die auf der Beweglichkeit von Elektronen und Protonen beruhende Reaktivität des Wassers bzw. der Radikale führt in Verbindung mit Kohlendioxid, organischen Molekülen (z.B. Enzymen) oder Metallen (Cunningham *et al.* 1987) zu chemischen oder biochemischen Reaktionen. Dabei ist Wasser nicht das inerte Lösungsmittel sondern der strukturierende Reaktionspartner. Phasengrenzflächen stellen die bevorzugten Reaktionsorte für alle biochemischen Lebensprozesse dar.

Nach dem Energieerhaltungssatz muß die Energie (z.B. der Lichtenergiepuls) im System dissipiert werden. In Abhängigkeit von der Ausstattung des Systems kommt es dabei zu einer Partitionierung der Energie in Wärme (= Zufallsbewegung der Moleküle) und chemische Energie entsprechend einem Kühlprozeß.

Modellvorstellungen elementarer, energiedissipativer Lebensprozesse

Aufgrund seiner außergewöhnlichen Eigenschaften hatte das Wasser sicher auch eine bedeutende Rolle bei der Entstehung des Lebens auf der Erde. Energetisch können die beschriebenen Prozesse auf der molekularen Ebene des Wassers bereits die Entstehung der Photosynthese und des Lebens auf der Erde erklären. Modellhaft können diese Prozesse vom strukturierten Wasser ausgehend folgendermaßen beschrieben werden.

Die elektromagnetische Wechselwirkung mit der Sonne führt zur Anregung von Elektronen, die insbesondere bei kurzen Wellenlängen eine Radikalbildung verursachen kann (Wasserstoff-, Hydroxylradikal oder hydratisierte Elektronen) (Draganic & Zorica 1971).

Die Bikarbonationen oder Kohlendioxid sind entsprechend ihrem Molenbruch (Teilchen Wasser pro Bikarbonation) in die beschriebene Wasserstruktur integriert. Die Reduktion zu einem Kohlenhydratradikal (CH_2O) könnte an den durch Aufschaukeln von mechanischer Energie aktiven Reaktionszentren bei der beschriebenen Bildung und Reaktion eines Wasserstoffradikals stattfinden. Ein solches Reaktionszentrum ist nicht im "freien" Wasser, sondern eher in der Nähe von Phasengrenzflächen (z.B. in submikroskopischen Rissen von Gesteinen) zu vermuten. Diese Entstehungsgeschichte des Photosyntheseprozesses würde auch erklären, warum der gebildete Sauerstoff aus dem Wasser und nicht aus dem Kohlendioxid stammt. Die gebildeten Kohlenhydratradikale würden in der stetig schwingenden wässrigen Lösung nach dem Wirkungsgradprinzip unmittelbar an Stellen transportiert werden, wo sie bei niedrigster energetischer Lage (= geringste kohärente Schwingungen der Moleküle und Ionen) fernab vom thermodynamischen Gleichgewicht am stabilsten sind. Beim Zusammentreffen mit weiteren Radikalen können sie ihre kinetische Energie durch Polymerisation zu Kohlenhydraten (z.B. Glucose) weiter absenken. Da die Schwingungen der Makromoleküle wegen ihres höheren Molekulargewichtes langwelliger sind als die Schwingungen der Wassermoleküle, bildet sich auf der Ebene der Molekülverbände eine nicht normalverteilte räumliche Struktur heraus, deren Dynamik ebenfalls nicht normalverteilt ist und damit auf die beteiligten Strukturen und Prozesse (z.B. die Reaktionswahrscheinlichkeit) eine durch Resonanzkopplung weitere sortierende Funktion ausübt. Dieser Prozeß würde

erst dann zum Erliegen kommen, wenn die Bildungs- und Zerfallsraten dieser Substanzen ein dynamisches Gleichgewicht erreichen und damit ein höherer Gesamtwirkungsgrad für die Struktur nur noch dadurch erzielt werden kann, daß die Offenheit eines solchen Teilsystems, d.h. seine Stoffverluste minimiert werden und damit der Wirkungsgrad einer solchen präzellularen Struktur erhöht wird.

Eine andere Möglichkeit, den Wirkungsgrad der Gesamtstruktur zu erhöhen, besteht darin, bessere stoffliche Kreisläufe auf der nächst höheren fraktalen Ebene (also z.B. im Zellverband) auszubilden. Dieser "Sprung" des Selektionskriteriums auf die nächst höhere fraktale Ebene ist die Triebfeder für die Selbstorganisation und die Ausbildung von sukzessive komplexeren und größerskaligen Strukturen bei der Evolution der Organismen und der Entwicklung der Ökosysteme auf der Erde. Es muß also davon ausgegangen werden, daß diese prinzipiell möglichen Reaktionen nicht alle gleichzeitig und normalverteilt aufgetreten sind, sondern daß sich bereits sehr früh in der Entwicklung oder anders ausgedrückt schon auf kleinen Ebenen der molekularen Selbstorganisation eine thermodynamisch begründbare Selektion herausgebildet hat. Dabei geht das System vom "Boltzmann-Raum" (zufällige Verteilungen der Prozesse) zum "Hilbert-Raum" über, in dem die Zufälligkeiten durch Prozeßkopplung eliminiert werden und dadurch wesentlich mehr Kohärenz und Muster auftreten.

Es ist heute allgemein akzeptiert, daß Selbststrukturierung und Selbstorganisation der dissipativen Strukturen bereits früh in der Erdgeschichte aufgetreten sind und letztlich über die chemische Evolution zur Entstehung immer komplexerer Strukturen und des Lebens geführt haben (z.B. Lehninger 1979, Ebeling & Feistel 1982). Allerdings konnte die Stabilisierung einfacher biochemischer Zyklen (z.B. Hyperzyklen nach Eigen & Schuster 1979) und kleiner biochemisch aktiver Partikel (z.B. Koazervate nach Oparin und Mikrosphären nach Fox) mit üblichen Selektionskriterien bisher kaum erklärt werden (Ebeling & Feistel 1982). Es wird vorgeschlagen, die gängige Erklärung von der Entwicklung über Zufall und Selektion durch das klein- und großskalig wirksame Effizienzprinzip zu ersetzen, das sowohl die chemische als auch die biologische Evolution nach dem gleichen Funktionsprinzip erklärt. Dabei gilt, daß in stehenden Wellen oder zeitlich abgewickelten geschlossenen Kreisprozessen optimierte Strukturen eine längere Lebensdauer aufweisen als verlustreiche Strukturen. Letztere sind zufälliger dissipative Strukturen mit einem höheren irreversiblen Prozeßanteil. Strukturen mit höherer Effizienz und Stabilität hinsichtlich dieser Kreisprozesse setzen sich gegen die anderen Strukturen durch (Effizienzoptimierung). Über längere Zeiträume muß das Beständigere selektiert werden (vgl. auch Eigen & Winkler 1987). Damit ist die biochemische Evolution genauso wie die Entwicklung der Ökosysteme als thermodynamische Notwendigkeit (Ripl & Hildmann 1997) erklärbar.

Nutzung energetischer Muster durch Zellen und Organismen

Das Wirkungsgradprinzip wird bereits auf der Ebene von Zellen und Organismen über die Organisation der Stoffflüsse in verlustarmen, gekoppelten Kreislaufstrukturen erkennbar. Die Zellbestandteile (strukturiertes Wasser, organische und anorganische Wasserinhaltsstoffe, Strukturbausteine wie z.B. Zellorganellen, Membranen und DNS) werden in der Zelle weitgehend ortsfest und in zyklischen Abläufen angeordnet. Die Zellmembran steuert den Stoffaustausch mit der Umgebung und minimiert diesen. Die in den Stoffwechsel einbezogenen Stoffe (Wasser, Ionen, niedermolekulare organische Substanzen

und Gase) werden selektiv und getaktet durch die Zellmembran transportiert. Da sämtliche biochemischen Reaktionen und Transporte im Organismus von einer mit organischen und anorganischen Komponenten angereicherten wässrigen Struktur getragen werden, könnten Organismen auch als "strukturop optimiertes Wasser" (Ling 1984, Cope 1972) angesehen werden, das fernab vom chemischen Gleichgewicht den energetischen Dissipationsprozess trägt und dessen Wirkungsgrad optimiert ist, d.h. harmonische Schwingungen und kurzgeschlossene Kreisläufe ausbildet.

Für Einzeller gilt bereits: je effektiver ein hoher Stoffumsatz durch geordnete Kreisprozesse abläuft und je weniger Verluste die Zelle macht, desto beständiger und damit überlebensfähiger wird er, wobei die für den Betrieb der Prozesse notwendige Nahrungsaufnahme minimiert wird. In mehrzelligen Organismen wird dieses Effizienzkriterium durch die synergetische Arbeitsteilung der Zellen und Zellverbände und durch organismusinterne Transportsysteme (z.B. Phloem und Xylem bei Pflanzen, Blut- und Lymphkreislauf bei Tieren) ergänzt. Auch mehrzellige Organismen minimieren durch den internen Stoffkreislauf bereits einen Teil ihrer irreversiblen Verluste. Auf der nächst höheren fraktalen Ebene werden enge Kopplungen zwischen zwei Organismen wirksam, wie sie z.B. bei der symbiontischen Stickstofffixierung oder bei der Nutzung von Algenexsudaten durch Bakterien beobachtet werden.

Das Wasser und insbesondere durch Ionen und Makromoleküle strukturierte Zellen bilden keinen gleichmäßigen Reaktionsraum, in dem sich alle chemischen Prozesse durch Gleichgewichtskonstanten zwischen den homogen verteilten Reaktionspartnern beschreiben lassen. Prozesse in derartig kleinen räumlichen Einheiten lassen sich durch die gegenwärtigen chemischen und physikalischen Konzepte kaum hinreichend gut beschreiben. Bei vielen Untersuchungsmethoden werden die Makromolekül-Wassercluster-Strukturen zerstört, wodurch ein grundlegendes Verständnis des Lebensprozesses und insbesondere auch ihre Kopplung zu kleinräumigeren und großräumigeren Prozessen bisher kaum möglich war.

Für das Verständnis der Prozesse auf Zell- und Organismusebene scheint wiederum der energiedissipative Wirkungsgradansatz sinnvoll. Bei der Verteilung eines energetischen Potentials besitzen Organismen immer mehrere Freiheitsgrade zur Energienutzung (Partitionierung durch chemische Reaktion oder Temperaturerhöhung). Energetische Potentiale für Organismen sind: absorbierte elektromagnetische Strahlung (Licht), der mechanische Transport von Reaktanden, die sich fernab vom thermodynamischen Gleichgewicht befinden (z.B. beim Kontakt von Sauerstoff und reduzierter organischer Substanz) sowie die Schwingungsmuster des strukturierten kohärenten Wassers. Mögliche Prozesse, die durch diese Potentiale angetrieben werden, sind: Transportprozesse, die Erwärmung (Beschleunigung der molekularen Bewegung, die sich in einem kohärenten (polarisierten) Anstieg der Schwingungsamplituden äußern kann), die Absorption von Strahlung durch die Anregung von Elektronen auf Molekülorbitalen und die chemische bzw. biochemische Reaktion. Da für den Ablauf chemischer Reaktionen stets eine Aktivierungsenergie notwendig ist, die außerdem durch Katalyse (energetisches phasengerechtes Aufschaukeln) in weitem Rahmen veränderbar ist, bestehen im Organismus jedoch Wechselwirkungen zwischen diesen Freiheitsgraden der Energienutzung. Auf der Ebene des strukturierten Wassers und der Zellen können Organismen dabei Synergie-Effekte aus dieser internen Kohärenz nutzen. Einen energetischen Antrieb für die Lebensprozesse ausschließlich durch einen einzelnen Prozeß zu erklären, erscheint daher nicht ausreichend. Die Variabilität der photosynthetischen Effizienz bzw. die Quantenausbeute für einzelne Organismen deuten auf diese Synergieeffekte hin. Verschiedene

Organismen können die Energetik ihrer Umgebung für sich nutzen und damit Lebensfunktionen mit geringerer intern erzeugter Energie (z.B. aus NADH + H⁺, NADPH + H⁺ oder ATP) betreiben, als bei ausschließlicher Nutzung dieser Energieformen. Im folgenden werden mögliche Beispiele für diese bisher kaum beschriebenen Funktionen gegeben.

Die beschriebenen Mechanismen können zusammengefaßt werden als Strategien, ein Versorgungsdefizit der Organismen (z.B. CO₂-Mangel, Lichtmangel) zu umgehen. Auf der anderen Seite können die über das Wasser vermittelten energetischen Prozesse jedoch auch zur Behebung eines Entsorgungsdefizites (=Aufhebung der Endprodukthemmung, z.B. O₂-Übersättigung bei einem Überangebot von Licht) eingesetzt werden. Damit werden die Möglichkeiten der Organismen erweitert, einen bestehenden Energiepuls auf den Mittelwert einzulenken, und stoffliche Kreisläufe kürzer geschlossen. Wie die Vergesellschaftung verschiedener Organismen in dem gleichen Sinne arbeitet, wird im Abschnitt "Zönosenkernstruktur (ZKS)" erläutert.

Das Verständnis der Energetik auf der Ebene der Wassercluster, d.h. beim Zusammenwirken mehrerer Wasser- und organischer Moleküle in der Zelle, kann zu übergreifenden und ganzheitlichen Erklärungen für die Lebensvorgänge beitragen. Bislang haben sich die Naturwissenschaften mit dieser von der atomaren und molekularen Sichtweise losgelösten Betrachtung schwer getan. Teleologische und ganzheitliche Erklärungen (Sinnerklärungen) für die sich selbst organisierenden Naturphänomene (z.B. Resch & Gutmann 1987) wurden bislang als philosophisch und nicht naturwissenschaftlich begründbar eingeordnet. Die Betrachtung der fraktalen Ebenen nach dem Wirkungsgradprinzip bietet eine Möglichkeit, Prozesse aus der Interaktionsdynamik zwischen fester und flüssiger Phase, insbesondere den Wasserphasen auf supramolekularer Ebene, naturwissenschaftlich zu begründen.

Photosynthetische Effizienz

Die Temperatur und damit die Wärmebewegung der Moleküle in einer Zelle führen ähnlich wie in Kristallen zu intern geordneter, hier als harmonisch bezeichneter Bewegung. Bei steigender Temperatur steigt bis zu einem gewissen Grad die interne kohärente Oszillation, die als harmonische Schwingung auftritt. Durch diese Ordnung und das damit bewirkte Aufschaukeln molekularer Strukturen kommt es an räumlich diskreten Stellen zu einer höheren Dissoziation und damit zu einer Steigerung der Reaktionswahrscheinlichkeit z.B. für die Wasserspaltung (=Photosynthese). Diese Betrachtungen gelten für den in der Natur beobachteten Temperaturbereich. Bei höheren Temperaturen (z.B. bei Warmblütern deutlich über 37°C) kann die zusätzliche Energie nicht mehr in kohärenten Dissipationsprozessen genutzt werden, dabei nimmt der Zufallsanteil der Bewegung (die ungeordnete Wärmebewegung) in den Zellen wieder zu und die Koordination der Zellprozesse wird abgesenkt oder geht verloren. Die Effizienz der Zelle und damit ihre Langlebigkeit sinken ab.

Aus dem Verhältnis der bei der Photosynthese verbrauchten Lichtquanten und den bei der Atmung gebildeten energiereichen Verbindungen zur freien Energie der Photosynthesegleichung bzw. Respirationsgleichung errechnet sich ein theoretischer Wert des Wirkungsgrades der Photosynthese und der Atmung, der bei 38 % liegt, wobei 8 Lichtquanten pro involviertem CO₂ in die Rechnung eingehen. In der Natur soll jedoch die photosynthetische Effizienz wesentlich geringer sein, etwa zwischen 0,2 und 8 % (Lehninger 1979), für Phytoplankton zwischen 0,16 und 1,65 % (Lampert & Sommer 1993). Als herkömmliche Erklärung dafür wird die verringerte Effizienz des Photosyntheseapparates

angeführt. Diese soll auf einer nicht vollständigen Kopplung zur Dunkelreaktion der Photosynthese, die in C3- und C4-Pflanzen biochemisch verschieden geregelt ist, auf der verschiedenen Ausbildung von Photosystem I und II, auf Beschattungseffekten und Transportproblemen beruhen. Zusammengenommen können durch die Struktur des Photosyntheseapparates Schwierigkeiten für den effektiven Elektronentransport oder für den Herantransport von CO₂ und anderen Reaktanden oder den Abtransport von O₂ resultieren.

Eine alternative Erklärung für die geringe Quantenausbeute könnte aus den übergeordneten Strukturen des "strukturierten Wassers" hergeleitet werden. Durch die großräumigen elektromagnetischen bzw. mechanischen Schwingungen werden Transport- und Reaktionsprozesse der Photosynthese unterstützt. Für die Aufrechterhaltung dieser kohärenten Schwingungen wird Energie benötigt, die bei der herkömmlichen Betrachtung als nicht genutzte Energie bilanziert wird. Es scheint daher wenig zielführend, Systemgrenzen innerhalb der Zelle auf den eigentlichen Photosyntheseapparat zu beziehen. Vielmehr scheint es notwendig, die Gesamteffizienz der Zelle bzw. sogar des Zellverbandes zu betrachten. Das energiedissipative Geschehen in einer Zelle ist deshalb im Gegensatz zu chemischen Reaktionen im Laboratorium nicht mit Überlegungen zur Gibb'schen Freien Energie einer Einzelreaktion zu erfassen. Der dissipative Prozess bedeutet in jedem Fall eine Partitionierung der Energie entsprechend den lokalen und temporären Freiheitsgraden, die sich aus dem Phasengeschehen ergeben, in chemische Reaktion oder Erwärmung der Struktur. Aus diesem Grund ist auch die Modellierung von Exergie dann nicht möglich, wenn die Phasenlagen als diskrete räumliche und zeitliche Verteilungen nicht bekannt sind.

Andererseits bietet diese Betrachtungsweise auch die Möglichkeit, die Energetik eines Organismus nicht nur aus Photosynthese und Respirationsaktivität abzuleiten, sondern die notwendige Energie zum Teil aus kohärenten harmonischen Bewegungsmustern durch Dämpfung von Amplituden zu gewinnen. Als Beispiel sei die Temperaturabhängigkeit der Photosynthese bzw. auch der Salzeinfluß als Modulator für die Kohärenz genannt. Bei höheren Temperaturen nimmt die photosynthetische Effizienz zu (Reynolds 1984). Es könnte sein, daß diese Erhöhung darauf zurückzuführen ist, daß Synergien zwischen der höheren Temperatur und der Photosynthese bestehen. In diesem Fall wird die – im Bereich bis zum Temperaturoptimum - verstärkte kohärente Schwingung im strukturierten Wasser ebenfalls energetisch für die Photosynthese genutzt. Ähnliche Synergismen könnten auch bei der Nutzung von anderen Stoffen z.B. bei der Heterotrophie und der Mixotrophie (Flagellaten) eine Rolle spielen.

Bei einer Gesamtbetrachtung des Photosyntheseapparates unter Beachtung der energetischen Randbedingungen für die ablaufenden Prozesse könnte sich ergeben, daß die photosynthetische Effizienz wesentlich höher ist, als sie bei der herkömmlichen Betrachtung angegeben wird. Für den Gesamtprozeß sind neben der Berücksichtigung der benötigten Lichtquanten, ATP, NADH und der gebildeten Glucose weitere Prozesse in die Energiebilanz mit einzubeziehen. Der Photosyntheseapparat hat jedoch in einer belichteten und damit starken Schwingungsmustern ausgesetzten Umgebung noch weitere Aufgaben zu erfüllen. So ist wahrscheinlich zur Aufrechterhaltung der hochentwickelten Schwingungsmuster im akzessorischen Pigmentsystem sowie zum An- und Abtransport von Reaktanden ebenfalls Energie erforderlich. Bezieht man diesen Energiebedarf in die Bilanz mit ein, könnte die Effizienz des Prozesses insgesamt nahe an 100 % heranreichen.

Zusammenfassend besteht die Möglichkeit, daß die photosynthetische Effizienz durch die Bündelung verschiedener Arten der Energiegewinnung (elektromagnetische Strahlung, Wärmebewegung der Wassercluster, Heterotrophie, Mixotrophie) erhöht wird.

Synthese von Kieselshalen

Manche Diatomeen- und Chrysophyceen-Arten (Heterokontophyta) gelten als Schwachlichtalgen und können bereits bei geringen Temperaturen (z.B. in Seen unter dem Eis oder im zeitigen Frühjahr) eine für ihr Wachstum ausreichende Photosynthese ausführen. Sie können dabei die Konzentration gelöster Kieselsäure in wenigen Tagen bis auf etwa $0,1 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-3}$ senken. Die Auflösung von Silikat ausgehend vom Quarz oder vom amorphen Silikat ist ein energetisch aufwendiger Prozeß, bei dem als energetische Triebfeder eine erhöhte Konzentration von OH^- - Ionen beteiligt sein kann. Es wird vermutet, daß die Umkehrung des Auflösungsprozesses, also die Polymerisierung von gelöster Kieselsäure zu amorphem Silikat, mit einem Energiegewinn für die Algen verbunden ist. Dieser Energiegewinn könnte entweder direkt zu einer Erhöhung der photosynthetischen Effizienz führen oder durch die Einsparung von Zellwandbaustoffen (z.B. Zellulose) eine energetische Entlastung für die Strukturbausteinsynthese ermöglichen. An der räumlichen und energetischen Kopplung von Silikat-Polymerisation und Photosynthese könnte der Golgi-Apparat beteiligt sein, der anscheinend Vorläufer der Kieselshale bildet. Die Kieselsäureschuppen der Chrysophyceen werden sogar direkt am Chloroplasten gebildet. Beiden Algengruppen besitzen außerdem einen peripheren Stapel aus Thylakoiden des Chloroplasten parallel zur Zelloberfläche (Hoek & Jahns 1984, South & Whittick 1987), der ebenfalls an der energetischen Kopplung beteiligt sein könnte.

Funktionale Eigenschaften von Schleimen

Ein weiteres Beispiel stellen die Bewegungsapparate von pflanzlichen und tierischen Organismen dar, die an den Oberflächen Schleimstrukturen aufweisen. Diese Schleime zeichnen sich durch ihren kolloidalen und amphoteren Charakter aus, der Änderungen des Sol- und Gel-Zustandes in Abhängigkeit vom pH (isoelektrischer Punkt) aufweist. Der aktuelle pH an Grenzflächen ist durch Beschleunigung und Verzögerung der Wassermoleküle, die in Cluster eingebunden sind, moduliert und steuerbar, d.h. er variiert mit den an der Phasengrenzfläche auftretenden Wasserbewegungen und Turbulenzen. Im Gegensatz zum "freien Wasser" ist an den Phasengrenzflächen keine harmonische Schwingung des Wassers mehr möglich. Durch Phasentrückkopplungen wird der pH dabei orts- und zeitpräzise angehoben bzw. abgesenkt und bewirkt eine rasche rückgekoppelte Veränderung der Schleimstoffe zwischen Sol- und Gel-Zustand. Bildlich gesprochen wird die Bewegung der Wassercluster über eine Verfestigung oder Verflüssigung der Kolloide in den Schleimen für gerichtete, der Peristaltik ähnlichen Bewegung genutzt. Eine Abbremsung der Schwingungsamplituden im Wassercluster würde natürlich eine geringe, lokale Abkühlung des beteiligten Wassers bedeuten. Die Energie für die Fortbewegung (z.B. Geißelbewegung, Schwimmen von Fischen) könnte auf diese Art teilweise aus der Temperatur des Wassers (insbesondere des Meerwassers) an der Grenzschicht bezogen werden und müßte damit nicht vollständig durch organismusinterne biochemische Reaktionen gewonnen werden.

Stickstofffixierung

Auch Mechanismen, die an der Dämpfung eines energetischen Überangebotes beteiligt sind, spielen auf der Ebene von Zellen oder Organismen eine Rolle. Als Beispiele dafür soll die Stickstofffixierung angeführt werden. Die Fixierung von molekularem Stickstoff wird nur von Prokaryonten (Bakterien, blaugrüne Algen) durchgeführt. Das durchführende, sauerstoffempfindliche Enzymsystem, die Nitrogenase, ist in anaeroben Teilen (z.B. in Wurzelknollen von Pflanzen oder in den Heterozysten einiger blaugrüner Algen (Nostocales)) angesiedelt (Reynolds 1984). Zur Aufrechterhaltung des anaeroben Milieus haben Heterozysten eine verdickte Zellwand, eine hohe Atmungsaktivität, und scheiden organische Substanz aus, wodurch sich an ihrer Oberfläche Sauerstoff verbrauchende heterotrophe Bakterien ansiedeln. Zusätzlich besitzen die Heterozysten nur das Photosystem I, das zwar Elektronen übertragen und ATP synthetisieren kann, dem aber die Fähigkeit zur Wasserspaltung und damit zur Produktion von Sauerstoff fehlt. Für die Übertragung der Elektronen auf molekularen Stickstoff benötigt die Nitrogenase ATP und NADPH als Elektronendonator, als Endprodukt wird Ammonium gebildet. Das NADPH stammt wahrscheinlich aus dem Abbau von Kohlenhydraten aus benachbarten Zellen (South & Whittick 1987).

Abgeleitet aus der Beobachtung, daß die Stickstofffixierung oft bei einer Limitierung der Algen durch anorganischen Stickstoff auftritt, wird die Stickstofffixierung meist als Mechanismus zur Stickstoffversorgung der Algen angesehen. Da die höchste Aktivität der Stickstofffixierung jedoch peakhaft während Zeiten höchster Belichtung gefunden wurde (z.B. Leonardson 1984), könnte man diesen Prozeß auch als Mechanismus des Umgangs mit einem Überangebot an Energie (Licht) ansehen. Die Zellen könnten ihren Stoffwechsel durch die Fixierung entlasten, so daß die energetische Anregung bei ansteigenden pH-Werten und der gleichzeitigen Limitierung von CO₂ nicht zu einer Schädigung des Photosyntheseapparates führt.

Die Zönosenkernstruktur (ZKS) – die Vergesellschaftung der Organismen

Das Konzept einer kleinsten Ökosystemeinheit wurde im Projekt zum "Stör"-Einzugsgebiet (Norddeutschland) im Zusammenhang mit dem Energie-Transport-Reaktions- (ETR-) Modell entwickelt (Ripl *et al.* 1995, Ripl 1992, Ripl 1995a, Ripl & Hildmann 2000). Nachdem in den vorigen Abschnitten das vorrangigste Kriterium für die Evolution und Selektion dissipativer Strukturen identifiziert wurde, wird diese Spielregel nun auf der nächst höheren fraktalen Ebene, der zönotischen Ebene angewendet. Auch hier läßt sich wieder die Ressourceneffizienz beziehungsweise der Wirkungsgrad als das Selektionskriterium auffassen, das bei der Dissipation der Energie die meisten geschlossenen Kreisprozesse aufweist und damit den Anteil der irreversiblen Prozesse minimiert. Eine höhere Nutzungseffizienz einer zusammengesetzten dissipativen Struktur bedeutet damit gegenüber einer benachbarten Struktur mit geringerer Effizienz, daß sich die erstere rascher ausbreitet, während die zweite Struktur langsamer wächst oder sogar auf Kosten der ersteren schrumpft. Die bessere Ressourceneffizienz führt unter den aktuellen Bedingungen zu stabileren bzw. nachhaltigeren Strukturen und dämpft die Stoffflüsse.

Auf der zönotischen Ebene stellt die Zönosenkernstruktur (ZKS) die kleinste Einheit dar, auf der die Evolution bzw. die Sukzession stattfindet und ein thermodynamischer Wirkungsgrad angegeben werden kann. Diese Struktur besteht aus fünf funktional definierten Komponenten, die befähigt sind sich so zu koppeln, daß Wasser- und Stoffkreisläufe internalisiert werden und damit weitgehend geschlossen werden können. Zu den fünf Komponenten gehören.

1. die Primärproduzenten mit ihrer Doppelfunktion, nämlich einerseits die stoffliche und energetische Basis herzustellen für sämtliche heterotrophen Strukturen, andererseits
2. die zweite funktionale Komponente, das Wasser, als Kühl-, Transport- und Reaktionsmittel im Prozess der Evapotranspiration zu pumpen. Bei diesem Prozess entsteht ein an den Produktionsprozeß rückgekoppelter Regelkreis, der im kapillaren Gefüge des
3. Streupuffers den Zugang von Luft bzw. Sauerstoff für die folgende Komponente,
4. die Destruenten (bestehend aus Bakterien und Pilzen) steuert. Nähr- und Mineralstoffe werden somit im Streupuffer, der als Stoff und Energiespeicher dient, im feuchten Umfeld solange gespeichert, bis eine Absenkung des Wassergehalts eine Mineralisierung durch Bakterien und Pilze ermöglicht. Durch diese Kopplung kann der Energie- und Nährstoffspeicher effizient und verlustarm genutzt werden. Diese 4 Komponenten benötigen zur verlustarmen Regelung der Energiedissipation in lokalen Strukturen noch die Bewirtschaftungskomponente, nämlich die
5. Nahrungskette bestehend aus niederen und höheren faunistischen Komponenten um durch Bewirtschaftung der Primärproduzenten und Destruenten Raum zu schaffen und dadurch auch den wichtigen Prozeß der Reproduktion aufrechtzuerhalten und die dissipative Effizienz zu steigern.

Bei der Zönosenkernstruktur findet eine perfekt rückgekoppelte Regelung statt, in der das "bottom-up" bzw. "top-down" Prinzip nicht mehr kausal erklärt werden kann. Es entsteht ein zentraler Schaltkreis, der in seiner Effizienz und Stabilität nach seiner lokalen bzw. temporären Ressourceneffizienz zu bewerten ist. Dieser Schaltkreis impliziert, daß es eine Bewirtschaftungsspanne gibt, in der durch Bewirtschaftung durch die Nahrungskette der energetische Wirkungsgrad so geregelt werden kann, daß die energetische Einlenkung der Energiepulse zu einer erhöhten Effizienz der Energienutzung führt. Bei maximaler Kreislaufführung können dabei die Restpotentiale lokal besser genutzt werden. In ökologischen Termen und bezogen auf die Prozesse Produktion und Respiration ausgedrückt bedeutet dies eine Maximierung der Bruttoproduktivität bei Absenkung der Nettoproduktivität auf Null. Dabei wird die Energie vollständiger dissipiert und der Energiefluß maximal gleichmäßig. Die Absenkung der Energieflußdichte erreicht die ZKS durch (1) Verdunstung von Wasser, (2) Entwicklung von Biomasse, (3) Entwicklung von kurzen und daher eher geschlossenen Verdunstungs-Kondensationszyklen, (4) mit internen Stoffkreisläufen und (5) durch Erwärmung des Bodens (Substrates).

An einem Beispiel soll die raumzeitliche Komponente der Prozeßkopplung in der Zönosenkernstruktur erläutert werden. Dazu werden in einem Gedankenexperiment zwei Versuchsansätze mit Wasser und Organismen betrachtet, die beide die gleiche Menge an Algenzellen und Bakterien enthalten. Im ersten Experiment sollen Algen und Bakterien zufällig verteilt im Wasser schweben. Nach dem Ein- bzw. Ausschalten von Licht ergeben sich in der Versuchsanordnung hohe Schwankungen von z.B. Sauerstoff, pH, gelöstem Phosphat usw. Der Austausch der Stoffe erfolgt immer über einen relativ langen Transportweg zwischen Algen und Bakterien über das freie Wasser, in dem in Abhängigkeit von der Beleuchtungsphase erhöhte Schwankungen dieser Parameter auftreten.

Im zweiten Experiment soll die gleiche Menge von Algen und Bakterien eng miteinander vergesellschaftet sein, wie es z.B. im Aufwuchs (auf Pflanzen oder anderen festen Substraten) der Fall ist. Algen und Bakterien haben in diesen Strukturen direkten Kontakt. Bei Anschaltung der Beleuchtung kann der von diesen Algen produzierte Sauerstoff daher sofort kurzgeschlossen von den Bakterien veratmet werden. Andererseits können von den Bakterien freigesetzte Nährstoffe und Kohlendioxid wesentlich schneller von den Algen aufgenommen werden. In diesem zweiten Experiment werden bei gleichem Stoffumsatz deutlich geringere Schwankungen der Parameter Sauerstoff, pH und Phosphat im freien Wasser meßbar. Trotz der im Vergleich zum ersten Experiment gleichen Energieflußdichte befindet sich in der zweiten Versuchsanordnung eine hoch effiziente Vergesellschaftung, bei der Stoffverluste minimiert sind. Die gleiche Energiemenge wird in kleinen, internalisierten (von der großskaligen auf die kleinskalige Ebene verlagerten) Stoffkreisläufen umgesetzt. Diese Experimente zeigen außerdem, daß eine Interpretation von Meßergebnissen nur mit Kenntnis der Strukturverteilung möglich ist.

Aus diesem Regelkreismodell folgt, daß durch die rekursive Rückkopplung sämtlicher Komponenten über die Zeit gesehen harmonische Muster entstehen. Für eine funktionierende Rückkopplung sind mittlere Dichten der Organismen notwendig – sie dürfen nicht in zu hoher oder zu niedriger Zahl vorkommen. Jeder Eingriff stellt einen Störpuls dar, der entweder bei niedriger Störfrequenz gedämpft werden kann, oder bei einer für diese ZKS relativen Überschreitung der Störfrequenz zu ihrer Degradierung führt.

Der Wirkungsgrad einer ZKS kann durch das Verhältnis ihrer Stoffverluste zu ihrem Energiefluß bestimmt werden. Beim Ansteigen der Verluste liegt meist eine schlechtere Dämpfung des Energieflusses durch die ZKS vor. Zönosenkernstrukturen mit höherem Wirkungsgrad sind durch Kreislaufschließung und effizientem Umgang mit dem Vorrat des Standortes an Nutstoffen dauerhafter als Strukturen mit geringem Wirkungsgrad, da letztere die verfügbaren Mineralstoffe (Basenkationen) mit dem Abfluß verlieren. ZKS'en, in denen die einzelnen Elemente in Raum und Zeit gut gekoppelt sind (in Phase sind), haben geringere Verluste und einen höheren Wirkungsgrad.

Ein Indikator für den Wirkungsgrad verschiedener Standorte kann über kontinuierliche Temperaturmessungen abgeschätzt werden (Ripl *et al.* 1995, Hildmann 1999). Zönosenkernstrukturen mit geringem Wirkungsgrad weisen höhere Fluktuationen der Temperatur (höhere Maxima, tiefere Minima) auf.

Im Ökosystem zeigt eine dauerhafte Zönosenkernstruktur während der Sukzession bei guter Kopplung oder Vergesellschaftung der einzelnen Elemente mit ihrer Umgebung den höchsten Wirkungsgrad. Während der Sukzession und der Evolution in reifen Ökosystemen können neu hinzukommende Arten nur bestehen, wenn sie den Gesamtwirkungsgrad durch Kopplung der Prozesse und Vergesellschaftung mit den bestehenden Arten anheben. Das Strukturierungspotential und die Geschwindigkeit der Sukzession resultieren aus der Differenz zwischen dem maximalen, nutzbaren energetischen Potential und der aktuellen Nutzung dieses Potentials. Die raumzeitliche Dynamik der ZKS ist in Bezug auf die Phase der Sukzession entweder räumlich stärker und zeitlich schwächer in einer Aufbauphase, oder sie ist räumlich schwächer und zeitlich stärker in einer Optimierungsphase (Reifestadium). Anders ausgedrückt besteht in einer Etablierungsphase mit Dominanz von schnellwachsenden Organismen (r-Strategie) eine nur vom Organismus abhängige Energie- oder Zeitlimitierung der Entwicklung, während eine Optimierungsphase mit vergesellschafteten Organismen (K-Strategie) erst durch Raumlimitierung (z.B. als Limitierung von

Nährstoffen) und die dadurch bedingte Notwendigkeit zur Schließung von Stoffkreisläufen eingeleitet wird. Für die Optimierung und Selbstorganisation in der Natur - aber auch in einer reifen Gesellschaft - ist diese Raum- oder Ressourcenlimitierung eine unabdingbare Voraussetzung.

Ökologischer Wirkungsgrad der Landschaft

Der Grad, bis zu dem die Energiedissipation in einer abgegrenzten Landschaftsfläche (z.B. Einzugsgebiet, Teileinzugsgebiet oder Funktionsbereich einer Zönosenkernstruktur) über einen bestimmten Zeitraum (z.B. ein Jahr oder den Lebenszyklus von langlebigen Produzenten wie Bäumen) geschlossen ist, kann als Maß für die Qualität der energiedissipativen Struktur angesehen werden. Die Größe des Wirkungsgrades hat allerdings gewisse systemtheoretische Grenzen. Wenn ein Energiepuls einer bestimmten Frequenz innerhalb der Systemgrenzen vollständig gedämpft wird (keine raumzeitliche Instabilität der Energieflußdichte oder der Stoffbilanz über die Systemgrenzen hinweg), dann wären die Stoffkreisläufe perfekt und verlustfrei, der Wirkungsgrad des Systems wäre eins. Nach dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik kann diese Grenze jedoch nicht erreicht werden (ein Perpetuum mobile existiert nicht) und ein gewisser Grad an Offenheit des Systems ist nicht vermeidbar.

Ein ökosystemarer Wirkungsgrad kann nur für raumzeitlich weitgehend - wenn auch nicht vollständig - geschlossene Systeme mit klaren Systemgrenzen (z.B. eine Zönosenkernstruktur oder auf größerer Skala ein Einzugsgebiet) angegeben werden. Wo derartige Abgrenzungen fehlen, werden die funktionalen Beziehungen im System (wie z.B. der Stoffumsatz) in willkürlicher Weise abgetrennt und die Bestimmung einer Systemeffizienz wird bedeutungslos. Die Festlegung von klar abgegrenzten Systemgrenzen für die Abschätzung des Systemwirkungsgrades ist bei der Betrachtung größerer Einheiten leichter. Die Stoffverluste über die räumlichen Systemgrenzen hinweg zeigen ein relatives Minimum, wenn die Grenze z.B. einer Einzelpflanze, eines Baumbestandes, eines Teileinzugsgebietes, oder eines größeren Flußeinzugsgebietes erreicht werden. Ähnliche Verhältnisse bei der Interpretation von ökosystemaren Prozessen gelten für die zeitliche Betrachtung von Systemen z.B. beim Lebenszyklus eines Baumes.

4. ENTWICKLUNG VON ÖKOSYSTEMEN – SELBSTORGANISATION UND DEGRADIERUNG

Die Prozesse in Ökosystemen wurden in den vorigen Abschnitten gegliedert nach fraktalen Ebenen beschrieben. Hervorzuheben ist, daß die fraktalen Ebenen eine Rückkopplung ihrer Prozesse aufweisen. Zugrunde liegt dem das Vorhandensein eines strukturierten Energieangebotes aus der Wechselwirkung zwischen Sonne und Erde (im Tag-Nacht-Rhythmus gepulste Energie) einerseits und eines dissipativen Mediums (des Wassers) andererseits. Durch seine dissipative Eigenschaft hält das Wasser permanente Transport- und Reaktionsprozesse aufrecht, die zu einer Potentialverteilung führen (Energiedissipation, vgl. Abschnitt 2). Als energiedissipative Prozesse wurden die Verdunstung und raum-zeitlich verzögerte Kondensation des Wassers (Kreislaufführung), seine vermehrte Dissoziation in OH^- und H^+ -Ionen (erhöhte Reaktivität) und damit einhergehend vermehrte Stofflösungs-, -transport- und -ausfällungsprozesse, sowie die Spaltung des Wassers im Rahmen der

Photosynthese mit nachfolgender Veratmung der Photosyntheseprodukte beschrieben (vgl. Abschnitt 3.2). Die Energiedissipation durch das Medium Wasser kann somit funktional als strukturierend für sämtliche Wechselwirkungen auf den verschiedensten Betrachtungsebenen zugrunde gelegt werden.

Die energiedissipativen Prozesse bestimmen auch die Abläufe in Ökosystemen. Dabei können Ökosysteme zu ihrer funktionalen Bewertung in folgende zwei Klassen unterteilt werden:

1. Intakte, sich selbst strukturierende und optimierende, nachhaltige Systeme auf der einen Seite und
2. transiente, degradierte, ihre Struktur verlierende und schnell alternde Systeme auf der anderen Seite.

Die beiden Typen "intakt" und "transient" sind für ein funktionales Verständnis von Ökosystemen ausreichend. Sie ermöglichen relativ einfache Bewertungen und unmittelbar daraus ableitbare Zielvorgaben für die Sanierung und Restaurierung der Ökosysteme.

Intakte Ökosysteme sind durch effiziente, d.h. stoffverlustarme Energiedissipation charakterisierbar. Die Optimierung wird durch Schließung von Kreisläufen erreicht, wobei die Bruttoproduktion maximiert und die Nettoproduktion auf Null gesenkt wird (vgl. Odum 1969). Die gepulst wirksame Energie wird durch eine weitgehend geschlossene Kreislaufführung des Wassers und gekoppelt daran auch der Nähr- und Basenstoffe eines Standortes dissipiert. An Land unterliegt das Wasser in intakten Systemen nicht mehr nur großräumigen Verdunstungs- und Kondensationszyklen, sondern zunehmend rückgekoppelt an den im Tag-Nacht-Rhythmus wirksamen Energiepuls weitgehend ortskonstanten, kurzgeschlossenen Zyklen. Die häufige und kleinräumige Kreislaufführung des Wassers dämpft nicht nur optimal die Tag-Nacht-Temperaturunterschiede, sondern minimiert zugleich die Stoffauswaschungen in Richtung der Gewässer (vgl. Abschnitt 2). In derart optimierten Ökosystemen liegt ein sehr hoher chemischer und thermischer Wirkungsgrad vor, bei weitgehend intakten und entwickelten Landschaften theoretisch nahe bei 1. Auch die Seen, die der Landschaft über den Wasserfluß nachgeordnet sind, weisen bei Intaktheit des Systems einen eher oligotrophen (nährstoffarmen) Status auf. Sie können somit als Indikator für die Nachhaltigkeit und Stabilität ihrer Umgebung, d.h. des zugehörigen Einzugsgebietes gelten.

Der Wirkungsgrad (vgl. Abschnitt 2) bildet in Ökosystemen ein starkes Selektionskriterium für Selbstoptimierung und Selbstorganisation in Richtung dauerhafter Strukturen. Ineffiziente, nicht nachhaltige Strukturen werden durch effiziente, nachhaltige Strukturen mit verbesserter Funktionalität und verminderten Verlusten ersetzt. Dadurch strukturiert das Wirkungsgradprinzip die Verteilung und Kopplung von parallelen und sequentiellen Prozessen auf den verschiedenen räumlichen (fraktalen) Ebenen.

Der folgende Abschnitt beinhaltet einen Überblick über intakte Funktion einerseits und über Degradierung eines Ökosystems andererseits, jeweils differenziert nach den Kompartimenten Atmosphäre, Vegetation, Boden, Fließgewässer und Seen.

Atmosphäre

Intakte Atmosphäre

Die großräumigen Zyklen des Wassers erfolgen zwischen der globalen Stoffsenke Meer und den Kontinenten. Der Abfluß von den Kontinenten beträgt etwa $250 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$, wogegen bei der Niederschlagsmessung über den Kontinenten eine Summe von $670 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$ angegeben wird (Zachmann 1976).

Unberücksichtigt bleibt bei dieser Niederschlagsmessung am ungekühlten Niederschlagsmesser, daß zusätzlich zur rechnerischen Differenz von $420 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$ ein wesentlicher Teil des Wassers innerhalb globaler Zyklen einer häufigeren und kleinräumigen Kreislaufführung durch Verdunstung und Kondensation unterliegt (z.B. Tau- und Reifbildung an durch Verdunstung gekühlten Oberflächen). Damit weist die Differenz zwischen Abfluß und erheblich höherem Gesamtniederschlag plus Kondensation auf das Vorhandensein eines kurzgeschlossenen atmosphärischen Wasserkreislaufs auf den Kontinenten hin.

Die überörtliche Kreislaufführung des Wassers wird entscheidend von der Energiedissipation auf Ebene der Einzugsgebiete gedämpft. Bei ungehinderter Entwicklung der Vegetation nimmt diese zunehmend Einfluß auf die Wasserhaltekapazität ihres Standortes und kann so durch Transpiration den täglichen Energiepuls zunehmend vollständig dämpfen (vgl. Abschnitt 4.2). Dabei werden durch die großflächige Kühlung räumliche Temperaturgradienten minimiert, großräumige Ausgleichsbewegungen der Luft und des darin enthaltenen Wasserdampfes in der Folge weitgehend herabgesetzt. Statt dessen unterliegt das Wasser einer zunehmend kleinräumigen, hochfrequenten Zirkulation. Der Transport von (teilweise belasteten) Stäuben in der Atmosphäre ist unter dieser verringerten großräumigen Luftdynamik und wegen ihrer Adsorption an feuchten Oberflächen minimiert. Die Fläche ist am Tage besser gekühlt und kann in geringem Umfang tagsüber und in höherem Maße nachts bei geringerer Lufttemperatur durch Kondensation erwärmt werden. Eine ähnliche Dämpfung der Temperatur findet dabei auch saisonal (Sommer – Winter) statt.

Neben der Kühlung durch die Verdunstung des Wassers bildet der bodennahe Wasserdampf in einer intakten Atmosphäre einen Wärmeschutzfilter gegen die von der Erdoberfläche ausgehende Erwärmung der Treibhausgase in höheren Atmosphärenschichten, verringert also den Treibhauseffekt.

Degradation der Atmosphäre

Durch die Entfernung der permanenten Vegetationsdecke, die auch eine Störung des Wasserhaushaltes (z.B. durch Entwässerung) darstellt, werden die atmosphärischen Prozesse geschädigt. So führt die auf großer Fläche herabgesetzte Verdunstung zur einer Erhöhung der Temperaturschwankung im Tages- bzw. Jahresverlauf (= hoher zeitlicher Temperaturgradient) und zwischen stark erhitzten, trockeneren Flächen sowie den punktuell vorkommenden besser gekühlten, feuchteren Gebieten (= hoher räumlicher Temperaturgradient). Großräumige und niederfrequente Ausgleichsbewegung der Luft und des Wasserdampfes, d.h. großskalige klimatische Ereignisse mit höherer Zufälligkeit sowie eine scheinbar höhere Erwärmung sind die Folge.

Mit den dabei auftretenden verstärkten Luftbewegungen werden auch belastete Stäube und "trockene" Klimagase bzw. Zwischenprodukte (z.B. Kohlendioxid, Stickoxide, Methan, bodennah gebildetes Ozon und Fluor-Chlor-Kohlenwasserstoffe, FCKW) freigesetzt und verstärkt in die obere Atmosphäre verfrachtet. Durch kompensatorische Luftbewegungen zwischen gekühlten und

ungekühlten Flächen belasten diese Stäube mit hohem Anteil an Toxinen gerade die feuchten Kühlflächen, selbst in Gebieten ohne industrielle Emissionen.

Neben der Überhitzung der Erdoberfläche bei nicht ausreichender Verdunstung fällt auch der bodennahe Wasserdampf als Wärmeschutzfilter gegen die Wärmeabstrahlung von der Oberfläche aus. Damit wird eine Absorption dieser Wärme in höheren Schichten der Atmosphäre möglich – ein wichtiger Faktor für die heute beobachteten Klimaveränderungen scheinen die sich stetig verringerten Flächen mit dissipativem Wasserkreislauf zu sein.

Vegetation

Intakte Vegetation

Eine intakte Vegetation bewirkt Rückkopplungen auf den Wasserhaushalt ihres Standortes. Hierzu entwickelt die Vegetation im Rahmen der Sukzession eine Humusdecke zur Wasserspeicherung, welche eine immer vollständigere Dämpfung des täglichen Energiepulses durch Transpiration ermöglicht. Die so verbesserte Kühlung der Fläche begünstigt ebenfalls die erneute Kondensation des Wassers. Die zunehmend kleinräumiger (ortskonstant) erfolgenden Kreisprozesse des Wassers in der Landschaft stellen einen dynamischen Wasserspeicher dar. Er führt, zusammen mit der wasserspeichernden Humusschicht des Bodens, im Jahresverlauf zu einer optimal vergleichmäßigten Abflußspende an die Fließgewässer.

Auch die wassergesteuerten Stofflösungs- und –transportprozesse im Boden werden bei intakter Vegetation zunehmend von dieser gesteuert. Bei hoher Wasserspeicherfähigkeit der Landschaft werden die Feuchtphasen des Bodens verlängert. Zusammen mit dessen herabgesetzter Temperaturschwankung im Tagesverlauf und dem herabgesetzten Redoxpotential sind dadurch spontane Abbauprozesse minimiert. Aktiv gesteuert werden sie statt dessen durch die Vegetation. Indem diese rückgekoppelt an die täglich Energieeinwirkung Bodenwasser verdunstet, wirkt sie auf den Wasserstand im Wurzelraum zurück. Erst in Zeiten hoher Pflanzenproduktion kann Sauerstoff in den Boden eindringen und bakterielle Abbauprozesse verstärken. Die dabei freigesetzten Stoffe gelangen mit dem gerichteten Wasserstrom zur Pflanzenwurzel und können überwiegend von der Pflanze aufgenommen werden. Abbau und Aufbau sind dann räumlich und zeitlich eng gekoppelt (parallelisiert), wodurch der nur begrenzt vorhandene Stoffvorrat weitgehend am Ort erhalten bleibt (Retention in Kreisläufen mit rückgekoppelter Dynamik).

Degradierung der Vegetation

Mit der Entfernung von permanenter Vegetation (unbewirtschaftete Mischwälder), Trockenlegung von Feuchtgebieten und den hohen Flächenanteilen von Ackerbau und Wirtschaftswald in Monokultur trocknet die Landschaft zunehmend aus. Durch die Bodenbearbeitung und Drainage von hochproduktiven Äckern wird die organische Bodenaufgabe aus Humus mineralisiert. Der kurzgeschlossene atmosphärische Wasserkreislauf wird geschädigt und seine Steuerung durch die Vegetation geht verloren. Als Konsequenz können auf vegetationsfreien Standorten (Acker, Städte) an einem sonnigen Tag im Vergleich zu einem verdunstenden Wald Überhitzungen von weit mehr als 10 °C an der Oberfläche gemessen werden (Ripl *et al.* 1995, Hildmann 1999, Ripl & Hildmann 2000).

Boden

Intakter Boden

Die ungehinderte Entwicklung der Vegetation führt zum Aufbau einer mehr oder weniger mächtigen Humusaufgabe auf dem Boden. Diese trägt durch ihre Wasserhaltekapazität zur Vergleichmäßigung der Bodenfeuchte und der Temperaturschwankung des Bodens bei. Die bei starken Schwankungen der Bodenfeuchte und –temperatur begünstigten Abbauprozesse werden dadurch herabgesetzt. Sie werden statt dessen zunehmend stoffverlustarm von der sich entwickelnden Vegetation gesteuert, indem diese bei der Transpiration auf den Bodenwasserhaushalt ihres Standortes zurückwirkt (vgl. Abschnitt 4.2).

Ein weiterer Mechanismus des Stoffrückhaltes im Boden ergibt sich dadurch, daß im stärker durchfeuchteten Boden das im oberflächennahen Bodenwasser sich bildende Nitrat und Sulfat durch Denitrifikation und Desulfurikation rasch abgebaut werden kann. Durch die gleichzeitige Bildung von Hydroxidionen bei diesen Prozessen werden Basenkationen als Hydroxide ausgefällt und zurückgehalten. Da das Potential für eine tiefgründige Versickerung fehlt, bilden sich in der feuchten Landschaft viele Hangquellen und ein fein verästeltes Netz von oberflächlichen Rinnsalen mit Regenwasserqualität, die die größeren Flüsse speisen.

Mit dem Aufbau wasserspeichernder Humusschichten geht gleichzeitig die tiefgründige Versickerung des Niederschlagswassers in tiefere Bodenschichten zurück. Der Abfluß des Wassers erfolgt statt dessen durch seine häufige und kleinräumige Zirkulation in der oberflächennahen, durchwurzelten Bodenschicht. Durch die Parallelisierung von Stoffab- und -aufbau im Wurzelbereich (vgl. Abschnitt 4.2) werden weiträumige Stoffverlagerungen mit dem Wasserfluß vermieden. Eine dauerhafte, vergleichmäßigte Abflußspende unter gleichzeitiger Minimierung der Stoffauswaschung in die Gewässer ist die Folge.

Abweichend von der hydrologischen Definition kann das Wasser im Boden somit in "echtes", weitgehend undynamisches Grundwasser und oberflächennahes, durch Varianzen des Wasserstandes mehr dynamisches Wasser unterteilt werden. Das "echte" Grundwasser, das sich unterhalb des tiefsten beobachteten Wasserstandes im Boden befindet, weist eine sehr geringe Dynamik auf, da weder stärkere Fluktuation des Wasserstandes noch höhere Raten der Grundwasserneubildung durch das Fehlen von Starkregenereignissen (vgl. Abschnitt Atmosphäre) und durch die oberflächennahe Abflußbildung stattfinden. Unter diesen Bedingungen können sich vergleichsweise oberflächennah Dichtschichten aus bindigem Material (Lehm, Ton) rückgekoppelt an die verringerte Dynamik des Wasser unterhalb der Wurzelzone ausbilden. Das "echte" Grundwasser weist daher einen sehr geringen, relativ gleichmäßigen Abfluß mit geringem Gehalt an Nähr- und Mineralstoffen auf.

An der Bodenoberfläche werden bei optimaler Kühlung der Fläche Gradienten (z.B. Feuchte, Temperatur, Substrat) an Ökotonen verringert. An den Habitatgrenzen mit merklichen Gradienten im Stoffumsatz (z.B. Ökoton Land – Gewässer) kann über die Sukzession eine Optimierung und stärkere Vergesellschaftung stattfinden. Dabei bildet sich mit zunehmender Abflachung der Gradienten eine immer dichtere Abfolge ökologischer Nischen heraus, die von geeigneten Arten besiedelt werden können. Die Varianzen von Umweltbedingungen (z.B. Feuchte) finden nur noch auf engstem Raum (Internalisierung externer Effekte) statt. In der intakten Landschaft bildet sich deshalb eine hochdiversifizierte und vergesellschaftete Flora und Fauna und damit einem hohen Wirkungsgrad heraus.

Degradierung des Bodens

Durch die anthropogene Störung des Wasserkreislaufs geht auch die oben beschriebene Funktion des Bodens als Wasser- und Stoffspeicher verloren. Die anthropogenen Störungen umfassen im wesentlichen:

- Entwässerung von land- und forstwirtschaftlichen Flächen und Feuchtgebieten, wodurch die Kühlfunktion dieser Flächen ausfällt und die Landschaft überhitzt wird,
- Vergrößerung der wasserungesättigten Zone als Reaktionsraum und Entfernung der soffflußhemmenden Rückkopplungen,
- Grundwassergewinnung für den hohen Trinkwasserbedarf der Gesellschaft,
- mit großen Mengen von Trinkwasser betriebene Abwassersysteme (Spülkanalisation) und zentrale Kläranlagen
- Braunkohletagebau mit Ausbildung eines ausgedehnten Grundwasserabsenkungstrichters.

Durch diese Bewirtschaftungsmaßnahmen ist das Wasser im Boden heute vielfach bis unter die Wurzeln von höherer Vegetation (Bäumen) abgesenkt worden. Gleichzeitig wurde die Zone mit schwankendem Wasserstand im Boden (wechselfeuchte Zone) vergrößert. Wegen der zeitlich gehäuften Abfolge von aeroben und anaeroben Bedingungen in dieser Bodenzone kann das daran beteiligte Wasser – abweichend von der konventionellen hydrologischen Definition - als hoch dynamisches "Prozeßwasser" definiert werden. In dieser Zone sind die mikrobiellen Prozesse intensiviert, da zum einen Elektronenakzeptoren besser herantransportiert und Endprodukte besser abtransportiert werden. Eine rasche Mineralisierung der organischen Substanz (Humusstoffe) und der Transport in undurchwurzelbare Bodenzonen und schließlich bis in die Gewässer ist die Folge. Durch die stärkere Fluktuation des Bodenwasserspiegels werden zudem bindige Dichtschichten im Boden in tiefere Zonen verlagert. Stoffkonservative Prozesse im Boden sind minimiert.

Vor der Industrialisierung war eine Steigerung der landwirtschaftlichen Produktion nur durch die Drainage nährstoffreicher, organischer Böden (z.B. Niedermoore) möglich. Nach der Senkung des Wasserspiegels im Boden wurde die organische Bodenaufgabe durch Sauerstoffzutritt vermehrt abgebaut. Die verringerte Wasserpeicherkapazität des Bodens führte zu einer höheren Varianz der Bodenfeuchte und –temperatur. Mit dem versickernden Wasser wurden so Mineralisierungsprozesse begünstigt und die vormals geschlossenen Wasser- und Stoffkreisläufe geöffnet. Bei der Oxidation von reduzierten Stickstoff- und Schwefelverbindungen entstanden vermehrt Starksäuren (Salpeter- und Schwefelsäure). Nitrat und Sulfat wurden nicht wie im intakten Boden als Reduktionsäquivalente, sondern chemisch als Säure wirksam. In die gleiche Richtung wirkt der höhere Partialdruck von CO_2 , der durch den Abbau von organischer Substanz entsteht.

Eine weitere Steigerung erfuhren die Auslaugungsprozesse durch die Steigerung der Nettoproduktivität auf den landwirtschaftlichen Flächen im Rahmen des vermehrten Einsatzes von Fremdenergie. Den Hauptgrund für die heutige Degradierung stellen wegen ihrer hohen Flächenanteile die Meliorationsmaßnahmen der Land- und Forstwirtschaft (z.B. Bodendrainage, Tiefpflügen) dar. Der Boden verlor dadurch seine Funktion als intakte Schnittstelle zwischen dem geologischen Substrat und der Vegetation. Er degradiert unter Verringerung der Nachhaltigkeit zu einem industriellen Substrat zur Maximierung der landwirtschaftlichen Produktion. Die Pflanzen (insbesondere Nutzwald) mußten die Verluste von Mineral- und Nährstoffen durch Auslaugung und Ernte durch eine höhere Säurebildung an den Pflanzenwurzeln ausgleichen.

Dadurch konnten mehr Basenkationen (Ca, Mg, K) und Phosphat in Lösung gehen. Bei begrenztem Puffervermögen des Bodens kam es dabei zur Versauerung. Bei der Versauerung von Böden und Gewässern war dieser Prozess - ausgenommen in den Fällen sehr hoher Säureimmissionen - bestimmend.

Entsprechend der fast flächendeckenden Degradierung der Landschaft haben die Stoffverluste aus den Böden heute sehr hohe Werte erreicht. Die Stofffrachten wurden in den Abflüssen im Vergleich mit einer intakten Vegetationsdecke um einen Faktor von 5 bis 100 gesteigert (Ripl 1995a). Bei Calcium, Magnesium und Kalium betragen sie heute in Deutschland zwischen 185 und 367 kg*ha⁻¹*a⁻¹ (Ripl *et al.* 1996, Hildmann 1999). Diese Verluste können durch die übliche N-, P- und K-Düngung nicht kompensiert werden.

Fließgewässer

Intakte Fließgewässer

Ein intaktes Einzugsgebiet begünstigt die Ausbildung vergleichmäßiger und gleichzeitig nähr- und mineralstoffarmer Abflüsse (vgl. Abschnitt 4.3). Hierzu trägt zum einen die Entwicklung kurzgeschlossener Wasser- und Stoffkreisläufe in der Landschaft bei, zum anderen auch die großräumige Ausbildung von Retentionsstrukturen im Einzugsgebiet. So sind über den gerichteten Wasserfluß in der Landschaft den natürlicherweise stoffverlustreicheren höheren Einzugsgebietslagen stets die verlustärmer funktionierenden tieferen Einzugsgebietslagen nachgeordnet. Diese übergeordnete Strukturierung auf Einzugsgebietsebene ermöglicht einen hohen Rückhalt der mit dem Oberflächen- oder Bodenwasser transportierten Stoffe.

Fließgewässer spiegeln über ihre Struktur (Morphologie, Besiedlung) und über ihren Abfluß den Wasser- und daran gebundenen Stoffhaushalt ihres Einzugsgebiets wider. Liegt im Jahresverlauf (und zwischen Hoch- und Niedrigwasser) ein optimal vergleichmäßiger Abfluß vor, der mit nur geringen Stoffauswaschungen in die Fließgewässer einhergeht, kann auch im Fließgewässer durch Selbststrukturierung eine vielfältige und weitgehend stabile Struktur entstehen. Im Rahmen der Selbststrukturierung wird durch Materialsortierung im gesamten Gewässerbett der Strömungswiderstand maximiert, was z.B. in der Verlängerung der Fließstrecke (Mäandrierung des Gewässers) sichtbar wird. Entlang dieser weitgehend stabilen Strömungswiderstände unterliegt das Wasser kleinräumigen Beschleunigungen und Verzögerungen. Beispiele bilden die Fließgeschwindigkeitsgradienten entlang eines durch Materialsortierung abgelagerten Kieselsteines oder die Beschleunigungs- und Verzögerungszonen des Wassers in einem Mäander. Somit geht im Rahmen der Gewässerentwicklung das Transportvermögen des fließenden Wassers zunehmend zugunsten kleinräumiger Beschleunigung und Verzögerung entlang von Strömungswiderständen zurück (= Ausbildung von Fließgeschwindigkeitsgradienten auf engstem Raum). Die kleinräumigen Fließgeschwindigkeitsgradienten begünstigen nicht nur eine hohe Vielfalt des sortierten Materials und damit der ökologischen Nischen, sondern zugleich die Entwicklung einer vielfältigen Gewässerzönose. Ein hochstrukturiertes und weitgehend stabiles (d.h. ein nachhaltig funktionierendes) Fließgewässer ist die Folge.

Nachhaltig funktionierende Gewässer weisen nur noch ein Minimum an Stofffrachten auf. In Abhängigkeit der Lage im Einzugsgebiet und der

Geomorphologie sind die Ufer eher flach ausgebildet, wodurch das Gewässer bereits bei nur geringer Abflusserhöhung in die Aue übertreten kann. Der so maximierte Strömungswiderstand minimiert die Zunahme der Fließgeschwindigkeit und damit auch des Transportvermögens des Wassers. Gleichzeitig wird in einem flachen und breiten Fließgewässer, wo das Wasser durch den maximierten Strömungswiderstand vermehrten Turbulenzen unterliegt, der Gasaustausch mit der Atmosphäre begünstigt. In unmittelbarem Zusammenhang damit stehen Mechanismen der Stofffestlegung im Gewässer. So können bei optimierten Gasaustausch mit der Umgebung die Sättigungskonzentrationen insbesondere von Sauerstoff und Kohlendioxid aufrecht erhalten werden. Hierdurch sind respiratorische Prozesse und die Ausfällung bzw. Retention von Kalk durch Ausgasen der aggressiven Kohlensäure begünstigt.

Im Ergebnis durchlaufen somit auch die Fließgewässer eine Selbstoptimierung, bei der in Abhängigkeit von der Geomorphologie des Einzugsgebiets und des Abflusses orts- und zeitangepaßt Strukturen entstehen, die den Stofffluß maximal gegenüber der Wasserbewegung verlangsamen. Rückgekoppelt an die Selbstoptimierung des Einzugsgebietes werden so irreversible Stoffverluste in Richtung der globalen Stoffsenke Meer minimiert.

Degradierung der Fließgewässer

Die beliebige Verteilung der heutigen Landnutzung und die intensiven Eingriffe in den Landschaftswasserhaushalt (z.B. Entwässerung, Grundwassergewinnung, zentrale Abwasserentsorgung) haben die Stoffauswaschung und die Schwankungen der Abflußspende an die Fließgewässer maximiert. Zudem reichen landwirtschaftliche und andere verlustreich funktionierende Flächen oft direkt bis an die Gewässer heran. Die Ufer der meisten Gewässer wurden begradigt und mit einem Uferverbau versehen, die Flußbetten sind überwiegend stark eingeeengt und vertieft. In derart degradierten Einzugsgebieten und Fließgewässern liegen in der Regel niederschlagsabhängig hohe Amplituden des Abflusses vor. Unter diesen Randbedingungen weisen die Gewässer in der Regel intensive Eintiefungen und über weite Strecken homogene Strukturen auf (geringe Varianz der Breite und der Tiefe). Entsprechend dem wasserwirtschaftlichen Ziel einer möglichst raschen Abführung des Wassers ist in den Gewässern der Strömungswiderstand minimiert, die Abflußbeschleunigung somit maximiert. Die hohen Amplituden des Wasserstandes im Fluß setzen sich bis in den Boden der Uferzone fort und dynamisieren dort das Bodenwasser (vgl. "Prozeßwasser im Abschnitt Boden). Auch vom Gewässer ausgehend werden die Auslaugungsprozesse im Boden damit verstärkt. Insbesondere im Herbst werden die Nähr- und Mineralstoffe (z.B. Nitrat, Sulfat, Basenkationen), die im Sommer mineralisiert worden sind, in die Gewässer eingetragen und bewirken mit einer Erhöhung von Konzentration und Abfluß erhöhte Stoffverluste.

Die Veränderung der Abflußmuster wird jedoch neben den Maßnahmen am Gewässerbett insbesondere durch die Degradierung des Landschaftswasserhaushaltes im Einzugsgebiet verursacht. Gegenüber einer weitgehend unbeeinflussten Landschaft ist die Varianz des Abflusses sowohl zwischen Hoch- und Niedrigwasser als auch jahreszeitabhängig maximiert. Dadurch wurden die Mechanismen der Stofffestlegung im Gewässer zunehmend gesenkt. So unterliegen die Morphologie und die Zönosen in den Fließgewässern rückgekoppelt an die starken Schwankungen der Abflußhöhe einer hohen Dynamik. Statt kleinräumig stabilen Strukturen treten in Abhängigkeit der stark schwankenden Abflüsse Stofftransporte auf, durch die eher instabile und – bedingt durch das Fehlen kleinräumiger Gradienten in der Fließgeschwindigkeit – auch über weite Fließstrecken eher homogene Strukturen begünstigt werden.

Auch der Gasaustausch mit der Atmosphäre ist in den tiefen und schmalen Gerinnen behindert. Die Folge sind Probleme im Sauerstoffhaushalt und eine Übersättigung mit Kohlendioxid. Die Übersättigung mit Kohlendioxid wird zusätzlich dadurch verstärkt, daß bereits das einströmende Bodenwasser durch die intensiven Abbauprozesse im Boden mit Kohlendioxid übersättigt ist. Zudem finden in einer degradierten Landschaft und durch Klärwerke hohe Einträge von organischen Stoffen aus der Umgebung statt. Eine Kalkfällung kann unter diesen Umständen im Fließgewässer kaum noch stattfinden.

Durch die Degradierung der Fließgewässer geht somit sowohl ihr Rückhaltevermögen für Feststoffe als auch für gelöste Stoffe verloren. Somit weisen Fließgewässer heute – analog zu ihrem Einzugsgebiet – einen geringen chemischen Wirkungsgrad auf.

Intakter See

Allgemeines

Gewässer, und insbesondere Seen mit kürzerer Austauschzeit, sind dem Wasser- und Stoffhaushalt ihrer Einzugsgebiete nachgeordnet. Die Prozesse im See spiegeln die Funktionalität, d.h. die Intaktheit oder Degradierung ihrer Einzugsgebiete wider. Bei Überlastung des Seemetabolismus durch erhöhte Verluste aus dem Einzugsgebiet degradiert der See, d.h. seine Funktionalität oder Effizienz wird analog zu der des Einzugsgebietes herabgesetzt. Somit kann zwischen intakten und degradierten Seen unterschieden werden. Da hohe Austräge wegen der Begrenztheit der Stoffvorräte im Boden zeitlich begrenzt sind, befindet sich ein degradiertes See stets in einem Übergangsstadium und kann somit als transient bezeichnet werden. Zwischen dem stabilen und dem transienten See gibt es fließende Übergänge. Die Grenze zwischen beiden wäre auf einer konventionellen Trophieskala etwa beim Zustand "mesotroph" anzusiedeln. Allerdings können allein auf Nährstoffen und planktischer Primärproduktion basierende Zustandsbeschreibungen dem dynamischen Systemcharakter in Gewässern kaum Rechnung tragen.

Das vorliegende Konzept kann zwar auf alle Arten von Seen (arktisch bis tropisch, verschiedene Höhenlagen, verschieden Größen) angewendet werden, doch beziehen sich die gewählten Beispiele hauptsächlich auf Seen der gemäßigten Zone und auf solche eiszeitlichen Ursprungs. Bei diesen limnologisch meist als flach zu wertenden Seen kommen die beschriebenen Prozesse und ihre Verteilung besonders zum Tragen. (Limnologisch flache Seen haben eine maximale Tiefe kleiner als 4 % des Durchmessers eines der Seeoberfläche entsprechenden Kreises, Wetzel 1983).

Seen stellen durch Stoffeinträge auf der einen Seite sowie Sedimentation und Abfluß auf der anderen Seite offene Systeme dar. Sie entwickeln nur bei relativ geringen Stoffeinträgen aus dem Einzugsgebiet eine nachhaltige Funktionsweise, bei der nur sehr geringe Stoffverluste mit der Sedimentation bzw. mit dem Abfluß auftreten. In nachhaltig funktionierenden Seen werden die noch vorhandenen Stoffeinträge überwiegend bereits in der Übergangszone vom Land zum Gewässer (Litoral mit Vegetation und einem gut ausgebildeten Biofilm) zurückgehalten. Insbesondere in dieser Zone mit hoher Prozedichte findet sich eine hochvergesellschaftete Zönose, durch die im Litoral zusammen mit dem nährstofflimitierten Pelagial weitgehend geschlossene Stoffkreisläufe aufrechterhalten werden (K-Strategie). Bei minimiertem Stoffeintrag werden in einem See stets Organismenvergesellschaftungen begünstigt, welche

zunehmend ihr Umfeld (Gehalte an Nährstoffen, organischer Substanz und Stoffwechselendprodukten, Verfügbarkeit von Licht) selbst steuern.

Einträge

In der gemäßigten Zone ist die Entwicklung von Seen eng an die Entwicklung der Vegetation in ihrem Einzugsgebiet gekoppelt. Eine Betrachtung der Entwicklung der Basenverluste der Landökosysteme nach der letzten Eiszeit im See Trummen (Digerfeldt 1972) zeigte, daß nach dem Rückzug des Eises bei erst beginnender Entwicklung der Pflanzendecke die Stoffauswaschungen hoch waren. Viele Seen wiesen in dieser Phase der landschaftlichen Entwicklung einen hohen Nährstoffgehalt mit Dominanz von Planktonzönosen auf. Jedoch gingen mit zunehmender Selbstoptimierung der Einzugsgebietstrukturen (vgl. Abschnitt Vegetation), d.h. mit der Ausbildung kurzgeschlossener und stoffverlustarmer Wasserkreisläufe, die Stoffeinträge in die Gewässer zurück. Damit verbunden verringerte sich auch deren Trophiegrad natürlicherweise.

Hydrologie

Der Wasserhaushalt einer nachhaltig funktionierenden Landschaft liefert eine im Jahresverlauf optimal vergleichmäßigte Abflußspende an die Fließgewässer bzw. an die Seen. In einer intakten Landschaft weisen daher insbesondere die Fließgewässer minimierte Abflußschwankungen auf. Wenn der Wasserhaushalt der Seen nicht anthropogen überformt ist, werden die hydraulischen Muster durch Seen mit längerer Austauschzeit zusätzlich gedämpft. Gleichzeitig geht bei nur geringer Schwankung des Wasserstandes des Sees auch die Dynamik des Bodenwassers in seiner unmittelbaren Umgebung zurück.

Die Entwicklung eines intakten Sees ist an das jahreszeitliche Abflußmuster seiner Zuflüsse und das damit einhergehende Stoffeintragsmuster gebunden. Ein grundlegender Parameter zur Einschätzung dieser Muster ist die theoretische Wasseraustauschzeit im See, die jedoch durch die tatsächlichen Austauschmuster (z.B. jahreszeitlich und bei einem Kurzschluß zwischen Zu- und Abfluß) modifiziert und relativiert wird. Insbesondere in der Vegetationsperiode werden durch die geringen Abflüsse und die optimierte Retention in einem intakten Einzugsgebiet die Einträge minimal. Damit ist auch die im Sommer besonders empfindliche Zönose im See durch die stoffliche Limitierung vor einer Degradierung geschützt.

Litoral

Im Litoral eines intakten Sees bildet sich in der Brandungszone die höchste Dynamik der Prozesse heraus. Orte dieser Prozesse sind die Oberflächen von z.B. Steinen und Makrophyten. Auf ihnen entwickelt sich ein Biofilm, der insbesondere bei Bewirtschaftung durch Konsumenten (z.B. durch Weidegänger) auf engstem Raum einen hohen Stoffumsatz erreicht. Die Einschleusung der (relativ geringen) Stoffverluste aus dem Einzugsgebiet in den kurzgeschlossenen Stoffhaushalt des Litorals kann auch als Internalisierung externer Effekte bezeichnet werden. Ein weiterer Mechanismus zum Stoffrückhalt in dieser Gewässerzone besteht darin, daß es zu einer maximalen Ausweitung der den Bodenwasserhaushalt und daran gekoppelt auch den Stoffhaushalt steuernden Ufervegetation kommt. (vgl. Brinck *et al.* 1988, Björk 1988).

Wasserpflanzen finden im Litoral die besten Bedingungen hinsichtlich Licht, Sauerstoff, Nährstoffen und Bodengrund für das Wurzelwachstum sowie einen optimierten Wasseraustausch. Mit dem Wachstum der Pflanzen in Richtung Land und der Anhäufung von Detritus aus abgestorbenen Pflanzen erhöht sich die

Wasserhaltekapazität oberhalb der Mittelwasserlinie. Mit der so erhöhten Bodenfeuchte wirken die Pflanzen genau wie in einer intakten Vegetationsdecke (vgl. Abschnitt Vegetation) auf den Wasserspiegel und damit auf den Zutritt von Sauerstoff in ihrem Substrat zurück. Mineralisierung und Nährstofffreisetzung werden vermehrt an das Pflanzenwachstum gekoppelt. In dieser Entwicklung wird durch den sich ausbildenden Feuchtigkeitsgradienten die Ökotope Land – Wasser abgeflacht.

Von großer Bedeutung für die Funktion des Litorals ist die Ausbildung eines Biofilms (Aufwuchs) auf submersen Pflanzenteilen. Mit seinen im Vergleich zum Pelagial hohen Umsatzraten und der Möglichkeit, relativ kurzfristig auf Veränderungen zu reagieren, bildet der Aufwuchs aus Bakterien, Algen und Bewirtschaftern (Konsumenten) eine hoch dynamische Komponente innerhalb der Organismengesellschaft im Litoral. Die Biofilmentwicklung wird durch die großen Oberflächen, die durch das Pflanzenwachstum entstehen, begünstigt. Durch Adsorption von Nährstoffen und gelöster organischer Substanz an der Phasengrenze fest - flüssig bilden sich selbst in nährstoffarmen (oligotrophen) Gewässern lokale Anreicherungen von Nährstoffen und Substraten, die bevorzugt von Bakterien besiedelt werden. Es bildet sich an der Phasengrenze fest – flüssig ein dünner, aber fast vollständig zusammenhängender Biofilm aus, der gleichzeitig einen extrem kurzgeschlossenen Stoffkreislauf ermöglicht. Die Bakterien mineralisieren adsorbiertes organisches Material sowie den Detritus des Aufwuchses und ermöglichen an belichteten Stellen autotrophen Algenwuchs. Auf der Basis des Biofilms entsteht eine heterotrophe Nahrungskette, bei der durch Bewirtschaftung (z.B. Weidegänger in Form von Schnecken) die im Biofilm produzierten Stoffe auch in langlebigere Zyklen eingeschleust werden. Durch eine relativ konstante Bestandsbiomasse bei hoher Produktion (Quotient P/R nahe 1) kann die Zönose eines intakten Litorals als stark rückgekoppelt charakterisiert werden. Die Verluste einer solchen Gesellschaft sind sehr gering, der Wirkungsgrad ist somit optimiert.

Eine gut ausgebildete Litoralstruktur mit submersen Pflanzen dämpft den Wellenschlag und vermindert so die Verdriftung litoral Ablagerungen. Die im Litoral abgestorbenen Organismen können daher in Abhängigkeit von der Fließgeschwindigkeit direkt im oder vor dem Litoral abgelagert und zersetzt werden. Eine Verfrachtung in sauerstoffarme Bereiche wie bei der Sedimentation im Pelagial findet kaum statt. Auf diese Weise verlanden die Ufer langsam. Durch Verringerung der Wassertiefe und bei ausreichender Belichtung breitet sich die Vegetation in den See hinein aus. Der See wächst in diesem Falle von den Ufern her zu, er weist einen litoral Typ der Sedimentation auf (Lundqvist 1927). Im Gegensatz dazu verlandet ein transienter See mit übermäßigen Planktonblüten eher vom Seetiefsten, also von unten her. Die räumlichen Ablagerungsmuster im See sowie deren Intensität lassen Unterscheidungen zwischen einem intakten und einem transienten See zu. Auch Rückschlüsse auf die langfristige Entwicklung des Sees werden dadurch möglich.

Bezogen auf die Vielfalt der Zönose sind die im Litoral ausgebildeten flachen Gradienten des Wasser- und Stoffhaushaltes von Bedeutung. Durch sie entsteht eine Vielzahl von ökologischen Nischen, die ein hohe Diversifizierung der Prozesse und nachfolgend auch der Arten ermöglicht. Da die Ökotope Land-Gewässer sich dynamisch verändert (z.B. bei der Mäandrierung eines Flusses oder bei der allmählichen Verlandung eines Sees), können die so ausgebildeten Strukturen als dynamisch stabilisiert angesehen werden. Intakte Seen haben daher zusammen mit ihren intakten Einzugsgebieten einen hohen Wert für die Artendiversität und bilden relativ dauerhafte und nachhaltige Strukturen (Ripl 1995b).

Pelagial

Auch im Pelagial eines intakten Sees werden die Prozesse durch nur geringe Stoffeinträge (organische Partikel, Nährstoffe) aus dem Einzugsgebiet und aus dem Litoral geprägt. Eine Besonderheit stellt zudem die Ausbildung eines regelmäßigen zeitlichen Musters der Kalkfällung in kalkgeprägten Seen dar. Bezogen auf die Kalkausfällung ist bei intakten Seen mit nachhaltig funktionierendem Einzugsgebiet der nur geringe Eintrag von organischer Substanz von Bedeutung. Er führt dazu, daß im Gewässer keine Übersättigung mit CO_2 vorliegt. Bei der Zirkulation und Aufwärmung des Wassers im Frühjahr kann CO_2 ausgasen oder durch Wasserpflanzen (z.B. Characeen) aufgenommen werden. Es kommt in dieser Phase zur Kalkfällung, welche in der gemäßigten Zone auf der Nordhalbkugel normalerweise im Mai bis Juli stattfindet. Der ausgefällte Kalk wird als Seekreide abgelagert. Der Gehalt an gelöstem Kalk im Abfluß aus dem See verringert sich entsprechend.

Im intakten See ist der aus dem Einzugsgebiet eingetragene Phosphor überstöchiometrisch von P-fällenden Stoffen, z.B. Calcium und Eisen begleitet. Der Phosphor, der einen wichtigen Faktor bei der Eutrophierung und Degradierung des Pelagials darstellt, kann dadurch sofort ausgefällt und deshalb kaum biologisch wirksam werden. Als Folge können die Phosphor/Kohlenstoff-Quotienten im Sediment deutlich über denen der Biomasse liegen. Durch geringe Einträge aus dem Einzugsgebiet und durch interne Retentionsmechanismen sind die planktische Algen im intakten See limitiert und vermehren sich entsprechend langsam. Zusammen mit den Zooplanktonkomponenten und weiteren Gliedern des Nahrungsnetzes (z.B. Fische) bildet sich eine hoch effiziente Zönose mit hoher Kreislaufführung und geringen irreversiblen Verlusten an die Sedimente und den Abfluß. Die relativ geringe pelagische Produktion kann bereits während des Absinkens weitgehend abgebaut werden (Kreislaufschließung). An der Sedimentbildung ist nur noch eine schwer abbaubare Fraktion der organischen Substanz beteiligt. Der Quotient Produktion zu Respiration im Pelagial liegt wieder nahe bei eins oder geringfügig darüber. Die Alterungs- und Verlandungsgeschwindigkeit des Sees ist nur gering, seine Dauerhaftigkeit (Nachhaltigkeit) somit maximiert.

Benthos

In intakten Seen ist die Sedimentbildungsrate meist deutlich unter $1 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$. Bei Seen mit Kalkfällung kann sie auch etwas höher sein, erreicht aber nur bei hoher Wasserzufuhr deutlich über $1 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$. Insbesondere in kalkarmen Gebieten kann der organische Anteil an der Sedimenttrockensubstanz sehr hoch sein. Sie stellt aber nur eine begrenzte Energiequelle für Bakterien an der Wasser – Sediment Grenzschicht dar, an der bei geringer Prozeßintensität Respiration und Denitrifikation überwiegen. Die SO_4 -Konzentration ist in Seen mit intakten Einzugsgebieten relativ gering. Da hier auch die organische Substanz keine gutes Substrat für die Desulfurikation darstellt, tritt kaum H_2S -Bildung auf. In der Folge wird nur wenig Eisensulfid gebildet, so daß der für die Phosphorbindung notwendige Eisenpuffer im Sediment (vgl. Abschnitt transienter See - Benthos) erhalten bleibt.

Das Benthos ist in seiner Besiedlung und Funktion rückgekoppelt an die Funktionalität von Pelagial, Litoral und Einzugsgebiet. Degradieren diese Kompartimente, wird meist auch das Zoobenthos in Mitleidenschaft gezogen. Im intakten See sorgen jedoch die geringen Einträge dafür, daß keine Überlastung der reichhaltigen, diversen Zönose stattfindet.

Transienter See

Allgemeines – Degradierung und Eutrophierung

Seit Beginn von flächendeckenden Entwaldungen in der Landschaft in der Jungsteinzeit (vor etwa 5000 Jahren) und in drastisch gesteigertem Maße seit Beginn der Industrialisierung und der Flächenbearbeitung mit Fremdenergie (vor etwa 100 bis 150 Jahren) werden Stoffkreisläufe im Einzugsgebiet von Seen geöffnet. Die anthropogenen Eingriffe betreffen insbesondere Land-, Forst- und Wasserwirtschaft sowie den Prozeß der Urbanisierung. Da es sich dabei um Flächenprozesse handelt, spielt der Umgebungsfaktor (Ohle 1971), besonders in anthropogen bewirtschafteten Einzugsgebieten, eine wesentliche Rolle. Als Folge intensiver Landbewirtschaftung degradiert die vergesellschaftete Zönose im See. Aber auch die Neueinführung von Pflanzen und Tieren (z.B. Kanadische Wasserpest, *Elodea canadensis*; Graskarpfen, *Ctenopharyngodon idella*) kann temporär erhebliche Störungen der vergesellschafteten Zönose hervorrufen. Der See wird instabil und geht in einen Übergangszustand zur rascheren Verlandung über (transienter See). Überhöhte Produktivität steigert seine Sedimentationsrate und damit seine Alterungsgeschwindigkeit. Auf den See bezogen wird dieser Prozeß auch als Eutrophierung bezeichnet.

Nicht die Organismen im See, sondern das Umfeld (Nährstoffe, organische Substanz und Stoffwechselprodukte, Verfügbarkeit von Licht) steuert mit den Stoffverlusten aus dem Einzugsgebiet die Prozesse im See. Die Prozesse und die Organismen sind bei dem Überangebot an Nährstoffen nicht mehr an die kurzgeschlossene Kreislaufführung in einer hoch vernetzten Zönose gebunden. In der Zönose besteht durch den Wegfall der Nährstofflimitierung keine Notwendigkeit zu einer hohen Vergesellschaftung mehr. Statt dessen erlangen schnellwüchsige Organismen (r-Strategen) einen Konkurrenzvorteil. Stoffkreisläufe und damit die effiziente Nutzung der Ressourcen sind unter diesen Umständen kaum möglich. Da die Stofftransporte von kleinskaligen zu großskaligen Transporten verlagert werden, kann diese Degradierung auch als eine Externalisierung von Prozessen verstanden werden.

Obwohl Verluste von Nährstoffen und pflanzennotwendigen Mineralstoffen (Basenkationen) aus den Böden der Landschaft autokorreliert auftreten, sind für die Degradierung der Seen in erster Linie die Nährstoffe von Bedeutung, da sie im intakten See am ehesten die begrenzenden Faktoren darstellen. Ob die Nährstoffe dabei aus diffusen Quellen oder aus Punktquellen stammen, ist für die Analyse der Landschaftsschäden zweitrangig, da die sogenannte Punktquellen ihre Stofffrachten letztlich ebenfalls aus der Fläche erhalten (z.B. durch Grundwasserförderung oder über Nahrungsmittel und Abwasser) und damit nur die Sammelpunkte einer insgesamt degradierten, ineffizienten Wasser- und Stoffwirtschaft darstellen (vgl. auch Rippl 1992).

Bei einer gekoppelten Systembetrachtung "Land – Gewässer" sind eutrophe Seen Indikatoren für eine nicht nachhaltige Systemfunktion. Durch eine effiziente Ausbildung von Stoffkreisläufen im Einzugsgebiet und an Oberflächenstrukturen (Biofilmen) können selbst flache Seen kaum natürlicherweise eutrophieren. Eutrophe Seen stellen nur vorübergehende Entwicklungsphasen dar, wie sie zum Beispiel kurz nach dem Rückzug des Eises in einer vegetationsarmen Landschaft mit hohen Stoffverlusten gegeben sind (vgl. Digerfeldt 1972). Eutrophe Seen können nur so lange fortbestehen, bis entweder die Landschaft ausgelaugt oder der See verlandet ist. Degradierete Seen sind gegenüber einem stabilen durch eine beschleunigte Veränderungstendenz charakterisiert. Diese kann nicht nur zur raschen Verlandung sondern auch zur Versauerung der Seen führen. Letztere ist an die zunehmende Verarmung der Einzugsgebietsfläche an

Basenkationen und damit an ein zurückgehendes Puffervermögen der Böden für Säuren gebunden.

Die Nähr- und Mineralstoffe in der Fläche stellen eine begrenzte Ressource dar. Wenn sie im Einzugsgebiet durch menschliche Eingriffe ausgewaschen werden, degradiert die Vegetation und damit der Wasserkreislauf. Die für die Temperaturverteilung auf der Erde wesentliche Temperaturlausgleichsfunktion durch Verdunstung und Kondensation geht dabei verloren. In Abhängigkeit von der Kontinentalität des Klimas ist dann die Existenz der Seen als Gewässer in Frage gestellt. Unter diesem Aspekt kann die Eutrophierung von Seen mit dem Desertifikationsprozeß (Zusammenbruch des Wasser- und Stoffhaushaltes der Landschaft) in Verbindung gebracht werden, durch den bereits viele auch größere Seen auf den Kontinenten im Rückgang begriffen sind (z.B. Aral-See).

In den folgenden Abschnitten wird die Eutrophierung oder allgemeiner ausgedrückt fehlende Struktur und Funktionalität von transienten Seen in den einzelnen Kompartimenten dargestellt.

Hydrologie

Aus einem degradierten Wasserhaushalt in der Landschaft resultieren auch degradierte hydrologische Muster (Schwankungen von Wasserstand und Abfluß) in Seen. Der Verlust der Wasserhaltekapazität im Boden und der Verlust der Kühlfunktion führen zu einem niedrigen Basisabfluß im Sommer bei gleichzeitig erhöhter Abflußvarianz nach Starkregen. In Seen folgen daraus hochfrequenter Störungen der natürlichen Wasserstands- bzw. Austauschmuster (vgl. degradierte Fließgewässer) und der seeinternen Hydraulik. Die anthropogene Regelung von Wasserstand und Abfluß (z.B. in Stauseen) erzeugt entweder unangepaßt hohe Amplituden (z.B. Stromerzeugung, Trinkwassergewinnung) oder einen ständig konstanten Wasserspiegel (z.B. Schifffahrt). Bei konstantem Wasserspiegel greifen die Wellen im Litoral ständig an der gleichen Stelle an, was insbesondere bei fehlender Vegetation zu erhöhter Erosion und Strukturabnahme im Litoral führt. Die Durchflußregelung durch Wehre und Schleusen ergibt fast nie eine den natürlichen Erfordernissen angepaßte Abflußdynamik. Nur im Falle natürlicher Muster kann die Abfolge von Erosion, Transport und Ablagerung durch zyklischen Wechsel dynamisch stabilisiert werden.

Da das Wasser mit seiner Transportfunktion die Verteilung der Potentiale (z.B. Nährstoffquellen und –senken) bestimmt, strukturiert (d.h. koppelt oder entkoppelt) der Wasserfluß die gesamte Lebensgemeinschaft im See. Anthropogene Degradierungen der hydrologischen Muster haben daher Rückwirkungen auf den gesamten See. Organismuszönosen können sich an hoch variante hydraulische Muster (Muster mit einem hohen Zufallsanteil) schwer anpassen und werden deshalb durch degradierte hydrologische Muster geschädigt.

Auch seeinterne Restaurierungsmaßnahmen können diese Strukturierung beeinflussen. Z.B. wird die Schichtung eines Sees durch Belüftung und Zwangszirkulation abgeschwächt. Transporte bringen Elektronenakzeptoren in das Hypolimnion und zur Sedimentoberfläche und stabilisieren dort das Redoxpotential auf hohen Werten. Dadurch entsteht ein stärkerer aerober Metabolismus an der Sedimentoberfläche. Wenn jedoch das Verhältnis von leicht abbaubarer organischer Substanz zu Elektronenakzeptoren an der Sedimentoberfläche ein Redoxpotential unter dem Niveau der Denitrifikation begünstigt, kann Phosphat durch Sulfatreduktion freigesetzt werden (vgl.

transienter See - Benthos). In der Folge wird das Pelagial durch Aufhebung der Nährstofflimitierung für das Wachstum von Phytoplankton gestört.

Litoral

Im Laufe der Industrialisierung verstärkte sich durch die Zunahme der Bevölkerung und der Mobilität der Nutzungsdruck auf die Gewässerufer. Die Ufer wurden teilweise durch Entfernung der landseitigen Vegetation direkt geschädigt, teilweise war der Wellenschlag von Frachtern, Passagierschiffen und Sportbooten beteiligt. Als Folge stieg der Stoffeintrag über die Ufer durch Erosion, Grundwasser oder Schichtenwasser aus der ungesättigten Bodenzone.

Zusätzlich wurde die wasserseitige Vegetation durch erhöhte Nährstoffeinträge geschädigt. Hierbei bildete sich zum einen zunächst ein Biofilm (Aufwuchs) mit zottigen Strukturen aus, die sich ablösen können und bei Akkumulation an anderen Orten zu sauerstoffzehrenden Prozessen führen. Zum anderen kam es zu einer Steigerung der Planktonproduktion, die zur Beschattung und schließlich zum Verlust der submersen Makrophyten mit ihrem Periphyton führte. Die auf diese Weise destabilisierten Litoralablagerungen degradierten. An vielen Gewässeruffern konnte sich durch die bessere Nährstoffversorgung zunächst Schilf ausbreiten. Es ging jedoch bei fortschreitender Gewässerdegradierung durch negative Rückkopplungen vielfach wieder zurück. Zum Teil war daran auch die Gewinnung von Trinkwasser aus Uferfiltrat der Seen beteiligt. Sie verschlechtert die optimierte Funktion der Schilfwurzeln durch eine Veränderung der Fließspektrien im Boden, die eine Mineralisierung von organischer Substanz und die Auswaschung von bindigen Bodenbestandteilen (Schluff und Ton) begünstigen. Mit dem Verlust der Wasserhaltekapazität und der abnehmenden Kopplung von Produktion und Abbau im Wurzelbereich sank der Wirkungsgrad der Litoralstrukturen. Zusätzliche Schädigungen wurden durch die erhöhte Algenproduktion, -sedimentation und Fäulnis in den Litoralablagerungen verursacht.

Mit der verringerten Stoffretention an Land ist die für die Stabilität der Litoralzönosen notwendige Nährstofflimitierung (Raumlimitierung) nicht mehr gegeben. Die hochvernetzte Litoralgesellschaft wird geschädigt und geht zurück, während die pelagische Zone durch Einträge belastet wird. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß mit der Aufhebung der Nährstofflimitierung in dem Gewässer die Trennung zwischen Wasser- und Stofffluß an funktional intakten Phasengrenzflächen (z.B. Biofilm) weitgehend verloren geht. Statt dessen kommt es zu einer stärkeren Kopplung von Wasser- und Stofffluß und damit zur Verfrachtung der Stoffe mit dem Wasserfluß. Die Schädigung des Litorals geht auch immer mit einer Veränderung der Fischfauna und mit einem Übergang von piscivoren zu planktivoren Fischen einher.

Pelagial

Im Pelagial eines transienten Sees werden durch die gesteigerten Stoffeinträge (insbesondere Nährstoffeinträge) die Stoffwechselprozesse gesteigert. Die Produktion pro Flächeneinheit steigt an, was herkömmlich mit dem Term Eutrophierung (Erhöhung der Nährstoffkonzentration und der planktischen Primärproduktion) umschrieben wird. Funktional gesehen wird dabei die enge Kopplung von Produktion, Konsumption und Abbau durch eine raumzeitliche Trennung dieser Prozesse abgelöst. Die vom Plankton produzierte organische Substanz (P) kann durch die beschränkte Löslichkeit des Sauerstoffs nur raumzeitlich verzögert und zunehmend unvollständig wieder abgebaut (R) werden (Senkung der Effizienz, P/R-Quotient weit über 1). Nach Öffnung der Kreisläufe für Kohlenstoff und daran gekoppelte andere Stoffe werden die Verluste durch

Sedimentation oder Abfluß aus dem See gesteigert. Die Sedimentationsrate oder die Stofffracht mit dem Abfluß kann etwa das zehnfache bis hundertfache der Sedimentation eines stabilen Sees betragen. Außerdem sind die transienten Verhältnisse durch hohe tages- und jahreszeitliche Varianzen von Parametern gekennzeichnet, die biologische Prozesse anzeigen (z.B. Sauerstoff, Nährstoffe, Chlorophyll).

Während die Degradation des Sees durch erhöhte Einträge als bottom-up Effekt gesehen werden kann, können auch top-down Effekte die Seen schädigen (z.B. durch Außerkräftsetzen der entsprechenden Rückkopplungen durch Fischbesatz). Bei erhöhtem Besatz mit Weißfischen oder erhöhter Befischung von Raubfischen kann eine andere Struktur des Nahrungsnetzes resultieren. Dabei kann das Zooplankton reduziert werden und der gleichzeitige Anstieg des Phytoplanktons die Sedimentation und den Austrag mit dem Abfluß erhöhen (Hrbáček 1994).

Der Prozeß der Eutrophierung wird herkömmlich mit erhöhten Phosphoreinträgen in die Gewässer erklärt. Die Grundlage für dieses Erklärungsmodell wurde von Vollenweider (z.B. Vollenweider 1971) aufgrund einer statistischen Analyse der Datenserien aus großen Seen entwickelt. Ursprünglich wurde die Eutrophierung kausal mit den Punktquellen für Phosphor, insbesondere von Klärwerken mit ihrer relativ hohen Phosphorfracht erklärt. In der Folge wurden viele Klärwerke in den hochentwickelten Industrieländern mit Phosphor-Eliminierungsanlagen ausgestattet, welche den Phosphorgehalt im abfließenden Wasser weit unter $100 \mu\text{g} \cdot \text{dm}^{-3}$ senkten. Allerdings wurden damit in den meisten Fällen keine oligotrophen Bedingungen in den Seen erreicht. Diffuse Quellen und die Rücklösung von Phosphor aus dem Sediment lieferten weiterhin ausreichende Phosphormengen für eutrophe Verhältnisse in den betroffenen Seen. Die Rolle der diffusen Quellen aus der unangepaßten Flächenbewirtschaftung nahm zu und kompensierte weitgehend die wasserwirtschaftlichen Maßnahmen. *Benthos* Durch die Erhöhung der Verluste mit der Sedimentation verlandet ein transienter See wesentlich rascher als ein intakter. Die Verlandung geschieht dabei im Gegensatz zum litoralen Typ der Sedimentation (vgl. intakter See – Litoral) eher vom Seetiefsten, also von unten her.

In geschichteten Seen führt die geringe Wasserbewegung im Tiefenwasser zu einer Transportlimitierung und damit der Verfügbarkeit von Elektronenakzeptoren. Bereits geringe Veränderungen bewirken hier eine Modifikation der metabolischen Dynamik an der Sediment-Wasser Grenzschicht. Die Sedimente in Seen bestehen aus allochthonem (durch Eintrag in den See gebildetem) und autochthonem (See-intern gebildetem) Material. Das letztere besteht aus abiogen oder biogen ausgefälltem Kalk, Silikatablagerungen von Diatomeen und aus organischer Substanz. In intakten Seen sedimentiert diese nur in geringer Menge und ist relativ schwer abbaubar (vgl. Intakter See – Benthos).

Die leicht abbaubare organische Substanz in transienten Seen wird bei ihrer Sedimentation verdichtet und von Bakterien besiedelt. Bakterien bilden die Nahrungsbasis für die heterotrophe benthische Nahrungskette von Ciliaten, Rotiferen, Tubifiziden und Mückenlarven bis hin zu Fischen. Abhängig von der Abbaubarkeit der organischen Substanz werden zunächst die Elektronenakzeptoren Sauerstoff und Nitrat, und nach deren Verbrauch Sulfat für den bakteriellen Abbau verwendet. Der intensive Metabolismus in transienten Seen verändert sehr schnell die Sauerstoffkonzentration an der Sedimentoberfläche. Nach seiner Auszehrung wird die organische Substanz vermehrt anaerob abgebaut und dabei auch Schwefelwasserstoff (H_2S) gebildet. Bei Überlastung des Metabolismus wird die gut entwickelte benthische Fauna als

Basis der Nahrungskette für höhere Organismen (z.B. Fische) durch dieses H_2S vergiftet. Ligandenaustausch von Phosphor und Schwefelwasserstoff am Phosphorbindenden Eisen tritt auf und Phosphor wird in den Wasserkörper rezirkuliert.

Der Stoffwechsel der Sedimente hängt stark von der Wasserbewegung im Sediment-Kontaktwasser und dem ihr nachgeordneten Transport von Elektronenakzeptoren und Stoffwechselendprodukten ab. Die limitierte Nachlieferung von Elektronenakzeptoren kann die organische Substanz der Sedimente nicht endoxidieren. Mit der so zurückgehenden Kreislaufschließung von Produktion und Respiration im See steigt der P/R-Quotient im transienten, verlustreichen See deutlich über eins.

Phosphorfreisetzung aus den Sedimenten in transienten Seen

Während in intakten Seen hauptsächlich schwer abbaubare organische Substanz mit einer Ablagerungsrate unter $1 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$ sedimentiert, führt die Anhäufung von deutlich mehr leicht abbaubarer organischer Substanz im transienten See zum Abbau über den Weg der Desulfurikation. Der dabei gebildete Schwefelwasserstoff führt zur "rasanten Seenalterung" (Ohle 1953a, 1954), indem dreiwertiges Eisen reduziert und als Eisen-II-sulfid ausgefällt wird. Im Sediment ist ein Teil des Phosphors an Eisen-III-Verbindungen gebunden. Für die Freisetzung von großen Phosphatmengen aus dem Sediment ist jedoch nicht der von Mortimer (1941/1942) beschriebene Mechanismus über eine Absenkung des Redoxpotentials und die nachfolgende Reduktion von Eisen verantwortlich. Vielmehr geht das an Eisen-III gebundene Phosphat erst durch den Tausch der Eisen-Liganden Phosphat gegen Sulfid in größeren Mengen in Lösung (Ripl 1978, Ripl & Lindmark 1979) und kann dadurch in die trophogene Zone transportiert werden.

Dieser als interne Düngung bezeichnete Vorgang der Phosphorfreisetzung ist der Grund für die verzögerte Reaktion von Seen auf Sanierungsmaßnahmen im Einzugsgebiet. Dabei ersetzen die Sedimente die verringerten Phosphoreinträge mit den Zuflüssen und halten den See für eine längere Zeit in einem hochproduktiven Zustand.

Zusammenfassend korrespondiert der seeinterne Metabolismus über die Bindung von Phosphor an Eisen in den Sedimenten mit den Prozessen an der Sediment-Wasser-Grenzschicht. Eine Degradierung des Sedimentstoffwechsels und die damit auftretende Freisetzung von Phosphat übt eine positive Rückkopplung auf die Produktion im Pelagial aus. Mit der Sedimentation übermäßiger Mengen an leicht abbaubarer organischer Substanz öffnet sich der Regelkreis durch positive Rückkopplung eines transienten Metabolismus.

5. ZUSAMMENFASSUNG UND SCHLUßFOLGERUNGEN

Ein integratives Verständnis der Zusammenhänge im Prozeß "Natur" ist für die nachhaltige Bewirtschaftung unabdingbar. Im vorliegenden Artikel wird versucht, auf Basis des dissipativen Wasserhaushalts ein integratives Leitbild für Ökosysteme aufzuzeigen. Für die Beschreibung von Prozessen und Funktionen in Ökosystemen wird ein integrativer Ansatz, das Energie-Transport-Reaktions (ETR) Modell verwendet. Der Sonnenenergiepuls wird danach über das zentrale dissipative Medium auf der Erde - das Wasser - dissipiert. Dabei bilden sich in abgegrenzten Systemen Kreisprozesse (innerhalb der Systemgrenzen) und

Verlustprozesse (über die Systemgrenzen hinweg) heraus. Letztere werden z.B. als Auslaugung des Bodens, Sedimentation in einem See oder Stofffrachten im Abfluß aus einem Einzugsgebiet erkennbar. Aufbauend auf dem Verhältnis von Kreis- und Verlustprozessen läßt sich ein ökologischer Wirkungsgrad angeben, der bei weitgehender stofflicher Kreislaufführung (chemischer Wirkungsgrad) oder bei Dämpfung des Energiepulses auf eine mittlere Temperatur (thermischer Wirkungsgrad) nahe an 1 heranreicht.

Kurz geschlossene Kreisläufe sind das Ergebnis einer Selbstoptimierung des Ökosystems, die nur bei Limitierungen des Systems (Raum- oder Ressourcen- und Zeit- oder Energielimitierung) von einer gut vergesellschafteten Zönose erreicht werden können. Als Selektionskriterium für die Vergesellschaftung der Organismen dient das Wirkungsgradprinzip: Alle Organismen, die zur besseren Kreislaufführung beitragen, stabilisieren den stofflichen Bestand des Ökosystems und damit seine Nachhaltigkeit (K-Strategie). Ein so optimiertes Ökosystem kann als intakt angesehen werden.

Werden dagegen Kreisläufe gestört, die Verluste eines Systems erhöht und die gepulste Energie eher über Erwärmung in Zufallsbewegung umgesetzt, so degradiert das System. Dies ist z.B. der Fall bei erhöhten Verlusten von Mineral- und Nährstoffen aus den Böden und bei der damit gekoppelten stofflichen Überlastung von Gewässern, wie sie z.B. bei der Eutrophierung auftreten (r-Strategie). Stabilität und Nachhaltigkeit werden verringert, das System erreicht einen Übergangszustand (transienter Zustand).

Das Wirkungsgradprinzip wird auf verschiedene fraktale (raumzeitliche) Ebenen angewendet. Harmonische und Zufallsprozesse treten im Wasser, das durch Ionen, Makromoleküle und Cluster strukturiert ist, bereits auf molekularer Ebene auf. Physikalische und chemische Eigenschaften des Wassers können auch als Schwingungsmuster verstanden werden, die durch kohärentes (= in gleicher Phase) Schwingen oder durch Beschleunigungen und Verzögerungen an Phasengrenzflächen geprägt sind. Diese Schwingungsmuster haben bei der biochemischen Evolution sortierend auf die Entwicklung der Systeme gewirkt, indem nach dem Wirkungsgradprinzip beständige Strukturen selektiert wurden. Außerdem bilden sie heute die Basis für die Lebensvorgänge in Zellen und Organismen.

Auch die Vergesellschaftung der Organismen im Ökosystem kann nach diesem Prinzip verstanden werden. Eine einfache Zönose besteht aus Primärproduzenten, dem Detritusspeicher, Konsumenten, Destruenten und Wasser als Transport- und Reaktionsmedium (Zönosenkernstruktur). Diese Gesellschaft ist in der Lage, Stoffkreisläufe zu schließen oder bei Störungen der Zönose Verluste zu produzieren. Die Zönosenkernstruktur und auch Ökosysteme (Einzugsgebiete) unterliegen deshalb der Selektion über das Wirkungsgradprinzip.

Auf der Grundlage des Wirkungsgradprinzips werden intakte und degradierte (transiente) Kompartimente im Ökosystem beschrieben. Kurzgeschlossene atmosphärische Wasserkreisläufe sind charakteristisch für ein intaktes, mit Vegetation ausgestattetes Gebiet. Da die Vegetation eine mächtige Humusschicht ausbildet, ist die Wasserhaltekapazität in diesen Gebieten hoch. Selbst in Zeiten hoher Temperatur kann die Verdunstung und damit die Kühlung der Fläche aufrechterhalten werden. Da größere Temperaturgradienten in der Landschaft dann fehlen, sind auch großräumige Klimaereignisse minimiert. Auch der Abfluß aus dieser intakten Landschaft ist relativ gleichmäßig und bei guter Retentivität der Flächen sehr arm an Nähr- und Mineralstoffen. Die Seen, die immer der Funktionalität ihrer Einzugsgebiete nachgeordnet sind, entwickeln sich

meist zu intakten Seen mit oligotrophen oder höchstens mesotrophen Bedingungen. Im See selber dominieren die litoralen Strukturen (Makrophyten, Biofilm) mit ihrer weitgehenden Kreislaufführung. Produktion und Abbau sind ausgeglichen und das Sediment wird kaum mit Stoffverlusten belastet. Die Alterungsgeschwindigkeit eines intakten Sees (= Verlandungsgeschwindigkeit) sinkt, solange sich das System optimiert und ist in der Regel sehr gering.

Die Eingriffe des Menschen in die Landschaft haben die Ökosysteme in vielfacher Hinsicht degradiert. Mit der Entfernung der Vegetation wurden die Kühlfunktion der Flächen vermindert und die Stoffverluste mit dem Abfluß stark gesteigert. Gekoppelt daran wurden die Gewässer stärker belastet, so daß Pflanzen und Biofilmstrukturen zurückgingen, und das Plankton in vielen Seen zur bestimmenden Komponente wurde. Durch erhöhte Sedimentation stieg die Alterungsgeschwindigkeit der Seen. Außerdem kann aus den mit abbaubarer organischer Substanz belasteten Sedimenten durch Desulfurikation und Ligandentausch von Sulfid gegen Phosphat eine interne Düngung der Seen erfolgen.

Der Mensch kann keineswegs als außerhalb des natürlichen Systems stehend betrachtet werden. Noch immer sind wir vom Sauerstoff der Atmosphäre, von einem erträglichen Klima mit weitgehend konstanten Niederschlägen und von der Fruchtbarkeit der Böden abhängig. Deshalb unterliegen alle Bemühungen zur Sanierung und Restaurierung der Landschaft genauso wie die Bewirtschaftungsmaßnahmen dem gleichen Selektionskriterium wie die natürliche Entwicklung: Bei hohem Wirkungsgrad steigt die Nachhaltigkeit des Systems, bei hohen Verlusten geht sie verloren. Ohne ein funktionales Verständnis und ohne die Ausrichtung des menschlichen Handelns an den funktionalen Gegebenheiten der Natur sind weitreichende Einbrüche im Bewirtschaftungssystem kaum vermeidbar. Durch intelligente Bewirtschaftung dagegen könnte die Offenheit innerhalb des abgegrenzten Systems bis zu einem Grad reduziert werden, bei dem die Alterung der Landschaft verlangsamt und die natürliche Stabilität erhöht wird. Dazu wären allerdings neue Systemstrukturen mit dem integrierten Menschen als Systemsteuerer notwendig. Mit dem Wirkungsgradprinzip hätte der Mensch das wissenschaftliche Rüstzeug, solche neuen, nachhaltigen Strukturen zu entwickeln.

6. DANKSAGUNG

Die Basis für diesen Beitrag, das ETR-Modell wurde am Fachgebiet Limnologie der Technischen Universität Berlin unter Leitung von W. Ripl unter Mitarbeit von M. Feibicke, C. Hildmann, K.-D. Wolter und weiteren Mitarbeitern entwickelt. Für weiterführende Anregungen und die kritische Durchsicht des Manuskriptes danken wir I. Otto.

7. LITERATURVERZEICHNIS

- Björk, S. (1988) Redevelopment of lake ecosystems - a case study approach. *Ambio* **17(2)**, 90-98.
- Brinck, P., Nilsson, L.M. & Svedin, U. (1988) Ecosystem redevelopment. *Ambio* **17(2)**, 84-89.
- Cope, F.W. (1972) Structured water and complexed Na⁺ and K⁺ in biological systems. In: *Water structure at the water-polymer interface*. (Ed. by H.H.G. Jellinek), pp. 14-18. Plenum Pr., New York.
- Cunningham, K.M., Goldberg, M.C. & Weiner, E.R. (1987) An examination of iron oxyhydroxide photochemistry as a possible source of hydroxyl radical in natural waters. In: *Chemical quality of water and the hydrologic cycle*. (Ed. by R.C. Averett & D.M. McKnight), pp. 359-363. Lewis, Chelsea.
- Digerfeldt, G. (1972) The post-glacial development of Lake Trummen. Regional vegetation history, water level changes and paleolimnology. *Fol. Limnol. Scand.* **16**.
- Draganic, I.G. & Zorica, D. (1971) The radiation chemistry of water. *Physical Chemistry* **26**. Academic Pr., New York.
- Ebeling, W. & Feistel, R. (1982) *Physik der Selbstorganisation und Evolution*. Akademie-Verl., Berlin.
- Eigen, M. & Schuster, P. (1979) *The Hypercycle*. A principle of natural self-organization. Springer, Berlin.
- Eigen, M. & Winkler, R. (1987): *Das Spiel*. München, Zürich
- Gutmann, V. (1978) *The donor-acceptor approach to molecular interactions*. Plenum Press, New York.
- Hildmann, C. (1999) *Temperaturen in Zönosen als Indikatoren zur Prozeßanalyse und zur Bestimmung des Wirkungsgrades. Energiedissipation und beschleunigte Alterung der Landschaft*. Dissertation Technische Universität Berlin, Fachbereich Umwelt und Gesellschaft. D 83. Mensch & Buch, Berlin.
- Hoek, C. van den & Jahns, H.M. (1995) *Algae*. An introduction to phycology. Cambridge Univ. Pr., Cambridge.
- Hrbáček, J. (1994) 5. Food web relations. In: *Restoration of Lake Ecosystems - a holistic approach*. *IWRB Publication* **32**. (Ed. by M. Eiseltová), pp. 44-58. International Waterfowl and Wetlands Research Bureau, Slimbridge.
- Lampert, W. & Sommer, U. (1993) *Limnoökologie*. Thieme, Stuttgart.
- Lehninger, A.L. (1979): *Biochemie*. Verlag Chemie, Weinheim, New York, 919 pp.
- Leonardson, L. (1984) *N₂ fixation by blue-green algae in two south swedish lakes. Methodology and effects of sewage diversion and lake restoration*. Institute of Limnology, University of Lund, Sweden. PhD Thesis.

- Ling, G.N. (1984) *In search of the physical basis of life*. Plenum Press, New York.
- Lundqvist, G. (1927) Bodenablagerungen und Entwicklungstypen der Seen. *Die Binnengewässer* **2**, 1-124.
- Mortimer, C.H. (1941/1942) The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. *J. Ecol.* **29**, 280-329; **30**, 147-201.
- Odum, E.P. (1969) The strategy of ecosystem development. *Science* **164**, 262-270.
- Ohle, W. (1953) Der Vorgang rasanter Seenalterung in Holstein. *Naturwissenschaften* **40**, 153-162.
- Ohle, W. (1954) Sulfat als "Katalysator" des limnischen Stoffkreislaufes. *Vom Wasser* **21**, 13-32.
- Ohle, W. (1971) Gewässer und Umgebung als ökologische Einheit in ihrer Bedeutung für die Gewässereutrophierung. *Wasser - Abwasser (Aachen)* **1971(2)**, 437-456.
- Resch, G. & Gutmann, V. (1987) *Wissenschaftliche Grundlagen der Homöopathie*. 2. Aufl. O.-Verlag, Berg am Starnberger See.
- Reynolds, C.S. (1984) *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ripl, W. (1978) *Oxidation of lake sediments with nitrate - A restoration method for former recipients*. Institute of Limnology, University of Lund. CODEN LUNBDS/(NBLI-1001)/1-151, ISSN 0348-0798.
- Ripl, W. (1992) Management of water cycle: An approach to Urban Ecology. *Water Poll. Res. J. Canada* **27(2)**, 221-237.
- Ripl, W. (1995a) Management of water cycle and energy flow for ecosystem control: the energy-transport-reaction (ETR) model. *Ecolog. Modelling* **78**, 61-76.
- Ripl, W. (1995b) Der landschaftliche Wirkungsgrad als Maß für die Nachhaltigkeit. In: R. Backhaus & A. Grunwald (Hrsg.): *Umwelt und Fernerkundung: Was leisten integrierte Geo-Daten für die Entwicklung und Umsetzung von Umweltstrategien*. Wichmann, Heidelberg: 40-52.
- Ripl, W. & Hildmann, C. (1997) V-3.1.1: Ökosysteme als thermodynamische Notwendigkeit. In: *Handbuch der Umweltwissenschaften*. (Ed. by O. Fränzle, F. Müller & W. Schröder), Loseblattsammlung 12 pp. Ecomed, Landsberg am Lech.
- Ripl, W. & Hildmann, C. (2000) Dissolved load transported by rivers as an indicator of landscape sustainability. *Ecolog. Engineering* **14**, 373-387.
- Ripl, W. & Lindmark, G. (1979) The impact of algae and nutrient composition on sediment exchange dynamics. *Arch. Hydrobiol.* **86(1)**, 45-65.
- Ripl, W., Hildmann, C., Janssen, T., Gerlach, I., Heller, S. & Ridgill, S. (1995) Sustainable redevelopment of a river and its catchment – the Stör River Project. In: *Restoration of stream ecosystems. An integrated catchment approach*. IWRB Publication **37**. (Ed. by M. Eiselová & J. Biggs), pp. 76-112. International Waterfowl and Wetlands Research Bureau, Slimbridge.

- Ripl, W., Janssen, T., Hildmann, C. & Otto, I. (1996) *Entwicklung eines Land-Gewässer Bewirtschaftungskonzeptes zur Senkung von Stoffverlusten an Gewässer (Stör-Projekt I und II)*. In Zusammenarbeit mit F. Trillitzsch, R. Backhaus, H.-P. Blume, P. Widmoser. Im Auftrag des Bundesministeriums für Bildung, Wissenschaft, Forschung und Technologie (BMBF) und des Landesamtes für Wasserhaushalt und Küsten Schleswig-Holstein. Förderkennzeichen 0339310A und 0339538. Endbericht.
- South, G.R. & Whittick, A. (1987) *Introduction to phycology*. Blackwell, Oxford.
- Vollenweider, R.A. (1971) *Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication*. Organisation for Economic Co-operation and Development (OECD), Paris.
- Wetzel, R.G. (1983) *Limnology*. Saunders, Philadelphia.
- Zachmann, G. (Hrsg.) (1976) *Lexikothek*. Spektrum der Naturwissenschaften. Bertelsmann, Gütersloh.

- Björk 1988, redevelopment of ecosystems 28
- Brinck *et al.* 1988, ecosystem redevelopment 28
- Cope 1972 7, 10
- Cunningham *et al.* 1987 8
- Digerfeldt 1972 27
- Digerfeldt 1972, Trummen 31
- Draganic & Zorica 1971 9
- Ebeling & Feistel 1982 9, 10
- Eigen & Schuster 1979 10
- Eigen & Winkler 1987, Das Spiel 10
- Gutmann 1978, donor-acceptor approach 7
- Hildmann 1999, Dr-Arbeit 6, 17, 21, 24
- Hrbáček 1994 33
- Lampert & Sommer 1993 12
- Lehninger 1979 9, 12
- Leonardson 1984 15
- Ling 1984 10
- Lundqvist 1927 29
- Odum 1969, Strategy ecosystem development 19
- Ohle 1953a, rasante_Seenalterung, 1954, Sulfat als Katalysator 34
- Ohle 1971, Umgebungsfaktor 30
- Resch & Gutmann 1987 12
- Reynolds 1984 13, 14
- Ripl & Hildmann 1997, thermodynamische Notwendigkeit 10
- Ripl & Hildmann 2000, Ecolog. Engineering 6, 15, 21
- Ripl & Lindmark 1979 35
- Ripl 1978, Lillesjön 35
- Ripl 1992, Management of water cycle 6, 15, 31
- Ripl 1995a, Ecolog. Modelling 4, 5, 6, 15, 24
- Ripl 1995b, Backhaus, Grunwald Umwelt und Fernerkundung 29
- Ripl *et al.* 1995, IWRB_37_Stoer 5, 15, 17, 21
- Ripl *et al.* 1996, Stör-Endbericht 4, 24
- South & Whittick 1987 14
- van den Hoek & Jahns 1984 14
- Vollenweider 1971 33
- Wetzel 1983, Limnology 26
- Zachmann 1976 20