

Verwertung organischer Substanzen durch mikrobielle Bodenbiomasse als eine Funktion chemisch-thermodynamischer Parameter

Thomas Lettau^{1*} und Yakov Kuzyakov²

¹Humboldt-Universität zu Berlin, Institut für Pflanzenbauwissenschaften, Albrecht-Thaer-Weg 5, D-14195 Berlin

²Universität Hohenheim, Institut für Bodenkunde und Standortlehre, Fruwirthstraße 12, D-70599 Stuttgart

Angenommen: 4. Oktober 1998

Zusammenfassung – Summary

Es wird eine einfache Methode für die Berechnung des Synthesekoeffizienten in Abhängigkeit von chemisch-thermodynamischen Parametern organischer Substanzen (OS) vorgeschlagen. Der Synthesekoeffizient kennzeichnet den Kohlenstoffanteil der OS, der bei seiner Verwertung in den Körper der Mikroorganismen übergeht. Die hier vorgeschlagene rechnerische Vorgehensweise beruht auf dem Übergang der Enthalpie der OS in die Biomasse unter Berücksichtigung der Bildungsenthalpien der Endprodukte der Atmung: CO₂, NH₄⁺ und H₂O. Die Brennwerte der OS werden in die Kalkulation einbezogen. Diese sind analytisch leicht zu bestimmen und lassen sich für viele verschiedene landwirtschaftliche Produkte aus Tabellen ableiten. Der Vergleich der so berechneten Werte für mehrere organische Substanzen mit den aus der Literatur entnommenen Synthesekoeffizienten zeigte eine zufriedenstellende Übereinstimmung. Der Gesamtenergieaufwand der Bodenmikroorganismen zur Synthese und Erhaltung unter natürlichen Bedingungen wurde mit $-153,3 \text{ kJ} \cdot \text{gC}^{-1}$ berechnet. Dieser Wert wird im Zusammenhang mit dem in der Mikrobiologie verwendeten Erhaltungskoeffizienten diskutiert und bestätigt. Die Verwendung des vorgeschlagenen Ansatzes für die Berechnung des Synthesekoeffizienten anhand der stofflichen Zusammensetzung des Substrates ermöglicht eine einheitliche von den konkreten Experimentbedingungen unabhängige Vorgehensweise.

Carbon use efficiency of organic substances by soil microbial biomass as a function of chemical and thermodynamical parameters

A simple calculation determining carbon use efficiency by soil microorganisms based on chemical and thermodynamical parameters of organic matter is proposed. The use efficiency characterizes carbon fraction of organic matter which is incorporated into the cells of the soil microbial biomass.

The proposed approach is based on the transition of the organic matter enthalpy into the microbial biomass enthalpy considering the formation enthalpy of the end products of respiration like CO₂, NH₄⁺ and H₂O. The combustion energy content of organic matter was used for the calculations. This combustion energy content can be determined by simple analytical means. It can be derived from data given in the literature and for various agricultural products.

The comparison of organic matter use efficiency data calculated as shown above with literature data produced by diverse methods showed a satisfactory correlation. The calculated enthalpy of formation and maintenance of a C-unit of soil microbial biomass under *in situ* conditions amounted to $-153,3 \text{ kJ} \cdot \text{gC}^{-1}$. This value is compared with the maintenance coefficient used in microbiology. The use of the suggested approach for the calculation of carbon use efficiency based on the substance composition of the organic matter allows a uniform, standardized procedure which is not dependent on specific experimental conditions.

Key words: carbon use efficiency / energy consumption / energy balance / C transformation / organic matter

1 Einleitung

Bei der Quantifizierung von Umsatzprozessen des Kohlenstoffs im Boden ist die mikrobielle Verwertung verschiedener organischer Substanzen (OS) von großem Interesse. Die Effizienz des mikrobiellen C-Umsatzes verändert sich in Abhängigkeit von der Qualität organischer Substanzen, der Zusammensetzung der Mikroorganismenpopulation und den Umweltverhältnissen. Gegenstand dieses Beitrags ist die mikrobielle C-Verwertung im Boden in Abhängigkeit von der Qualität der organischen Substanz. Zur Beschreibung der C-Verwertung wird in vielen Berechnungen und Modellen ein OS-spezifischer Parameter, der Synthesekoeffizient (Y) genutzt. Dieser Synthesekoeffizient kennzeichnet nach Franko (1989) den

Kohlenstoffanteil des Substrates, der bei seiner Verwertung je Zeiteinheit von den Mikroorganismen in die Zellsubstanz im Laufe der Biosynthese (Anabolismus) eingebaut wird bzw. in umsetzbare organische Substanz übergeht. Der restliche Kohlenstoff der OS, der in Form von CO₂ entweicht ($1 - Y$), wird für die Energiegewinnung zur Synthese und Lebenserhaltung verwendet (Katabolismus). Der Parameter Y kann z. B. unter Beachtung der Remineralisation aus einer Inkubationsmeßreihe für verschiedene OS bestimmt werden (Franko, 1997). Aufgrund sowohl hohen apparativen und zeitlichen Aufwandes als auch mehrerer ungeprüfter Annahmen (Voraussetzung gleicher Populationszusammensetzung u. a.) ergeben sich begrenzte Möglichkeiten, die OS-Arten in ihrer Variabilität zu beschreiben (Klimanek, 1990a, 1990b). Es ist also naheliegend, nach einfacheren Möglichkeiten zur Bestimmung der Verwertung der OS zu suchen. Schulz et al. (1986) fanden eine durch unterschiedliche Polymerisie-

* Correspondence: Th. Lettau; E-mail lvg-erfurt@t-online.de

ungsgrade zu begründende Beziehung von Reproduktionsfaktoren zum C-Gehalt in der betreffenden OS. Da jedoch z. B. Glucose und Weizenstroh vergleichbare C-Gehalte aufweisen aber verschiedene Synthesekoeffizienten besitzen (Freytag, 1983; Franko, 1989), ist nicht von der alleinigen Wirkung des C-Gehaltes auszugehen. Weitere Zusammenhänge bestehen zwischen dem Gehalt bzw. Verhältnis verschiedener Stoffgruppen in der OS, wie z. B. Lignin, Zellulose oder Kohlenhydrate (Schulz et al., 1986; Völker und Asmus, 1983; Völker et al., 1989). Das Berücksichtigen verschiedener Stoffgruppen wird mit der unterschiedlichen mikrobiellen Verwertbarkeit begründet. Entsprechend der o. g. Definition des Synthesekoeffizienten hängt die Verwertung der C-Quellen mit der zur Verfügung stehenden Energie in der OS zusammen. Die Unterschiede im Energiegehalt der betreffenden Stoffgruppen sind erheblich (z. B. Fette : Glucose $\approx 2 : 1$), wodurch eine unmittelbare Verbindung zur differenzierten Betrachtung der Zusammensetzung besteht. Diesen Gedanken folgend ist es Ziel dieses Beitrages, eine einfache Methode für die Berechnung des Synthesekoeffizienten in Abhängigkeit von chemisch-thermodynamischen Parametern der organischen Substrate vorzuschlagen.

2 Theoretische Grundlagen

2.1 Mikrobieller Kohlenstoffumsatz

Der Synthesekoeffizient kennzeichnet die rein stoffliche Aufteilung beim Einbau des C_{OS} in die Mikroorganismen (Gl. 1). Dies gilt unter der vereinfachenden Annahme, daß organische Substanzen vollständig mikrobiell konsumiert werden. Die Verringerung des C_{OS} -Pools ist gleich der Zunahme des C_{MO} -Pools und der C_{CO_2} -Produktion.

$$-\Delta C_{OS} = \Delta C_{MO} + \Delta C_{CO_2} \quad \text{mit: } \Delta C_{MO} = -Y \cdot \Delta C_{OS} \quad (1)$$

und: $\Delta C_{CO_2} = -(1-Y) \cdot \Delta C_{OS}$

C_{OS} , C_{MO} und C_{CO_2} – Kohlenstoff in der organischen Substanz, in Mikroorganismen und im Kohlendioxid, Y – Synthesekoeffizient.

Außer der Stofftransformation findet beim C-Umsatz eine Energieumwandlung statt. Bei der Mineralisierung innerhalb eines infinitesimalen Zeitschrittes handelt es sich um isobar-isotherm verlaufende irreversible Reaktionen. Daher wird als Energiemaß die Enthalpie (ΔH) genutzt. ΔH entspricht annähernd der inneren Energieänderung. Damit ist die Energietransformation ausschließlich an die stofflichen Vorgänge (hier C-Umsatz) gebunden, so daß je C_{OS} -Einheit gilt:

$$\Delta H_{b_{OS}} = Y \cdot \Delta H_{b_{MO}} + (1-Y) \cdot \Delta H_{b_{MP}} - Y \cdot \Delta H_{r_{MO}} \quad [\text{kJ} \cdot \text{gC}^{-1}] \quad (2)$$

mit: $\Delta H_{b_{OS}}$: Bildungsenthalpie der OS

$\Delta H_{b_{MO}}$: Bildungsenthalpie einer Kohlenstoffeinheit von Mikroorganismen

$\Delta H_{r_{MO}}$: Reaktionsenthalpie, die je C-Masseinheit der Mikroorganismen anfällt, entspricht Energiebedarf für die Lebenserhaltung.

$\Delta H_{b_{MP}}$: Summe aller Bildungsenthalpien der Mineralisierungsprodukte (CO_2 , NH_3 , H_2O), die je gebildete C_{CO_2} -Masseinheit entstehen.

Da die in den Mikroorganismen gebundene Enthalpie $\Delta H_{b_{MO}}$ und die frei werdende Reaktionsenthalpie $\Delta H_{r_{MO}}$ für eine Mischpopulation unter ackerbaulichen Bewirtschaftungsbedingungen in erster Näherung einen typischen, von den jahreszeitlichen Fluktuationen relativ unabhängigen

Wert annimmt, läßt sich diese zu einer Konstante ($\Delta H_{MO} = \Delta H_{b_{MO}} - \Delta H_{r_{MO}}$) zusammenfassen. Damit vereinfacht sich Gleichung 2 zu:

$$\Delta H_{b_{OS}} = Y \cdot \Delta H_{MO} + (1-Y) \cdot \Delta H_{b_{MP}} \quad [\text{kJ} \cdot \text{gC}^{-1}] \quad (3)$$

mit ΔH_{MO} : Gesamtenthalpieaufwand zur Bildung und Erhaltung einer C_{MO} -Masseinheit.

Die Größen $\Delta H_{b_{OS}}$ und ΔH_{MO} sind unbekannt. Dabei ist nur $\Delta H_{b_{OS}}$ in Abhängigkeit von der OS-Art variabel. Der Wert $\Delta H_{b_{MP}}$ läßt sich berechnen (siehe unten).

2.2 Mineralisierung

Wird die vollständige Mineralisierung der OS unter aeroben Bedingungen theoretisch betrachtet, so ist dieser Prozeß einer Verbrennung gleichzusetzen. Für diese Reaktionen liegen die auf die Trockenmasse (TM) bezogenen sogenannten Verbrennungsenthalpien bzw. Bruttoenergiegehalte (ΔH_V) vor. Wenn diese Werte nicht direkt vorhanden sind, lassen sie sich aus Tabellenwerten (Futtermittelbewertungstabellen, Beyer et al., 1988; Autorenkollektiv, 1991) ableiten. Die Beträge der Verbrennungsenthalpien von verschiedensten landwirtschaftlichen Produkten sind aus den chemischen Parametern der Weender-Analyse bezogen auf die TM nach folgender Formel zu berechnen (Autorenkollektiv, 1991):

$$\Delta H_{V_{OS}} = 0,0242 \cdot RP + 0,0366 \cdot RF + 0,0209 \cdot NFE + 0,0171 \cdot RFA \quad [\text{kJ} \cdot \text{gTM}^{-1}]$$

mit: $\Delta H_{V_{OS}}$: Verbrennungsenthalpie der OS je Trockenmasseeinheit;

RF : Rohfett;

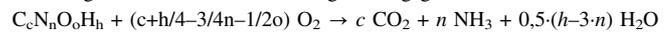
NFE : N-freie Extraktstoffe; RFA : Rohfaser;

RP : Rohprotein; Rohnährstoffe $[\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}]$

Für die Verbrennung von OS gilt folgende Energiebilanz (Gl. 4):

$$\Delta H_{b_{OS}} = \Delta H_{b_{MP}} - \Delta H_{V_{OS}} \quad [\text{kJ} \cdot \text{gTM}^{-1}] \quad (4)$$

Zur Berechnung der Größe $\Delta H_{b_{MP}}$ ist es notwendig, die Mengenverhältnisse der entstehenden Mineralisierungsprodukte zu kennen. Dazu wird folgende chemische Reaktionsgleichung genutzt:



Bei der Summenformel der OS- $C_c N_n O_o H_h$ verdeutlichen die Indizes die Mengenverhältnisse der wichtigsten Elemente. Aus den molaren Bildungsenthalpien von CO_2 (-393,5 kJ/mol), NH_3 (-46,2 kJ/mol) und H_2O (-285,8 kJ/mol) kann $\Delta H_{b_{MP}}$ nach folgendem Ansatz berechnet werden:

$$\Delta H_{b_{MP}} = c \cdot \Delta H_{b_{CO_2}} + n \cdot \Delta H_{b_{NH_3}} + 0,5 \cdot (h-3 \cdot n) \cdot \Delta H_{b_{H_2O}} \quad [\text{kJ} \cdot \text{gTM}^{-1}]$$

Die Mengenverhältnisse werden mit dem Gehalt des betreffenden Elements in der OS multipliziert und durch dessen molare Masse dividiert ($c = C_{geh_{OS}}/12$ und $n = N_{geh_{OS}}/14$). Dabei wird für den Wasserstoffgehalt vereinfachend ein mittlerer Wert von 0,07 angenommen. Werden die Bildungsenthalpien der Mineralisierungsprodukte eingesetzt, so ist $\Delta H_{b_{MP}}$ folgendermaßen zu errechnen (Gl. 5):

$$\Delta H_{b_{MP}} = -32,79 \cdot C_{geh_{OS}} + 27,32 \cdot N_{geh_{OS}} - 10 \quad [\text{kJ} \cdot \text{gTM}^{-1}] \quad (5)$$

2.3 Ableitung des Synthesekoeffizienten

Die Energiebilanz für die C-Inkorporierung (Gl. 3) wird auf den TM-Gehalt bezogen und mit der Verbrennungsbilanz (Gl. 4) gleichgesetzt. Für Y ergibt sich:

$$Y = - \frac{\Delta H_{V_{OS}}}{C_{geh_{OS}} \cdot \Delta H_{V_{OS}} - C_{geh_{OS}} \cdot \Delta H_{b_{MP}}} \quad (6)$$

mit: $\Delta H_{V_{OS}}$ [kJ · gTM⁻¹]; ΔH_{MO} und $\Delta H_{b_{MP}}$ [kJ · gC⁻¹]

Nach Einsetzen der Gl. 5 für $\Delta H_{b_{MP}}$ [kJ · gTM⁻¹] = $C_{geh_{OS}} \cdot \Delta H_{b_{MP}}$ [kJ · gC⁻¹] in Gl. 6 lautet dann die Gleichung zur Berechnung von Y aus chemischen und energetischen Größen als positiver Koeffizient:

$$Y = \frac{\Delta H_{V_{OS}}}{C_{geh_{OS}} \cdot [\Delta H_{MO} + 32,79] - 27,32 \cdot N_{geh_{OS}} + 10} \quad (7)$$

mit: $\Delta H_{V_{OS}}$ [kJ · gTM⁻¹]; ΔH_{MO} [kJ · gC⁻¹]

Der Synthesekoeffizient Y steigt also mit dem Betrag der Verbrennungsenthalpie und sinkt mit größer werdendem C-Gehalt in der TM. Der zu bestimmende Funktionsparameter ist der Energieaufwand zur Bildung einer C_{MO} -Einheit aus den Elementen und deren Erhaltung (ΔH_{MO}).

Wird die Differenz der C/N-Verhältnisse von OS und MO beachtet, so muß anstelle der Größe N_{gehOS} der Nettostickstofffluß erscheinen. Dieser hängt wiederum von Y und dem C/N-Verhältnis der OS ab. Eine Berücksichtigung dieses Effektes wird hier unterlassen, da das Ergebnis bei üblicher Schwankungsbreite des C/N-Verhältnisses in der OS nur marginal beeinflusst wird ($< 1\%$). Die Gleichung würde außerdem unverhältnismäßig komplexer.

Gleichung 7 stellt somit eine einfache Vorschrift zur Berechnung des Synthesekoeffizienten dar. Für die Berechnung von Y sind folgende routinemäßig bestimmbare chemische Parameter notwendig. C-Gehalt, N-Gehalt und Verbrennungsenthalpie der OS [$\text{kJ} \cdot \text{gTM}^{-1}$] oder alternativ: Rohfett, N-freie Extraktstoffe und Rohfaser.

3 Ergebnisse

Um die vorangestellten Betrachtungen zu überprüfen, sind die Synthesekoeffizienten für verschiedene organische Substanzen entsprechend Gl. 7 berechnet worden. Als

Vergleichsdaten dienen aus der Literatur entnommene Synthesekoeffizienten (Tab. 1).

Die Streubreite der Y -Werte in der Tabelle ist durch die Variabilität der chemischen Zusammensetzung der organischen Substanzen begründet. Unterschiedliche Y -Werte für gleiche Substanzen lassen sich durch verschiedene analytische Methoden, Experimentbedingungen und Versuchsböden sowie die Herkunft (für Mischsubstrate) erklären. Ein grundsätzlicher Unterschied besteht zwischen den Werten mit Kennzeichnung ⁽¹⁾ gegenüber denen ohne Kennzeichnung. Die Synthesekoeffizienten mit Kennzeichnung sind zumeist aus Feldversuchen anhand der C-Anreicherung im Boden in Bezug zu Vergleichsprüfgliedern abgeleitet worden. Sie beinhalten somit summarisch alle Lebensbedingungen der Mikroorganismen in ihrer natürlichen Schwankungsbreite. Dagegen sind die nicht gekennzeichneten Werte aus der CO_2 -Exhalation einer Langzeitinkubation mit Boden berechnet worden. Unter diesen Umständen werden Temperatur und Bodenfeuchte konstant gehalten.

Tabelle 1: Vergleich der Synthesekoeffizienten (Y) aus der Literatur und eigenen Berechnungen auf der Basis der Verbrennungsenthalpie (ΔH_{VOS}) sowie Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt (C_{gehOS} , N_{gehOS}) der organischen Substanz.

Table 1: Comparison of data for carbon-use-efficiency (Y) from literature and calculations based on enthalpie of combustion (ΔH_{VOS}), content of carbon and nitrogen (C_{gehOS} , N_{gehOS}) of organic matter.

Substanz	Quelle (reference)	Y	Quelle (reference) ΔH_{VOS}	ΔH_{VOS} [kJ·gTM ⁻¹]	C_{gehOS} N_{gehOS} [gC·gTM ⁻¹]		Y berechnet (calculated)
					6	7	
1	2	3	4	5	6	7	8
Glucose	Freitag 83	0,39		-15,70	0,40	0,000	0,41
Weizenstroh	Franko 89	0,45	Beyer et al. 88	-18,28 ⁽²⁾	0,39	0,005	0,49
	Anonym 95	0,41 ⁽¹⁾	Beyer et al. 88	-18,28 ⁽²⁾	0,39	0,005	0,49
Roggenstroh	Franko 89	0,45	Beyer et al. 88	-18,57 ⁽²⁾	0,39	0,005	0,50
Gerstenstroh	Franko 89	0,45	Beyer et al. 88	-18,06 ⁽²⁾	0,39	0,005	0,45
EWR Mais	Anonym 95	0,41 ⁽¹⁾	Aut.-Koll. 91	-17,58 ⁽²⁾	0,41	0,014	0,44
Ackerbohnenstroh	Franko 89	0,55	Beyer et al. 88	-18,10 ⁽²⁾	0,35	0,011	0,56
Rapsstroh	Franko 89	0,40	Beyer et al. 88	-18,58 ⁽²⁾	0,40	0,011	0,48
	Rauhe et al. 79	0,48 ⁽¹⁾	Beyer et al. 88	-18,58 ⁽²⁾	0,40	0,011	0,48
Schweinekot	Anonym 95	0,60 ⁽¹⁾	Beyer et al. 88	-15,22 ⁽²⁾	0,30	0,014	0,57
Güllefestphase	Franko 89	0,61	Beyer et al. 88	-16,57 ⁽²⁾	0,30	0,014	0,62
	Anonym 95	0,60 ⁽¹⁾	Beyer et al. 88	-16,57 ⁽²⁾	0,30	0,014	0,62
Güllefestph. Schw.	Belau 90	0,51 ⁽¹⁾	Beyer et al. 88	-16,57 ⁽²⁾	0,40	0,068	0,42
	Rauhe et al. 79	0,42 ⁽¹⁾	Beyer et al. 88	-16,57 ⁽²⁾	0,40	0,068	0,42
Güllefestph. Rind	Belau 90	0,60 ⁽¹⁾	Beyer et al. 88	-19,37 ⁽²⁾	0,34	0,037	0,60
	Rauhe et al. 79	0,60 ⁽¹⁾	Beyer et al. 88	-19,37 ⁽²⁾	0,34	0,037	0,60
Zuckerrübenblatt	Franko 89	0,65	Beyer et al. 88	-15,10 ⁽²⁾	0,28	0,028	0,62
Frischmist Schwein	Franko 89	0,60	Beyer et al. 88	-17,08 ⁽³⁾	0,32	0,024	0,59
	Anonym 95	0,60	Beyer et al. 88	-17,08 ⁽³⁾	0,32	0,024	0,59
Frischmist Rind	Franko 89	0,60	Beyer et al. 88	-18,97 ⁽³⁾	0,36	0,013	0,56
	Anonym 95	0,60 ⁽¹⁾	Beyer et al. 88	-18,97 ⁽³⁾	0,36	0,013	0,56
Mikroorganismen ⁽⁴⁾			Beyer et al. 88	-21,34	0,50	0,062	0,41

⁽¹⁾Synthesekoeffizient kalkuliert aus Relativwerten der Reproduktionswirkung mit Stallmist als Bezugsbasis – calculated in relation to the effect of farmyard manure

⁽²⁾Werte aus Rohnährstoffen berechnet – calculated from crude nutrients

⁽³⁾aus Stroh und Kot kalkuliert – calculated from straw and faecal excrements

⁽⁴⁾nach Schätzung von ΔH_{MO} mit Gl. 7 berechnet – calculated after estimation of ΔH_{MO} with Eq. 7

Die Anpassung des unbekanntnen Parameters ΔH_{MO} in der Gleichung 7 erfolgte durch Minimierung der Abweichungsquadrate zwischen Y -Literaturwert und berechnetem Y -Wert. Danach berechnen sich entsprechend Gleichung 7 die in Tabelle 1 (Spalte 8) aufgeführten Synthesekoeffizienten. Trotz großer Unterschiede bei der Ableitung der Synthesekoeffizienten in den verschiedenen Literaturquellen, ist der Zusammenhang zufriedenstellend (Abb. 1a). Die Reststreuung um die 1:1-Gerade beträgt 7,3 %, wobei 4,5 % bereits durch die jeweilig OS-bezogenen Differenzen der Literaturangaben bedingt sind.

Von der Hälfte der Werte wird eine Abweichung der in der Literatur gefundenen und berechneten Synthesekoeffizienten von 0,02 unterschritten. Die größte Differenz tritt mit 0,1 bei der Festphase von Schweinegülle auf.

Für ackerbauliche Bedingungen der untersuchten Böden wurde der Funktionsparameter (Gl. 7) mit $\Delta H_{MO} = -153,3 \text{ kJ} \cdot \text{gC}^{-1}$ berechnet (Abb. 1a). Zum Vergleich ist ΔH_{MO} für Verhältnisse in Bioreaktoren mit Hilfe von Synthesekoeffizienten aus einer Übersicht von Payne (1970, Einzelwerte nicht aufgeführt) berechnet worden (Abb. 1b). Hier betrug $\Delta H_{MO} = -133,8 \text{ kJ} \cdot \text{gC}^{-1}$.

4 Diskussion

Der Wert für ΔH_{MO} in Abb. 1a gilt für die Bedingungen, unter denen die Literaturvergleichswerte gewonnen wurden, und repräsentiert daher in erster Näherung Mikroorganismengesellschaften, wie sie in deutschen Böden anzutreffen sind. Erwartungsgemäß liegt der Vergleichswert für verschiedene Bakterien darunter (Abb. 1b). Wie oben definiert, beinhaltet ΔH_{MO} zum einen die Bildungs-

enthalpie der Mikroorganismen und zum anderen den Energieaufwand zur Erhaltung. Da die Lebensbedingungen der Mikroorganismen in Böden ungünstiger sind als in Bioreaktoren, ist der höhere Energieverbrauch im Boden auch zu erwarten. Dies ist vor allem auf abweichende Vermehrungs- und Absterbezyklen der Mikroorganismen im Boden und unter anderm auch auf häufigere Adaptationsreaktionen zurückzuführen. Außerdem bezieht sich der Vergleichswert (Abb. 1b) vor allem auf Bakterienkulturen, wogegen die Mikroflora in Ackerböden zu großen Teilen aus Pilzen besteht. Dadurch lassen sich die Unterschiede der Summengröße ΔH_{MO} erklären.

Die erhaltene Größenordnung des berechneten Parameters ΔH_{MO} wurde durch folgende Betrachtung auf ihre Plausibilität überprüft. Die Enthalpiebestandteile von ΔH_{MO} sind die Erhaltungsenthalpie ΔH_{rMO} und die Bildungsenthalpie ΔH_{bMO} . Dabei setzt sich ΔH_{bMO} analog der OS (Gl. 4) aus der Verbrennungsenthalpie ΔH_{vMO} und den Bildungsenthalpien der Mineralisierungsprodukte ΔH_{bMP} der Mikroorganismen zusammen. Anhand von Tabellenwerten (Beyer et al., 1988) läßt sich ΔH_{vMO} für Futterhefe, einer Substanz, die zumindest auch aus Mikroorganismen besteht, mit $-21,34 \text{ kJ} \cdot \text{gTM}^{-1}$ ($= -42,7 \text{ kJ} \cdot \text{gC}^{-1}$) kalkulieren. Payne (1970) gibt für die Verbrennungsenthalpie der Mikroorganismen einen ähnlichen Durchschnittswert von $-5,3 \text{ kcal} \cdot \text{gTM}^{-1} = -22,2 \text{ kJ} \cdot \text{gTM}^{-1}$ an. Der Wert für ΔH_{bMP} berechnet sich nach Gleichung 5 unter Annahme eines mittleren C-Gehalts der Mikroorganismen von 0,5 und einem C/N von 8 mit $-24,7 \text{ kJ} \cdot \text{gTM}^{-1}$ bzw. $-49,4 \text{ kJ} \cdot \text{gC}^{-1}$. Für Futterhefe ergibt sich demzufolge eine Bildungsenthalpie von $\Delta H_{bMO} \approx -6,7 \text{ kJ} \cdot \text{gC}^{-1}$. Aus der Differenz zu dem oben errechneten Summenparameter ΔH_{MO} berechnet sich der Erhaltens-

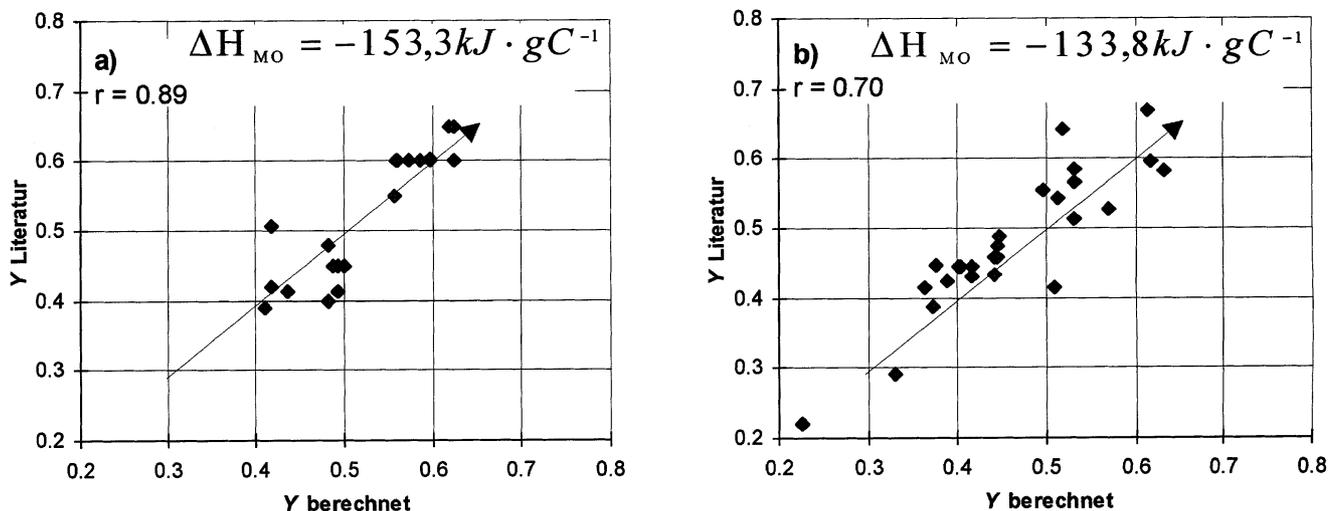


Abbildung 1: Vergleich von berechneten und in der Literatur aufgeführten Werte des Synthesekoeffizienten (Y) für verschiedene organische Substanzen und bestimmten Wert für den Gesamtenthalpieaufwand je C-Einheit Mikroorganismen (ΔH_{MO}); **a)** für Mikroorganismenpopulationen ackerbaulich genutzter Böden (Werte aus Tab. 1); **b)** für Bakterienpopulationen unter Bedingungen in Bioreaktoren (Werte aus Payne 1970, Tab. 4).

Figure 1: Comparison between coefficients for carbon-use-efficiency from references (Y -Literatur) and calculated using equation 7 (Y -berechnet) and estimated value for the enthalpy of formation and maintenance of a C-unit of microorganisms (ΔH_{MO}); **a)** for populations of microorganisms in arable soils (values from Tab. 1); **b)** for bacteria cultures under *in vitro* conditions (values from Payne 1970, Tab. 4).

bedarf, der während der Bildung mikrobieller Biomasse eines Bildungsenthalpieinhaltes von $-6,7 \text{ kJ} \cdot \text{gC}^{-1}$ benötigt wird, mit $\Delta H_{r_{MO}} = 146,6 \text{ kJ} \cdot \text{gC}^{-1}$. Für den Fall, daß der Erhaltungsenthalpiebedarf allein durch die Verbrennungsenthalpie eines Substrates (z. B. Glucose, $\Delta H_v = -39,25 \text{ kJ} \cdot \text{gC}^{-1}$) gedeckt wird, läßt sich aus den Enthalpieangaben ein Verhältnis des Substrat-C-Aufwandes (ΔC_{gluc}) je C_{MO} -Einheit berechnen, welches dem Wert von $3,735 \text{ g } C_{gluc}$ -Verbrauch je $\text{g } C_{MO}$ entspricht. Wird dieses Verhältnis mit dem zeitlichen Bezug des Substratverbrauches (Δt) in Verbindung gebracht, so gelangt man zu dem Erhaltungskoeffizienten m [$\text{g } C_{gluc} \cdot \text{g } C_{MO}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$], der in der mikrobiologischen Literatur als Maß für den Erhaltungsbedarf einer MO-Population Gebrauch findet. Er läßt sich aus der Gleichung für den Substratverbrauch der MO im Gleichgewichtszustand nach Pirt (1975) $dS/dt = m \cdot MO$ ($dS =$ Änderung der Substratmenge) ableiten:

$$m = \frac{dC_{gluc}}{C_{MO} \cdot dt} \quad \text{bzw.} \quad = \frac{\Delta C_{gluc}}{C_{MO} \cdot \Delta t} \quad (8)$$

Für die bisherigen Ausführungen ist der zeitliche Bezug nicht von Bedeutung. Da jedoch die berechnete Relation des Erhaltungsbedarfes je Mikrobeneinheit überprüft werden soll, ist die folgende Betrachtung notwendig. Die experimentelle Messung von m erfolgt durch die Einstellung eines Gleichgewichtszustandes, bei dem die Größe

der MO-Population konstant ist (Anderson und Domsch, 1985a, 1985b). Aus der jeweils in der Zeiteinheit verbrauchten Substrat-C-Menge ($\Delta C_{gluc} / \Delta t$) und der bestimmten C_{MO} -Menge ergibt sich der Koeffizient m . Ausgehend vom reaktionskinetischen Ansatz erster Ordnung stellt sich der C-Umsatz im Gleichgewicht folgendermaßen dar (Abb. 2).

Es besteht zunächst ein innerer Zyklus der Autolyse und Synthese. Dieser ist durch die Verlustrate der MO-Population (k_{MO}) sowie die Syntheserate aus den Autolyse- und Stoffwechselprodukten (k_{RMO}) gekennzeichnet. Bei der Neusynthese von MO entsteht ein C-Verlust durch Energieverbrauch entsprechend dem oben aus Gl. 7 zu berechnenden Synthesekoeffizienten für die MO-Reste von $Y_{RMO} = 0,41$ (Tab. 1, letzte Zeile), so daß sich die MO-Population selbst nicht erhalten kann. Diese Verluste werden durch die Substratzugabe ersetzt. Da die Nettoänderung der MO gleich null ist, gilt entsprechend der Gl. 9 bis Gl. 11 (Abb. 2):

$$k_{MO} \cdot C_{MO} = Y_{RMO} \cdot k_{RMO} \cdot C_{RMO} + Y_{gluc} \cdot k_{gluc} \cdot C_{gluc} \quad (13)$$

Aus der Gleichgewichtsbedingung resultiert die Konstanz des C_{MO} - und des C_{RMO} -Pools. Daraus läßt sich ableiten, daß der C-Fluß in den C_{RMO} -Pool ($k_{MO} \cdot C_{MO}$) hinein gleich dem hinaus ($k_{RMO} \cdot C_{RMO}$) ist. So ergibt sich aus Gl. 13:

$$k_{MO} \cdot C_{MO} \cdot (1 - Y_{RMO}) = Y_{gluc} \cdot k_{gluc} \cdot C_{gluc} \quad (14)$$

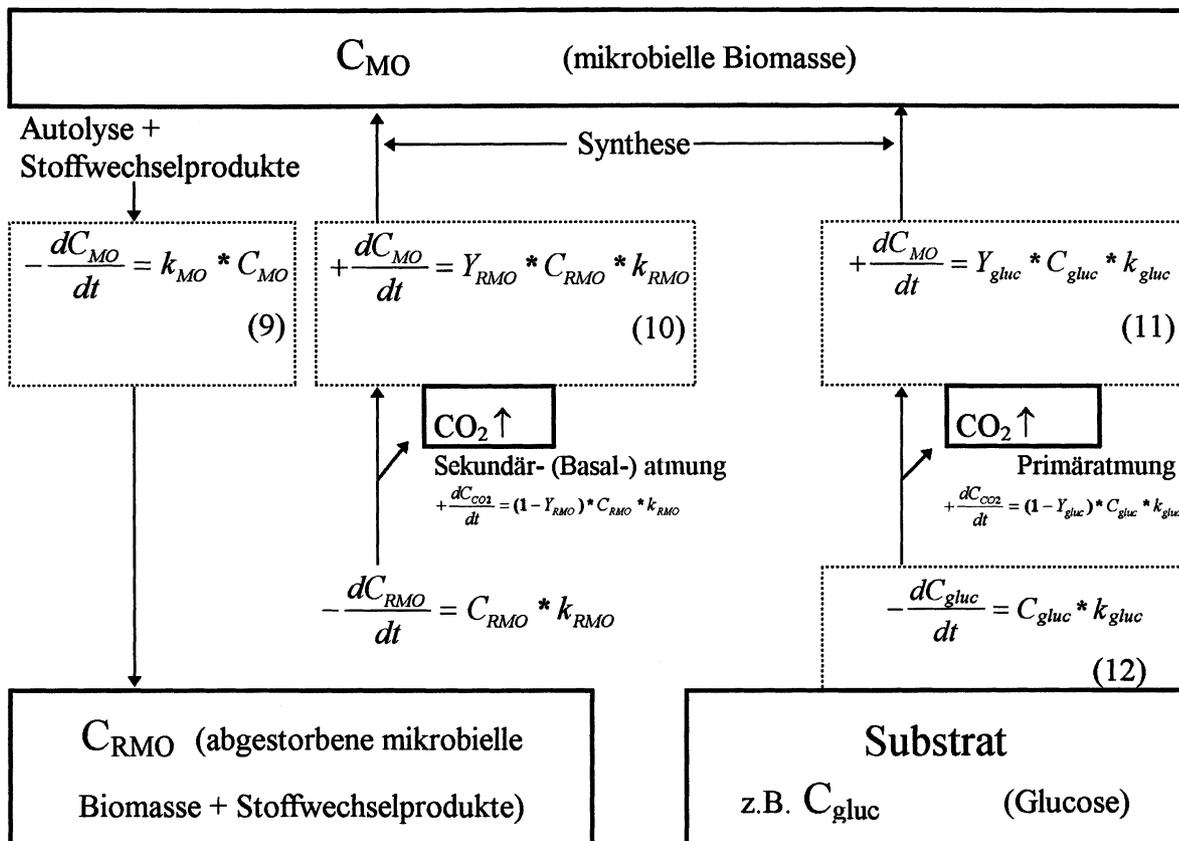


Abbildung 2: Kohlenstoffflüsse aus der und in die mikrobielle Biomasse im Gleichgewichtszustand (Erklärungen im Text).

Figure 2: Inputs and outputs of carbon of microbial biomass in steady state.

Tabelle 2: Bedingungen des Energie- bzw. Substratverbrauches einer Mikroorganismenpopulation (MO).**Table 2:** Conditions of energy- and substrate-consumption by a population of microorganisms (MO).

Bedingung	Energie- bzw. Substratbedarf dS/dt nach der Gleichung von Pirt (1975)	$m^{(1)}$ h^{-1}	Zustand der Population
$S < m \cdot MO^{(2)}$	$m \cdot MO$	$10^{-5} - 3 \cdot 10^{-4}$	Absterben der MO bzw. Übergang in Ruhezustand
$S = m \cdot MO$	$m \cdot MO$	$10^{-4} - 10^{-2}$	steady state
$S > m \cdot MO$	$m \cdot MO + \mu \cdot MOY^{(3)}$	$10^{-1} - 10^{-2}$	Wachstum der MO

⁽¹⁾ m = Erhaltungsbedarf, Werte aus Anderson und Domsch (1985a; 1985b)⁽²⁾ S = Substrat⁽³⁾ μ = spezifische Wachstumsrate der MO; Y = Synthesekoeffizient

Nach Einsetzen von Gl. 12 (Abb. 2) als Differenzenquotient lautet der Ausdruck:

$$k_{MO} \cdot \frac{(1 - Y_{RMO})}{Y_{gluc}} = \frac{\Delta C_{gluc}}{C_{MO} \cdot \Delta t} \quad (15)$$

Entsprechend Gl. 8 ist die rechte Seite gleich dem Erhaltungskoeffizienten m . Nach Einsetzen von k_{MO} ca. $3,93 \cdot 10^{-4} h^{-1}$ nach Angaben von McGill et al. (1986, ca. $1 \cdot \text{Jahr}^{-1}$ unter natürlichen Bedingungen; wegen der Angabe der Vergleichsdaten für m mit 22°C umgerechnet auf 22°C , $Q_{10} = 2,5$; Freytag et al., 1991) ist lediglich die Zeitspanne Δt unbekannt. Diese stellt den gesuchten Zeitbezug für das $\Delta C_{gluc} / C_{MO}$ -Verhältnis dar und berechnet sich nach Gl. 15 mit ca. 6600 h ($Y_{RMO} \approx 0,41$; $Y_{gluc} \approx 0,41$). Δt gibt in diesem Fall Auskunft über die Zeitdauer, in der die vorhandene Mikrobenpopulation im Gleichgewichtszustand die in ihr gebundene C_{MO} -Menge theoretisch einmal neu ersetzt hat. Um den Erhaltungskoeffizienten zu berechnen, muß das auf Glukosebasis umgerechnete Verhältnis $\Delta C_{gluc} / C_{MO}$ lediglich durch Δt dividiert werden (Gl. 8). Für den Erhaltungskoeffizienten ergibt sich ein Wert von $m \approx 0,00056 h^{-1}$. Dieser Wert entspricht in der Größenordnung den von Anderson und Domsch (1985a) bei 22°C bestimmten. In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß die Größenordnung von m in Abhängigkeit vom Zustand der MO-Population erheblich schwanken kann. So lassen sich im wesentlichen die in Tab. 2 genannten drei Fälle unterscheiden.

Entsprechend der in Tab. 2 genannten Werte für m ordnet sich der hier kalkulierte Wert in den Bereich zwischen Ruhestadium bzw. Absterben und dem Fließgleichgewicht der MO-Population ein. Unter Bedingungen im Freiland und auch der Langzeitinkubation bei der Bestimmung der o. g. Synthesekoeffizienten herrscht die weitaus überwiegende Zeit eine Limitierung der MO-Vermehrung durch Substratmangel vor. So ist auch eine derartige Größenordnung von m zu erwarten. Damit findet sich der durch die Approximation von Gl. 7 berechnete Summen-

parameter ΔH_{MO} in seiner Größenordnung als plausibel bestätigt und ist eindeutig interpretierbar. Der ermittelte Funktionsparameter ($\Delta H_{MO} = -153,3 \text{ kJ} \cdot \text{gC}^{-1}$) für Ackerböden wird daher in erster Annäherung zur Berechnung der Synthesekoeffizienten nach Gl. 7 empfohlen. Der Vorteil der vorgeschlagenen Vorgehensweise zur Berechnung des Synthesekoeffizienten beruht zum einen auf der Vereinfachung der Bestimmung und andererseits auf einer einheitlichen von den konkreten Experimentbedingungen unabhängigen Vorgehensweise. Weiterhin besteht auch eine unmittelbare Verbindung zu den oben erwähnten Korrelationen mit verschiedenen Stoffgruppen in der OS. Diese werden hier durch ihre entsprechenden Energiegehalte repräsentiert.

Literatur

- Anderson, T.-H. and K. H. Domsch (1985a): Determination of ecophysiological maintenance carbon requirements of soil microorganisms in a dormant state. *Biology and Fertility of Soils* 13 (1), 81–89.
- Anderson, T.-H. and K. H. Domsch (1985b): Maintenance carbon requirements of actively-metabolizing microbial populations under in situ conditions. *Soil Biol. Biochem.* 17, 197–203.
- Anonym (1995): Anwenderbroschüre Düngung. – Thüringer Landesanstalt für Landwirtschaft, 1, 62–76.
- Autorenkollektiv (1991): DLG-Futterwerttabellen für Wiederkäuer. Dokumentationsstelle der Universität Hohenheim, DLG-Verlag, 6. erweiterte und völlig neu bearbeitete Auflage, Frankfurt am Main.
- Belau, L., Ch. Konczalla (1990): Laborversuche zur C- und N-Umsetzung von organischen Düngern. *Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenk.*, Berlin 34, 879–886.
- Beyer, M., A. Chudy, L. Hoffmann, W. Jentsch, W. Laube, K. Nehring und R. Schiemann (1988): DDR-Futterbewertungssystem. Akad. Landw. wissenschaften DDR, VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag.
- Franko, U. (1989): C- und N-Dynamik beim Umsatz organischer Substanzen im Boden. Dissertation B, Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR, Berlin.
- Franko, U. (1997): Modellierung des Umsatzes der organischen Bodensubstanz. *Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenk.*, Berlin, 41, 517–547.

- Freytag, H.* (1983): Zur Quantifizierung der C-N-Transformation im Boden. *Zbl. Mikrobiol.*, 138, 107–113.
- Freytag, H., D. Grabert und M. Lüttich* (1991): Zur Temperaturabhängigkeit der Bodenatmung unter natürlichen Bedingungen. *Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenk.*, Berlin, 35, 265–275.
- Klimanek, E.* (1990a): Qualität und Umsetzungsverhalten von Ernte- und Wurzelrückständen landwirtschaftlich genutzter Pflanzenarten. *Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenk.*, Berlin, 34, 569–577.
- Klimanek, E.* (1990b): Umsetzungsverhalten von Ernterückständen. *Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenk.*, Berlin, 34, 559–567.
- McGill, W. B., K. R. Cannon, J. A. Robertson and F. D. Cook* (1986): Dynamics of soil microbial biomass and water-soluble organic C in Breton L after 50 years of cropping to two rotations. *Can. J. Soil Sci.* 66, 1–19.
- Payne, W. J.* (1970): Energy yields and growth of heterotrophs. *Ann. Rev. Microbiol.*, V. 24, 17–52.
- Pirt, S. J.* (1975): *Principles of microbe and cell cultivation.* Blackwell. Oxford.
- Rauhe, K., G. Leithold, I. Lehne, M. Hoberück, H. Reichelt und G. Urban* (1979): Präzisierte Richtwerte für die Reproduktion der organischen Substanz auf der Grundlage von Pflanzen- und Bodenwerten unter Einbeziehung von Ergebnissen, die mit ¹⁵N-markierten Substanzen erzielt wurden. F/E Bericht 9/1979 an der Martin Luther Universität Halle-Wittenberg.
- Schulz, E., E. Klimanek und M. Körschens* (1986): Ein einfaches Verfahren zur Bestimmung des Umsetzungsverhaltens organischer Primärschubstanz (OPS). *Zentralbl. Mikrobiol.*, 141, 503–508.
- Völker, U. und F. Asmus* (1983): Vergleichende Untersuchungen zur Reproduktion der organischen Substanz des Bodens durch verschiedene organische Dünger. *Tag.-Ber. Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR, Berlin*, 211, 77–87.
- Völker, U., H. Görlitz, J. Sciborski, H. Dunkel und D. Süßenbach* (1989): Untersuchungen zur stofflichen Beschaffenheit von Stalldung und zu ihrem Einfluß auf Umsetzungsverhalten und Humusproduktion im Boden. *Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenk.*, Berlin, 33, 587–593. [P5382B]