

Mikrobiome als Katalysatoren von Ökosystemdienstleistungen des Bodens

Michael Schloter

Zusammenfassung

Das Mikrobiom von Böden spielt als Katalysator bedeutender Ökosystemdienstleistungen eine wichtige Rolle. Neben der direkten Unterstützung des Pflanzenwachstums sind das vor allem die Strukturbildung von Böden, die Kohlenstoffsequestrierung und der Abbau von Schadstoffen. Eine weitere Motivation, das Bodenmikrobiom besser zu verstehen, liegt darin begründet, dass in Böden auch eine Reihe humanpathogener Mikroorganismen überleben und sich ggf. vermehren können. Das genetische Potenzial von Böden erscheint durch die enorme Diversität des Bodenmikrobioms und die damit verbundene funktionelle Redundanz oftmals relativ stabil. Landwirtschaftliches Management beeinflusst daher selten das im Boden vorhandene Potenzial für einen bestimmten Prozess, jedoch die Expression einzelner Enzyme, wie anhand des Phosphorzyklus, der Bildung von Exo- und Lipopolysacchariden und des anaeroben Alkanabbaus gezeigt wird. Um die Regulierung der Genaktivierung im Boden besser zu verstehen und damit gezielte Managementstrategien für die Zukunft ableiten zu können, müssen allerdings räumlich wie zeitlich viel kleinere Skalen betrachtet werden, als dies bisher der Fall ist. Wir müssen lernen zu verstehen, wie sich räumliche Heterogenitäten auf der µm- bis mm-Skala bilden und mit welcher zeitlichen Dynamik sich diese wieder ändern.

Summary

Microbiomes as catalysts for soil ecosystem services

The soil microbiome plays a very important role as driver for ecosystem services, including plant growth, structure formation, carbon sequestration, and degradation of pollutants. However, soils may also harbor a number of potential human pathogens that in some cases may even reproduce in the soil. As a result of the huge biodiversity in soils, studies have suggested a high functional resilience towards stressors, at least at the genetic level. Agricultural management thus mostly affects gene transcription and expression pattern of selected enzymes, as shown in this paper using the examples of the phosphorus cycle, the synthesis of exo- and lipopolysaccharides, and the anaerobic degradation of alkenes. To develop targeted management strategies for the future, it will be essential to understand the "regulom" of soils, which describes the regulation pattern for gene activation. To do so, we need an improved understanding of the temporal dynamics and the spatial heterogeneity of processes and microbes at small scales.

✉ Prof. Dr. Michael Schloter, Helmholtz Zentrum München, Abteilung für vergleichende Mikrobiomanalysen (CoMi), Ingolstädter Landstraße 1, 85764 Neuherberg; schloter@helmholtz-muenchen.de

Einführung

Wir wissen alle, dass Böden eine endliche Ressource sind. Pro Tag werden alleine in Bayern Flächen in der Größenordnung von 180 Fußballfeldern versiegelt, die nicht mehr für die landwirtschaftliche Produktion zur Verfügung stehen. Wir wissen auch, dass durch Schadstoffeintrag und das landwirtschaftliche Management Böden belastet werden. Daher ist es umso wichtiger, dass wir die Böden, die noch zur Verfügung stehen, möglichst nachhaltig nutzen und wichtige Ökosystemdienstleistungen von Böden erhalten, wie zum Beispiel Pflanzenproduktion, Erhalt von Biodiversität, Abbau von Schadstoffen im Boden oder die Speicherung von CO₂. Hier spielt das Bodenleben eine zentrale Rolle. »Wer den Landbau recht treiben will, muss zuerst die Natur des Bodens kennen«, findet sich schon um 400 v. Chr. bei Xenophon, einem Schüler des Sokrates (Osiander 1831). Doch auch heute, fast 2500 Jahre später, wissen wir immer noch nicht, wie Bodenleben wirklich funktioniert, und die meisten Bodenbearbeitungsformen, die wir heute kennen, sind eher aus dem Jahrhunderte alten Wissen der Landwirte entstanden, wie ihre Flächen am besten zu bewirtschaften sind, und weniger auf der Basis moderner Erkenntnisse aus der Bodenbiologie. Durch den globalen Wandel ist es allerdings heute nötig, Managementstrategien für Böden für die Zukunft zu entwickeln und hier spielt das Bodenleben als Katalysator von Umsetzungsprozessen, aber auch als Indikator für ein nachhaltiges Management eine wichtige Rolle. Die Schwierigkeit ist allerdings, dass Bodenleben und vor allem das Bodenmikrobiom hochdynamisch in Raum und Zeit sind. Das bedeutet, dass sich Böden aus einer Vielzahl unterschiedlicher Nischen zusammensetzen, teilweise auf der mm³-Skala, und dass man hier ansetzen muss, um Bodenleben und Bodenfunktionen zu verstehen. Das gleiche gilt für die zeitliche Komponente: Das Bodenleben kann sich sehr schnell ändern, um sich an z. B. geänderte Witterung anzupassen. Entsprechend muss man auch geeignete zeitliche Skalen für die Untersuchungen wählen, welche die Dynamik des Bodenlebens widerspiegeln.

Biodiversität in Böden

Schon Anfang der 1990er Jahre gab es Versuche, die Diversität in einem Gramm Boden zu quantifizieren (Torsvik et al. 1990a,b). Hierzu wurde DNA aus Böden extrahiert, aufgeschmolzen und die Zeit gemessen, die es bedurfte, bis sich die DNA wieder zu einem Doppelstrang zusammengelagert hatte. Während die Reassoziierung der DNA bei einer Reinkultur z. B. von *E. coli* binnen Minuten erfolgte, konnte DNA, die aus Boden extrahiert wurde, nach dem Aufschmelzen nie mehr komplett reassoziieren. Aus diesen Befunden wurde geschlossen, dass die Diversität in Böden extrem hoch ist und all das übersteigt, was bis dato bekannt war. Wenn Sie mich jetzt, nach weiteren fast 30 Jahren Bodenforschung, fragen, wie hoch die Diversität im Boden tatsächlich ist, muss ich sagen, dass wir es immer noch nicht wissen.

Die Hauptakteure im Boden sind nicht nur Bakterien und Pilze, sondern auch Archaeen, Protozoen und andere Organismen wie Nematoden und Regenwürmer. Ramirez et al. (2014) haben knapp 600 Bodenproben aus dem Central Park in New York City mit einem globalen Bodenbiodiversitätsdatensatz verglichen. Es zeigte sich, dass die gesamte globale Diversität an Bakterien und Archaeen, wie sie in Datenbanken beschrieben ist, auch in einem Gramm Boden aus dem Central Park abgebildet ist, zumindest auf dem Level von Gattungen und Arten. Bei den Eukaryoten, vor allem bei den Pilzen und Protisten, war die globale Diversität im Boden dagegen deutlich höher als diejenige der Bodenproben aus dem Central Park. Unter den Hauptvertretern des Mikrobioms der Bodenproben waren Proteobacteria, Acidobacteria, Actinobacteria, Bacteroidetes, Verrucomicrobia, Planctomycetes und einige Cyanobacteria sowie Archaea – typische Vertreter, wie man sie in einem Boden erwarten würde.

Als Hauptfaktor, der die Struktur des Bodenmikrobioms beeinflusst, wurde der pH-Wert identifiziert, während Bodentemperatur, Lage (geografische Breite) und Wassergehalt im Boden – Faktoren, die einen großen Einfluss auf die Diversität von Tieren und Pflanzen haben – keinen signifikanten Zusammenhang zur Diversität des Bodenmikrobioms zeigten (Fierer & Jackson 2006).

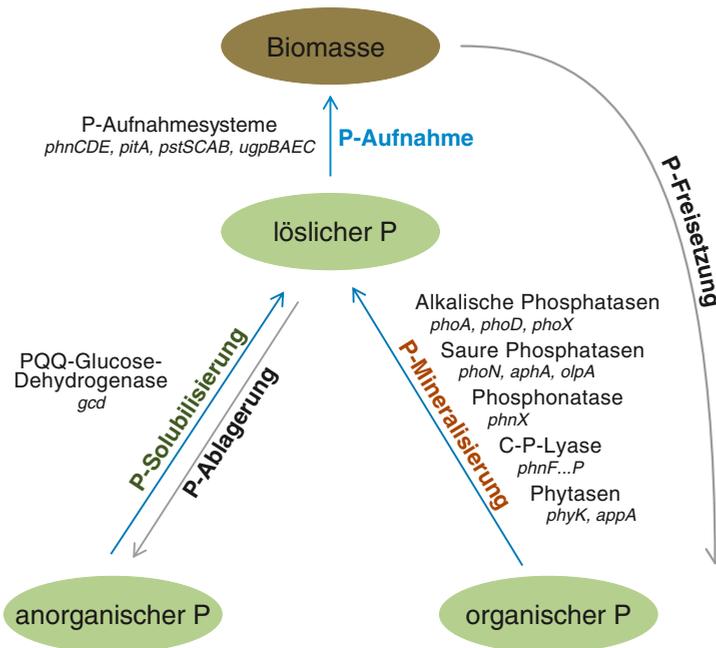


Abb. 1. Übersicht über die am Phosphorzyklus beteiligten mikrobiellen Prozesse im Boden.

Mikrobielle Funktionen in Böden

Wir wissen inzwischen, dass zur Erforschung von Mikrobiomen die Erfassung von Metagenomen nicht ausreicht, da sie allenfalls ein Potenzial von Funktionen darstellen, aber kaum Aussagen über deren Aktivierbarkeit liefern. Was wir brauchen, sind daher integrative Ansätze, mit denen auch Aktivitätsmuster und Stoffumsetzungen erfasst werden. Daher umfassen moderne Toolboxen oftmals auch Werkzeuge zur Analyse von Proteomen und Metabolomen. Darüber liefern gerade Daten aus Untersuchungen mit stabilen Isotopen wichtige Informationen zu den Umsatzkinetiken und helfen, die Mikroorganismen zu identifizieren, die den Umsatz einer Substanz maßgeblich beeinflussen. Die folgenden Beispiele sollen zeigen, dass Bodenmikroorganismen neben der direkten Förderung des Pflanzenwachstums (vgl. Beitrag Berg [2019 in diesem Band]) auch andere wichtige Ökosystemdienstleistungen von Böden unterstützen.

Mikroorganismen im Phosphorzyklus

Wenn man über Düngung und Nährstoffe spricht, wird oft der Phosphorkreislauf übersehen. Stickstoff kann aus der Luft über verschiedene Wege pflanzennutzbar gemacht werden, sei es biotisch durch Stickstofffixierung über Mikroorganismen oder technisch über das Haber-Bosch-Verfahren. Phosphor wird dagegen ausschließlich aus Gestein gewonnen und ist daher eine endliche Ressource. Es ist davon auszugehen, dass aufgrund des steigenden Bedarfs die Menge an phosphorhaltigem Gestein in den nächsten Jahrzehnten weiter zurückgehen wird. Da infolge des hohen Düngereinsatzes in den letzten Jahrzehnten in den Böden sehr viel Phosphor gespeichert ist, sind Möglichkeiten, ihn wieder zu mobilisieren und pflanzenverfügbar zu machen, von großer Bedeutung. Dabei spielen Mikroorganismen eine wichtige Rolle, da sie nicht nur in der Lage sind, organisch gebundenen Phosphor im Boden zu remineralisieren oder anorganischen Phosphor zu lösen, sondern auch Phosphor zu speichern und damit den Verlust von löslichem Phosphor durch Auswaschung zu verhindern (Abb. 1; Bergkemper et al. 2016a,b,c).

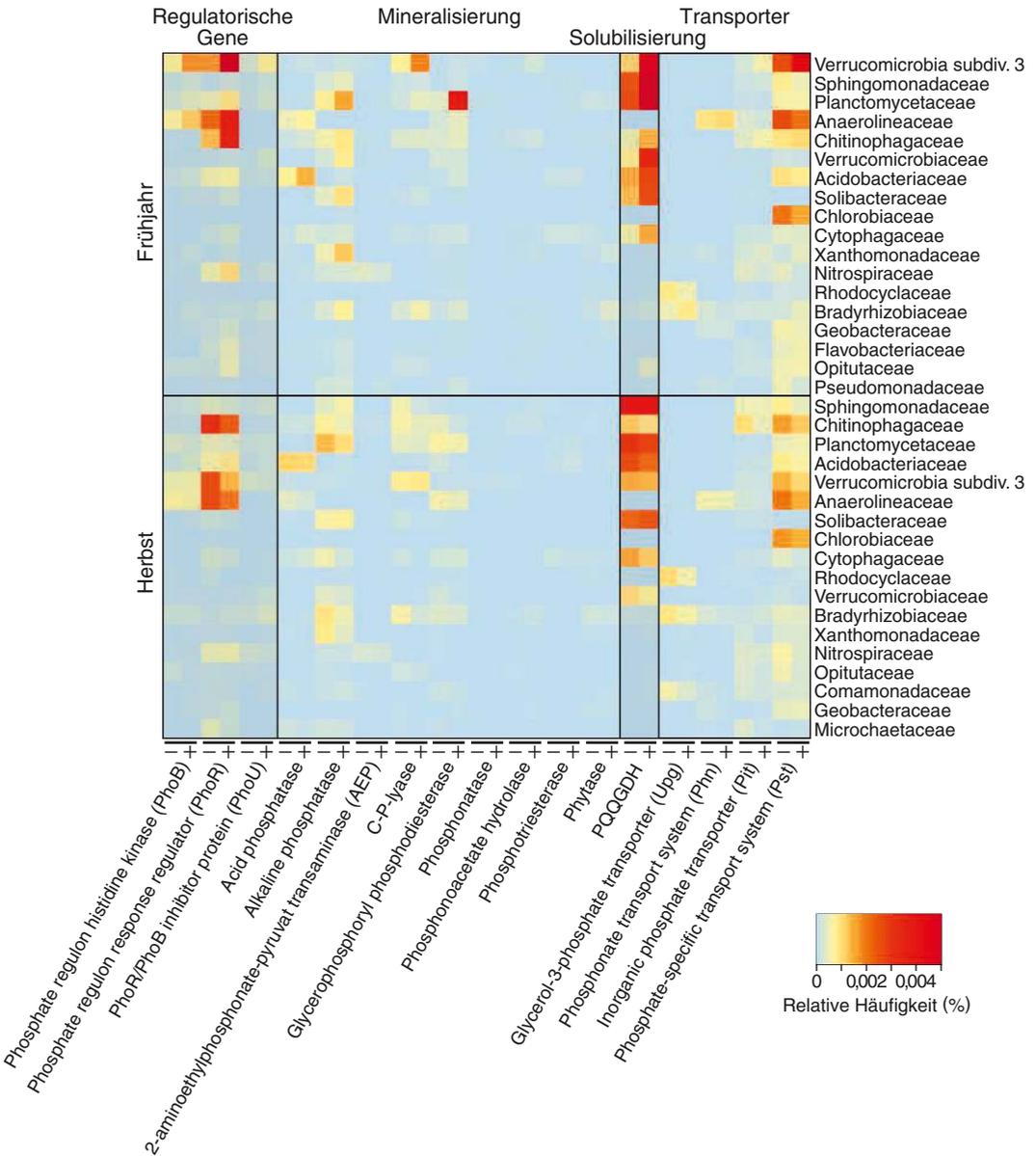


Abb. 2. Vergleich bakterieller Bodenmetagenome in Abhängigkeit der Jahreszeit (Frühjahr, Herbst). Dargestellt sind die Abundanzen von Mikroorganismen auf der Ebene der Familien, die das genetische Potenzial für die Katalyse von verschiedenen Schlüsselprozessen (Regulierung, Mineralisierung, Solubilisierung [Löslichmachung], Transport) in der Umsetzung von P haben. +, -: mit bzw. ohne Ausbringung organischen Düngers.

Wir haben im Rahmen des Verbundprojekts InnoSoilPhos¹ zwei landwirtschaftlich genutzte Böden aus Langzeitversuchen der Standorte Rostock und Freising miteinander verglichen, die sehr wenig mit Phosphor gedüngt worden wurden, um gezielt die Mineralisierung

1 InnoSoilPhos – Innovative solutions to sustainable Soil Phosphorus management (www.inno-soilphos.de); gefördert vom BMBF im Rahmen des Programms »Boden als nachhaltige Ressource für die Bioökonomie« (BonaRes).

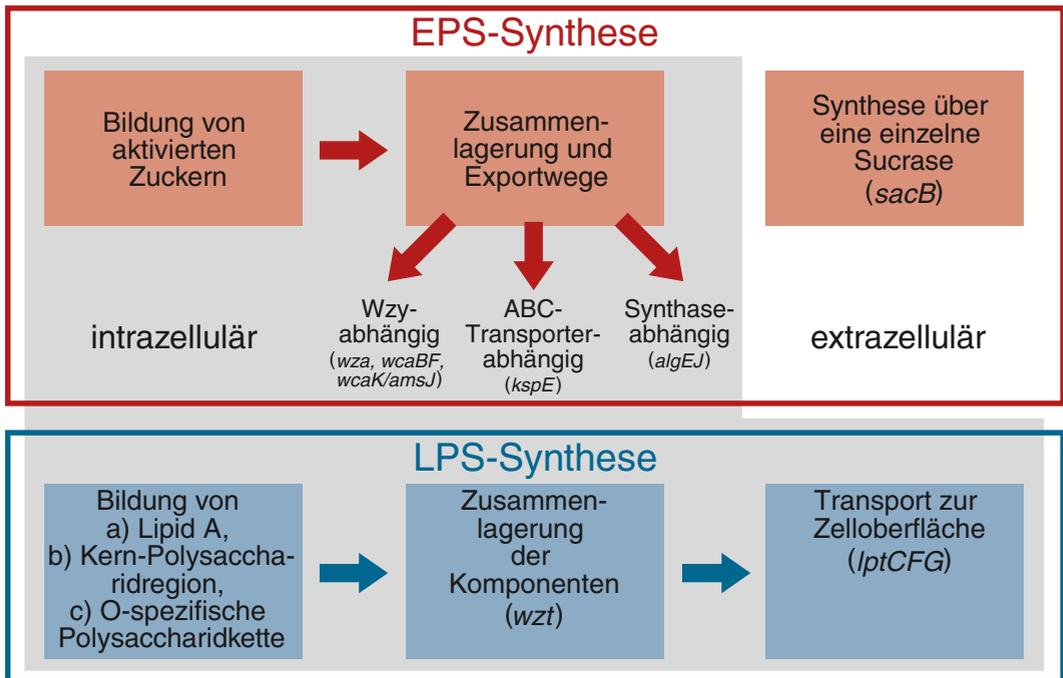


Abb. 3. Übersicht über die an der Bildung von Polysacchariden beteiligten mikrobiellen Prozesse im Boden. EPS: Exopolysaccharide, LPS: Lipopolysaccharide.

von Phosphor zu stimulieren. In beiden Böden konnten wir Mikroorganismen nachweisen, die P mineralisieren, transportieren und speichern. Überraschend war, dass sich das genetische Potenzial zwischen Rostock und Freising kaum unterscheidet und auch durch veränderte Bewirtschaftungsformen oder den Zeitpunkt der Probenahme kaum beeinflusst wurde (Abb. 2; Grafe et al. 2018), was darauf hindeutet, dass sehr viel über unterschiedliche Aktivitätsmuster des Mikrobioms auf Transkriptions- und Expressionsebene gesteuert wird. Interessant war in diesem Zusammenhang, dass viele Mikroorganismen, die in der Lage sind, P zu mobilisieren, auch N mineralisieren können, sodass es eine zentrale Frage ist, unter welchen Umweltbedingungen welche Prozesse aktiviert werden. In Zukunft wird es daher eine Herausforderung der Landwirtschaft sein, Managementformen zu entwickeln, mit denen mikrobielle Prozesse zur P-Mobilisierung und -Speicherung enger mit den Anforderungen der Pflanzen verknüpft werden. Hier spielen Untersuchungen zu den Aktivierungsmustern des Bodenmikrobioms eine wichtige Rolle.

Bodenstruktur: Bildung von Exo- und Lipopolysacchariden

Ein zweites Thema, mit dem wir uns intensiv beschäftigt haben, sind Polysaccharide in Böden. Polysaccharide sind nicht nur in marinen Ökosystemen von großer Bedeutung (vgl. Beitrag Amann [2019] in diesem Band), sondern spielen auch in Böden eine entscheidende Rolle, da sie als eine Art Klebstoff dienen. Durch das Verkleben der Bodenpartikel erhält ein Boden seine kompakte Aggregatstruktur, wodurch die Erosion wesentlich verhindert wird. Die an diesem Prozess beteiligten Polysaccharide werden von Bodenbakterien gebildet (Abb. 3) und auch hier war die Frage, inwieweit landwirtschaftliches Management die Bildung solcher Polysaccharide beeinflussen kann und inwieweit sich die Populationsstrukturen von Mikroorganismen, welche diese Substanzen bilden, ggf. unterscheiden.

Wir sind zu Beginn der Analysen davon ausgegangen, dass sich durch Pflügen die Potenziale des Bodenmikrobioms, Polysaccharide zu bilden, deutlich ändern. Dies wurde durch unsere Untersuchungen an mehreren Standorten

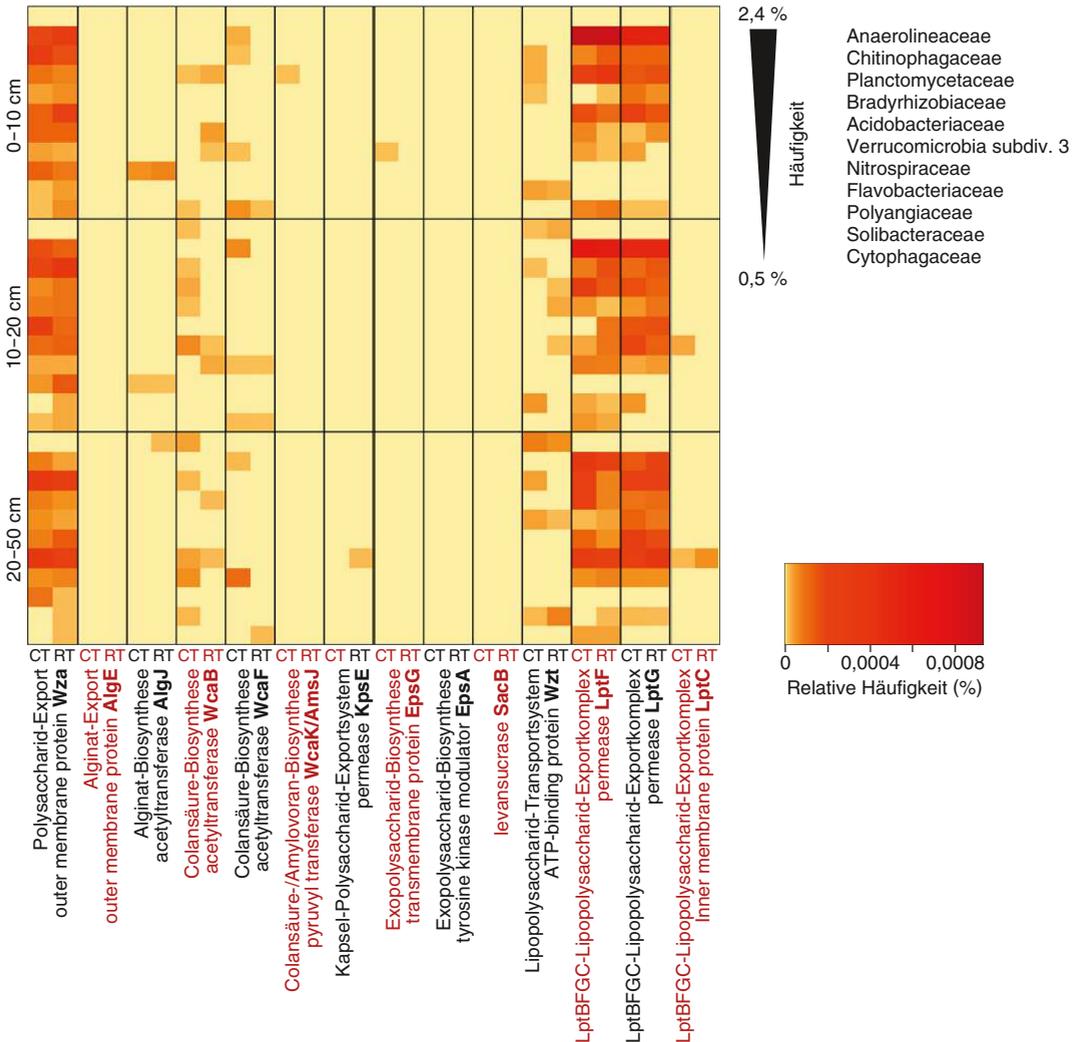


Abb. 4. Vergleich bakterieller Metagenome in Abhängigkeit von der Bodentiefe. Dargestellt sind die Häufigkeiten von Mikroorganismen auf der Ebene der Familien, die das genetische Potenzial für die Katalyse von unterschiedlichen Polysacchariden haben. CT, RT: konventionelle bzw. reduzierte Bodenbearbeitung (tillage).

in der Schweiz und Deutschland, die im Rahmen des Projekts »FertilCrop«² beprobt wurden, nicht bestätigt. Die genetischen Potenziale waren weitgehend unbeeinflusst; durch das landwirtschaftliche Management änderte sich aber die

Zusammensetzung der Taxa, die in der Lage sind, Polysaccharide zu produzieren (Abb. 4). Diese Daten belegen eindrucksvoll die hohe funktionelle Redundanz von Böden, das heißt, je nach Umweltbedingungen können unterschiedliche Taxa bestimmte Prozesse katalysieren. Unsere Ergebnisse zeigen aber auch hier sehr schön, dass landwirtschaftliches Management für die Regulierung der Expression der entsprechenden Gene eine entscheidende Rolle spielt und Potenziale weitgehend stabil bleiben.

² FertilCrop – Fertility Building Management Measures in Organic Cropping Systems (www.fertilcrop.net); gefördert durch die EU im Rahmen des Programms »Coordination of European Transnational Research in Organic Food and Farming Systems« (CORE Organic).



Abb. 5. Natürlicher Ölaustritt im Keri-See (Golf von Laganas, Zakynthos): **a**, Luftbild des Keri-Sees; **b,c**, Uferbereiche mit Ölschlamm. – Fotos: Antonios Michas.

Anaerober Alkanabbau

Ein drittes Beispiel für Ökosystemdienstleistungen in Böden, bei denen das Mikrobiom eine wichtige Rolle spielt, ist der Abbau von Schadstoffen. Wir haben uns in einem internationalen Verbund, an dem auch Kollegen aus Griechenland beteiligt waren, sehr intensiv mit dem anaeroben Abbau von Alkanen beschäftigt, der gerade in ölkontaminierten Böden von großer Bedeutung ist. Da sich durch den Öleintrag oftmals die Redoxverhältnisse der Böden ändern, fehlt oftmals

der Sauerstoff im Boden, um einen schnellen aeroben Abbau von Alkanen zu gewährleisten. Wir haben unsere Untersuchungen an einer historischen Ölquelle auf der griechischen Insel Zakynthos durchgeführt, die (historisch belegt) seit 2500 Jahren den Boden mit Öl kontaminiert. Es handelt sich um die sog. Herodotus-Quelle, die in dem moorigen Ufergebiet des Keri-Sees am Golf von Laganas liegt (Abb. 5, Michas et al. 2017). Unsere Arbeitshypothese war, dass der Abbau von Alkanen in diesem Uferbereich aufgrund von standortangepassten mikrobiellen

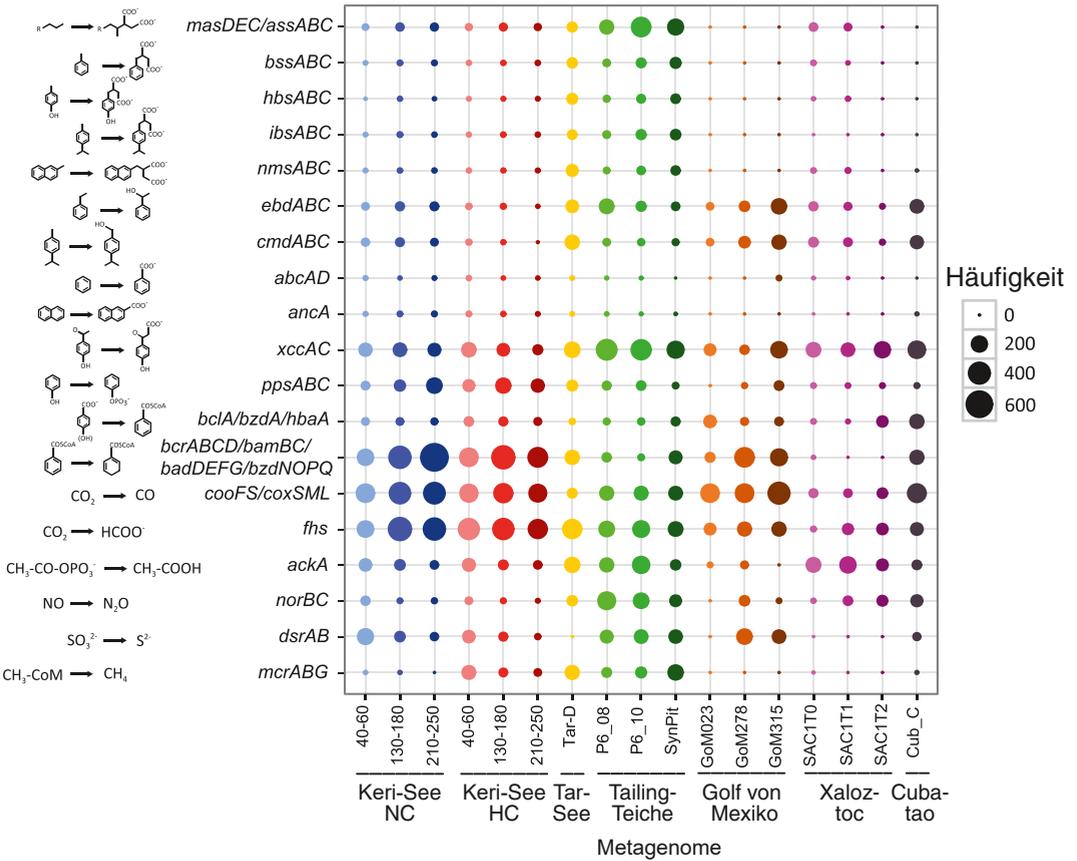


Abb. 6. Vergleich der Metagenome von unterschiedlichen Sedimenten, die mit Erdöl kontaminiert wurden, in Abhängigkeit der jeweiligen Sedimenttiefe (40–60, 130–180, 210–250 cm); Dargestellt sind relative Häufigkeiten ausgewählter Gene, die beim anaeroben Abbau von Alkanen und Aromaten mitwirken; HC: hoch Öl-exponierte Fläche, NC: nicht kontaminierte Kontrollfläche. – © Michas et al. (2017), CC BY 4.0.

Gemeinschaften schneller ablaufen sollte als in erst vor kurzem anthropogen kontaminierten Böden.

Tatsächlich haben wir gefunden, dass die Methanbildung an dem untersuchten Standort sehr eng mit der Umsetzung der Alkane im Boden gekoppelt ist, was unsere Hypothese einer Anpassung des Bodenmikrobioms an die Standortbedingungen in den letzten 2500 Jahren bestätigt und auf einen effektiven anaeroben Abbau von Alkanen, die im Öl enthalten sind, hinweist. Entsprechende Prozesse konnten wir in Metagenomen von Vergleichsstandorten, die für nur kurze Zeit mit Öl kontaminiert waren, entweder in nur sehr geringen Abundanzen oder gar nicht nachweisen (Abb. 6).

Grenzen mikrobiellen Lebens in Böden

Eine Frage, mit der wir uns intensiv beschäftigt haben, ist die Grenze mikrobiellen Lebens im Boden. In der Atacama-Wüste beispielsweise ist der Wassergehalt im Boden sehr gering und der Salzgehalt dafür extrem hoch. Entsprechend war es lange fraglich, ob dort Mikroorganismen überleben oder sich gar vermehren können oder ob Mikroorganismen, die durch Winddrift eingetragen werden, sehr schnell absterben, weil die Bedingungen in der Atacama-Wüste kein Leben bzw. Überleben erlauben.

Durch einen kombinierten Ansatz, basierend auf (Meta)metabolomik, -proteomik, -transkrip-

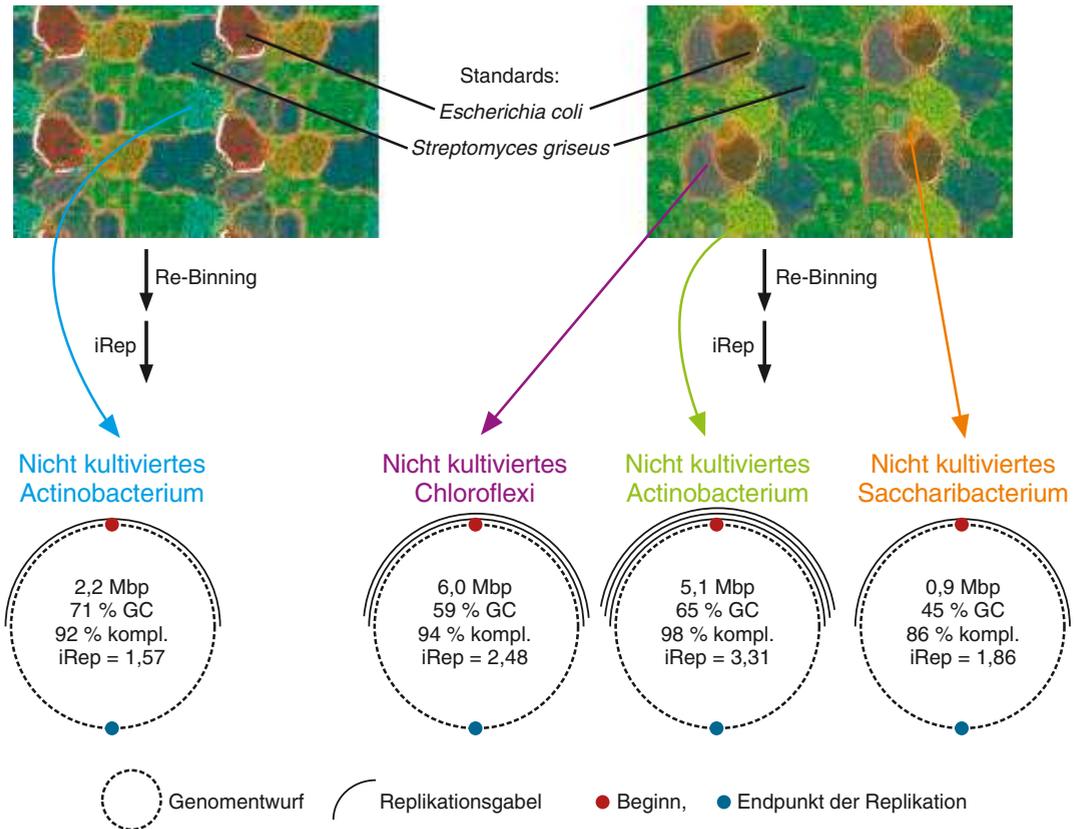


Abb. 7. Analyse von Bodenmetagenomen aus der Atacama-Wüste und Identifizierung von mikrobiellen »Überlebenskünstlern«. IRep: *in situ* genome replication rates.

tomik und -genomik konnten wir gemeinsam mit einer Reihe nationaler und internationaler Partner nachweisen, dass die vorkommenden Organismen, im Wesentlichen Actinobacteria, in der Lage waren, in diesen Systemen zu überleben und dort sogar spezifische Nischen zu bilden, die Wachstum ermöglichten (Abb. 7; Schulze-Makuch et al. 2018). In Zukunft wollen wir hier vertieft die Dynamik solcher Ökosysteme in Raum und Zeit untersuchen und die Frage beantworten, welche Gene die Toleranz der identifizierten Mikroorganismen bedingen und welche Mechanismen bei ihrer Regulierung ablaufen. Die entsprechenden Mikroorganismen und deren genetischen Potenziale sind sicher nicht nur für Ökologen, sondern z.B. auch für biotechnologische Fragestellungen von großem Interesse.

Böden und menschliche Gesundheit: Antibiotika und Pathogene im Boden

Mikroorganismen aus der Umwelt interagieren sehr stark mit dem humanen Mikrobiom. Das bedeutet, dass Veränderungen in Umweltmikrobiomen potenziell auch Veränderungen in unserem Mikrobiom induzieren und damit zumindest indirekt unsere Gesundheit beeinflussen können. Besonders deutlich wird dies beim Thema Antibiotika- und Antibiotikaresistenzen. Antibiotika gelangen über verschiedene Eintragspfade, unter anderem durch Gülle, in die Umwelt, wo sich dann durch den erhöhten Selektionsdruck die Ausbreitung von Resistenzgenen innerhalb von Umweltmikrobiomen beschleunigt. Wir konnten das vor allem für eine Reihe von Sulfonamiden gemeinsam mit Kollegen des Julius-

Kühn-Instituts in Braunschweig zeigen (Heuer et al. 2011).³ Gleichzeitig veränderten sich in den untersuchten Böden durch die Ausbringung der Gülle die Populationsstrukturen des Bodenmikrobioms und es wurden mehr Taxa identifiziert, die Gruppen zugeordnet werden konnten, in denen potenziell humanpathogene Mikroorganismen beschrieben wurden (Ding et al. 2014). Da die Übertragung von Resistenzgenen meist über mobile genetische Elemente erfolgt, welche die genetische Information für die Resistenzbildung gegen unterschiedliche Antibiotika beinhalten, führt oftmals bereits die Anwesenheit eines Antibiotikums zur Ausbreitung von Bakterien, die multiresistent gegenüber unterschiedlichen Antibiotika sind. Dies konnten wir anhand von Modellexperimenten zeigen, in denen wir das Antibiotikum Chloramphenicol zusammen mit Gülle in Bodenproben applizierten. Durch den Eintrag des Antibiotikums stieg nicht nur die Häufigkeit von Resistenzgenen gegen Chloramphenicol an, sondern es wurden auch vermehrt Resistenzen gegen andere Antibiotika detektiert.

Dass humanpathogene Mikroorganismen auch gut in Böden überleben können, konnten wir in einer gemeinsam mit der Universität der Bundeswehr durchgeführten Studie zeigen. Hier konnten wir nachweisen, dass nicht nur Sporen von *Bacillus anthracis*, dem Erreger des Milzbrands, sehr gut in Böden überleben können, sondern dass sich das Bakterium auch vermehren kann, indem es anstelle des Menschen einen alternativen Wirt (einen Boden-Ciliaten) zur Reproduktion nutzt (Braun et al. 2015).

Diese Beispiele machen deutlich, dass eine wichtige Präventionsstrategie für den Erhalt der menschlichen Gesundheit in der Umwelt beginnt. Hierauf basiert das in den letzten Jahren entwickelte One Health Concept (www.onehealthinitiative.com), mit dem die Wichtigkeit einer gesunden Umwelt für einen gesunden Menschen propagiert und die Bedeutung der Interaktion von Umwelt- und humanem Mikrobiomen hervorgehoben wird.

Ausblick

Räumliche Heterogenität

Bisher wurden zwar einzelne Bodentypen oder -horizonte unterschieden; Böden sind aber, wenn wir sie als Habitat für Bodenmikroorganismen sehen, weitaus kleinteiliger zu betrachten. Auch unser typisches Herangehen, DNA oder RNA aus 10 g Boden zu extrahieren und dann zu analysieren, spiegelt nur wenig die räumliche Heterogenität in Böden wider, sondern basiert auf technischen Anpassungen an die jeweils verwendeten Methoden. Wir konnten zum Beispiel im Rahmen des Verbundprojekts Soil³ zeigen, dass sich Stickstoffumsetzungsprozesse im Boden sehr kleinskalig unterscheiden, indem wir die Mikrobiome in unterschiedlichen Bioporen im Boden (gebildet durch Wurzeln oder Regenwürmer) untersucht haben.⁴ Während in den Bioporen, die durch Wurzeln gebildet wurden, das genetische Potenzial zur Denitrifizierung sehr hoch war, konnten wir in den Bioporen die durch Regenwürmer gebildet wurden, vermehrt Mikroorganismen detektieren, die in der Lage waren, Nitrat zu recyceln und Ammonium zu bilden. Diese kleinräumige Variabilität wird auch bestätigt, wenn man sich Kohlenstoffverteilungsmuster im Boden ansieht. Gemeinsam mit der Arbeitsgruppe von Frau Kögel-Knabner (TU München) konnten wir mittels NanoSIMS-basierter Methoden den Verbleib von ¹³C-markierter Streu im Boden auf der μm - bis mm-Skala verfolgen. Die Ergebnisse zeigen, dass sich der Kohlenstoff nicht gleichmäßig im Boden verteilt, sondern dass auch auf der sehr kleinen Skala unterschiedliche Verteilungsmuster zu sehen waren (Vogel et al. 2014).

Das bedeutet, dass wir in Zukunft weit mehr als bisher verstehen müssen, wie sich Bodenstrukturen auf der für Mikroorganismen relevanten Skala von μm bis mm entwickeln und wie Mikroorganismen dann dazu beitragen, dass sich spezifische Habitate mit charakteristischen biotischen und abiotischen Eigenschaften entwickeln. Künstliche Böden, die aus unterschiedlichen Ausgangsmaterialien bestehen und in denen

3 Teilprojekt zu FOR 566: Veterinary Medicines in Soils: Basic Research for Risk Analysis (<http://gepris.dfg.de/gepris/projekt/5471428>); gefördert durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

4 Soil³ – Sustainable Subsoil Management (www.soil3.de); gefördert vom BMBF im Rahmen des Programms »Boden als nachhaltige Ressource für die Bioökonomie« (BonaRes).

die Bodenbildung durch die gezielte Zugabe von mikrobiellen Inokula angeregt wird (Pronk et al. 2017), können hier als Modellsysteme eine Möglichkeit bieten. Darüber hinaus bieten moderne 3D-Druckverfahren die Möglichkeit, Porennetzwerke von Böden abzubilden, die aus einem definierten Ausgangsmaterial zusammengesetzt sind. Auch hier kann man nach Inokulation von Mikroorganismen die Entwicklung von Bodenstrukturen in Abhängigkeit von Porenverteilungsmustern, Ausgangsmaterial und Zusammensetzung des Inokulums verfolgen.

Zeitliche Dynamik

Wie für die räumliche Heterogenität gilt auch hier, dass die typischerweise in der Bodenkunde betrachteten Zeiträume viel zu lang sind, wenn es darum geht, Bodenleben zu verstehen. Gerade wenn man Aktivierungs- und Expressionsmuster von mikrobiellen Genen verstehen will, bewegen wir uns oftmals im Bereich von Stunden oder weniger. So konnten wir z.B. zeigen, dass die Transkriptionsrate von Enzymen für wichtige Stoffwechselwege bei Rhizosphärenbakterien vom Tag/Nacht-Rhythmus der Pflanze wesentlich beeinflusst wird (Baraniya et al. 2017).⁵

Wenn wir also verstehen wollen, wie Böden funktionieren, dann müssen wir in Zukunft weit mehr als in der Vergangenheit die räumliche Variabilität und die zeitliche Dynamik in Betracht ziehen und lernen, diese zu begreifen. Um aus den Ergebnissen dann aber Vorschläge für ein nachhaltiges Bodenmanagement ableiten zu können, müssen die sehr kleinräumig erhobenen Daten wieder auf größere Skalen extrapoliert werden. Hier werden sicherlich Ansätze der Fernerkundung und Modellbildung eine wichtige Rolle spielen.

Danksagung

Ein herzlicher Dank gilt der Deutschen Forschungsgemeinschaft, dem Bundesministerium für Bildung und Forschung und der Europäischen Union, die fast alle der erwähnten Projekte finanziell unterstützt haben.

Literatur

- Amann, R. 2019. Das Frühjahrsmikrobiom der südlichen Nordsee: Bacterioplankton-Sukzessionen und bakterielle Polysaccharidverwertung in einem Küstenmeer – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): Die unbekannte Welt der Mikrobiome. Pfeil, München: 31–41.
- Baraniya, D., P. Nannipieri, S. Kublik, G. Vestergaard, M. Schloter & A. Schöler. 2017. The impact of the diurnal cycle on the microbial transcriptome in the rhizosphere of barley. – *Microbial Ecology*, 75(4): 830–833.
- Berg, G. 2019. Pflanzenmikrobiome: verborgene Netzwerke für die Gesundheit. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): Die unbekannte Welt der Mikrobiome. Pfeil, München: 71–78.
- Bergkemper, F., A. Schöler, M. Engel, F. Lang, J. Krüger, M. Schloter & S. Schulz. 2016a. Phosphorus depletion in forest soils shapes bacterial communities towards phosphorus recycling systems. – *Environmental Microbiology*, 18(6): 1988–2000.
- Bergkemper, F., S. Kublik, F. Lang, J. Krüger, G. Vestergaard, M. Schloter & S. Schulz. 2016b. Novel oligonucleotide primers reveal a high diversity of microbes which drive phosphorous turnover in soil. – *Journal of Microbiological Methods*, 125: 91–97.
- Bergkemper, F., G. Welzl, F. Lang, J. Krüger, M. Schloter & S. Schulz. 2016c. The importance of C, N and P as driver for bacterial community structure in beech dominated forest soils. – *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 179(4): 472–480.
- Braun P., G. Grass, A. Aceti, L. Serrecchia, A. Affuso, L. Marino, S. Grimaldi, S. Pagano, M. Hanczaruk, E. Georgi, B. Northoff, A. Schöler, M. Schloter, M. Antwerpen & A. Fasanella. 2015. Microevolution of anthrax from a young ancestor (M.A.Y.A.) suggests a soil-borne life cycle of *Bacillus anthracis*. – *PLoS ONE*, 10(8): e0135346, doi: 10.1371/journal.pone.0135346.
- Ding, G., V. Radl, B. Schloter-Hai, S. Jechalke, H. Heuer, K. Smalla & M. Schloter. 2014. Dynamics of soil bacterial communities in response to repeated application of manure containing sulfadiazine. – *PLoS ONE*, 9(3): e92958, doi: 10.1371/journal.pone.0092958.
- Fierer, N. & R. B. Jackson. 2006. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, 103(3): 626–631.
- Grafe, M., M. Goers, S. von Tucher, C. Baum, D. Zimmer, P. Leinweber, G. Vestergaard, S. Kublik, M. Schloter & S. Schulz. 2018. Bacterial potentials for uptake, solubilization and mineralization of extracellular phosphorus in agricultural soils are highly stable under different fertilization regimes. – *Environmental Microbiology Reports*, 10(3): 320–327.

5 Gefördert durch die EU im Rahmen des multinationalen Netzwerks »ITN trainbiodivers« (www.trainbiodiverse.com).

- Heuer, H., Q. Solehati, U. Zimmerling, K. Kleineidam, M. Schloter, T. Müller, A. Focks, S. Thiele-Bruhn & K. Smalla. 2011. Accumulation of sulfonamide resistance genes in arable soils due to repeated application of manure containing sulfadiazine. – *Applied Environmental Microbiology*, 77(7): 2527–2530.
- Michas, A., G. Vestergaard, K. Trautwein, P. Avramidis, D. G. Hatzinikolaou, C. E. Vorgias, H. Wilkes, R. Rabus, M. Schloter & A. Schöler. 2017. More than 2500 years of oil exposure shape sediment microbiomes with the potential for syntrophic degradation of hydrocarbons linked to methanogenesis. – *Microbiome*, 5: 118, doi: 10.1186/s40168-017-0337-8.
- Osiander, C. N., G. L. F. Tafel & G. Schwab (Hrsg.) 1831. Xenophon's von Athen Werke. Dritte Abtheilung, neuntes Bändchen. Von der Haushaltskunst und Hero oder Herrscherleben. – In: Griechische Prosaiker in neuen Uebersetzungen, Band 40. J. B. Metzler, Stuttgart.
- Pronk, G. J., K. Heister, C. Vogel, D. Babin, J. Bachmann, G.-C. Ding, F. Ditterich, M. H. Gerzabek, J. Giebler, M. Hemkemeyer, E. Kandeler, Y. Kunhi Mouvenchery, A. Miltner, C. Poll, G. E. Schumann, K. Smalla, A. Steinbach, I. Tanuwidjaja, C. C. Tebbe, L. Y. Wick, S. K. Woche, K. U. Totsche, U. Schloter & I. Kögel-Knabner. 2017. Interaction of minerals, organic matter, and microorganisms during biogeochemical interface formation as shown by a series of artificial soil experiments. – *Biology and Fertility of Soils*, 53(1): 9–22.
- Ramirez, K. S., J. W. Leff, A. Barberán, S. T. Bates, J. Betley, T. W. Crowther, E. R. Kelly, E. E. Oldfield, E. A. Shaw, C. Steenbock, M. A. Bradford, D. H. Wall & N. Fierer. 2014. Biogeographic patterns in below-ground diversity in New York City's Central Park are similar to those observed globally. – *Proceedings of the Royal Society B*, 281: 20141988, doi: 10.1098/rspb.2014.1988.
- Schulze-Makuch, D., D. Wagner, S. P. Kounaves, K. Mangelsdorf, K. G. Devine, J. P. de Vera, P. Schmitt-Kopplin, H. P. Grossart, V. Parro, M. Kaupenjohann, A. Galy, B. Schneider, A. Airo, J. Frösler, A. F. Davila, F. L. Arens, L. Cáceres, F. S. Cornejo, D. Carrizo, L. Dartnell, J. DiRuggiero, M. Flury, L. Ganzert, M. O. Gessner, P. Grathwohl, L. Guan, J. Heinz, M. Hess, F. Keppler, D. Maus, C. P. McKay, R. U. Meckenstock, W. Montgomery, E. A. Oberlin, A. J. Probst, J. S. Sáenz, T. Sattler, J. Schirmack, M. A. Sephton, M. Schloter, J. Uhl, B. Valenzuela, G. Vestergaard, L. Wörmer & P. Zamorano. 2018. Transitory microbial habitat in the hyperarid Atacama Desert. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, 115(11): 2670–2675.
- Torsvik, V., K. Salte, R. Sørheim & J. Goksøyr. 1990a. Comparison of phenotypic diversity and DNA heterogeneity in a population of soil bacteria. – *Applied and Environmental Microbiology*, 56(3): 776–781.
- Torsvik, V., J. Goksøyr & F. L. Daae. 1990b. High diversity in DNA of soil bacteria. – *Applied and Environmental Microbiology*, 56(3): 782–787.
- Torsvik, V., F. L. Daae, R.-A. Sandaa & L. Øvreås. 1998. Novel techniques for analysing microbial diversity in natural and perturbed environments. – *Journal of Biotechnology*, 64(1): 53–62.
- Vogel, C., C. W. Mueller, C. Höschel, F. Buegger, K. Heister, S. Schulz, M. Schloter & I. Kögel-Knabner. 2014. Submicron structures provide preferential spots for carbon and nitrogen sequestration in soils. – *Nature Communications*, 5: 2947, doi: 10.1038/ncomms3947.

Diskussion

C. Hölzel: Wie stabil waren die Resistenzeffekte, die Sie in den Böden nach Eintrag von Chloramphenicol gefunden haben? Es gibt durchaus Hinweise, dass Antibiotikaeffekte teilweise sehr transient sind. Und was war die Motivation, mit Chloramphenicol zu arbeiten? Diese Substanz ist ja nicht nur nicht zugelassen, sondern sogar im Nutztierbereich explizit verboten.

M. Schloter: Es handelt sich in der Tat um ein sehr dynamisches System und sobald der Selektionsdruck nicht mehr vorhanden ist, nehmen die Häufigkeiten von Antibiotikaresistenzgenen wieder ab. Aber letztendlich sind sie in dem Boden nach wie vor als Reservoir vorhanden und dieses Potenzial kann jederzeit auch wieder abgerufen werden. Gerade weil die Ausbringung von Gülle kein singuläres Ereignis ist, sondern häufiger stattfindet, ist das durchaus eine Frage, mit der man sich beschäftigen sollte. Chloramphenicol spielt im natürlichen System keine Rolle im Boden, da stimmt ich Ihnen vollkommen zu. Wir haben es dennoch gewählt, weil es relativ stabil ist. Wir wollten ganz bewusst die Stabilität und die Bioverfügbarkeit des Antibiotikums mit einbeziehen, um den Zusammenhang zwischen Bioverfügbarkeit und Bildung von Resistenzraten zu untersuchen. Für andere Antibiotika wie zum Beispiel für Sulfonamide liegen ähnliche Daten vor, aber da sind diese Korrelationen relativ schwierig, weil Sulfonamide beispielsweise relativ schnell an die Bodenmatrix sorbieren und durch alle möglichen Prozesse wieder freigesetzt werden.

A. Reuter: Es ist ja hinlänglich bekannt, dass die vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza (VA-Mykorrhiza) die Phosphataufnahme bei Pflanzen massiv begünstigt. Gibt es Untersuchungen zu der Frage, wie die VA-Mykorrhizapilze das entsprechende bakterielle Mikrobiom beeinflussen?

M. Schloter: Dass VA-Mykorrhiza eine wichtige Rolle bei der Phosphataufnahme spielt, ist klar. Dazu kommt aber, dass die Remineralisierung und die Löslichmachung von Phosphaten Prozesse sind, die sehr stark durch die Bakterien katalysiert werden. Es ist also ein Wechselspiel zwischen VA-Mykorrhiza, die für den Transport sorgt, und den Mikroorganismen, die für die Mobilisierung des Phosphats zuständig sind. Zur Interaktion von VA-Mykorrhiza mit anderen Komponenten des Bodenmikrobioms gibt es aber relativ wenige Untersuchungen, insbesondere dann, wenn es um funktionelle Interaktionen geht. Hier zeigt sich deutlich das Dilemma, vor dem wir stehen, wenn wir komplexe Metagenome charakterisieren wollen: Wir können nur auf das zurückgreifen, was in Datenbanken hinterlegt worden ist. Bis dato wurden aber kaum Genome von VA-Mykorrhiza-Pilzen komplett sequenziert und öffentlich zugänglich gemacht, sodass bei unseren Abgleichen der generierten Daten VA-Mykorrhiza zwar erkannt wird, aber nicht funktionell zugeordnet werden kann. Wir hoffen aber, dass wir in Zukunft durch die weltweiten Initiativen, pilzliche Genome zu erfassen, hier weiterkommen. Gegebenenfalls können dann auch bereits erhobene Daten nochmals analysiert werden.

