

Aquatische Biogeochemie an der Universität Basel – Mikrobielle Prozesse steuern das Treibhauspotenzial von Seen

Moritz F. Lehmann und Mitglieder der Forschungsgruppe *Aquatische Biogeochemie**

Die Forschungsgruppe Aquatische Biogeochemie am Departement Umweltwissenschaften der Universität Basel beschäftigt sich mit Stoffkreisläufen in Seen und anderen Gewässern. Sie untersucht die geochemischen, biologischen und physikalischen Prozesse, welche die Chemie dieser Gewässer sowie den Austausch von Spurengasen mit der Atmosphäre beeinflussen. Die Treibhausgase Lachgas (N_2O) und Methan (CH_4) stehen oft im Vordergrund der Forschungsarbeit.

1 Einleitung

Kohlendioxid (CO_2), Methan (CH_4) und Lachgas (N_2O) sind klimarelevante Treibhausgase (THG) mit hohem Potenzial, den Strahlungshaushalt der Erde zu verändern und die globale Erderwärmung zu beschleunigen. Laut dem neuesten Weltklimabericht (IPCC 2006, 2019) machen THG-Emissionen aus Binnenwässern einen Grossteil der aus natürlichen Quellen stammenden THG aus. Sind Seen also generell wichtige Kohlendioxid-, Methan- oder Lachgasquellen? Und wenn ja, waren sie es schon in der Vergangenheit, und wie verändern sich lakustrine (lat. lacus: See) THG-Emissionen im Zuge des Klimawandels und anderer anthropogener Einflüsse (z. B. die Überdüngung von Gewässern)? Welche Prozesse und welche Mikroorganismen sind an der Produktion (oder vielleicht auch Eliminierung) von THG in Seen beteiligt, und welche chemischen Spuren hinterlassen sie? Dies sind wichtige Fragen, mit denen sich die Forschungsgruppe *Aquatische Biogeochemie* beschäftigt. Dabei stehen isotopengeochemische Untersuchungen mittels Massenspektrometrie sowie molekulargenetische Analysen im Vordergrund. Viele mikrobielle

Adresse der Autoren: Prof. Dr. Moritz Lehmann, Aquatic and Isotope Biogeochemistry, Department of Environmental Science, University of Basel, Bernoullistrasse 30, CH-4056 Basel; E-Mail: moritz.lehmann@unibas.ch; sowie *Maciej Bartosiewicz, Cameron M. Callbeck, Saeed Ebrahimnezhad Darzi, Teresa Einzmann, Carolina Fernandes Moreira de Carvalho, Claudia Frey, Thomas Kuhn, Martin Ley, Paul M. Magyar, Alessandra Mazzoli, Jules Millet, Sarah Pati, Tim Paulus, Anja S. Studer, Guangyi Su, Jana Tischer, Jakob Zopfi

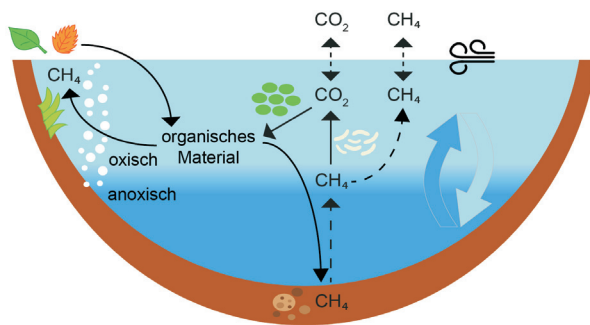


Abb. 1 Methanproduktion in einem eutrophen See. Methan entsteht während des mikrobiellen Abbaus organischen Materials unter sauerstofffreien (anoxischen) Bedingungen. Meist wird ein grosser Teil des produzierten Methans von anderen Mikroorganismen zu Kohlendioxid umgesetzt. Dieser sogenannte mikrobielle Methanfilter verhindert, dass noch grössere Mengen Methan in die Atmosphäre ausgasen. Das Ausgasen wird durch physikalische Prozesse in der Wassersäule gesteuert (z. B. Mischungsverhalten, Bläschenbildung).

Prozesse und biogeochemische Reaktionen hinterlassen charakteristische Signaturen (sowohl in der Wassersäule als auch in den Sedimenten von Seen), welche es zu erkennen und zu interpretieren gilt.

In diesem Beitrag beschränken wir uns auf neue wissenschaftliche Erkenntnisse unserer Forschungsgruppe aus dem Bereich der lakustrinen Methan-Biogeochemie. Wir stellen das "Ökosystem See" als Hot-Spot für biogeochemische Prozesse vor (Abb. 1), in welchem sich einerseits mehr oder weniger grosse Mengen von biogenem Methan ansammeln, in dem andererseits Mikroben aber auch die Ausgasung des produzierten Methans in die Atmosphäre verhindern, indem sie es als Energie- und Kohlenstoffquelle nutzen.

Ferner, wie sich das erwärmende Klima auf unserem Planeten in der Zukunft auf die Methanemissionen und das THG-Potenzial von Seen im Allgemeinen auswirken wird, und wir beleuchten das Potenzial von Seen als Energiespeicher und die Möglichkeiten, wie lakustrines Methan für eine nachhaltige Energieproduktion gefördert und genutzt werden könnte.

2 Methanproduktion in Seen

2.1 Anaerobe Methanproduktion durch Methanogenese

Methan entsteht in Seen und anderen Gewässern primär während des Abbaus organischen Materials (Conrad 2020). Das organische Material entstammt hauptsächlich der Algenproduktion in der oberen Wassersäule eines Sees, oder es wird durch Flüsse und Bäche hereingespült. Organische Partikel sinken (z. B. nach Absterben der Algen), lagern sich am Seeboden ab und werden in den Sedimenten mikrobiell zersetzt. In Stauseen, vor allem in Gebieten, in denen kohlenstoffreiche Böden überflutet wurden, werden oft auch grosse Mengen Methan durch die Zersetzung des organischen Materials aus den ehemaligen Böden freigesetzt. Der Zersetzungsprozess, der zur Bildung von Methan führt, wird Methanogenese genannt. Diese kann als die finale Stufe einer Sequenz von unterschiedlichen mikrobiell gesteuerten, aeroben und anaeroben Redoxprozessen betrachtet werden, die zum Abbau der sedimentären Biomasse in Seen führt. Die Methanogenese ist ein strikt anaerober Prozess. Dies bedeutet, Methanproduktion findet im Allgemeinen erst dann statt, wenn durch den mikrobiellen Abbau von organischem Material in Seen und den Seesedimenten sämtlicher Sauerstoff sowie andere Oxidationsmittel wie Nitrat, Eisen(III), Mangan(IV) oder Sulfat, welche den organotrophen Mikroorganismen bei der Veratmung des organischen Materials mehr metabolische Energie liefern, aufgebraucht wurden. Daher sammelt sich Methan hauptsächlich unter sauerstofffreien Bedingungen in der Natur an. Ob und wieviel Methan sich in einem Ökosystem bildet, hängt also direkt vom (Un-)Gleichgewicht zwischen Sauerstoffzufuhr (bestimmt

durch das Durchmischungsverhalten der Wassersäule und der Geometrie des Seebeckens) einerseits und der biologischen Zehrung des Sauerstoffs andererseits ab. Letztere wiederum steht im direkten Zusammenhang mit der Produktivität eines Sees, welche bestimmt, wieviel phototrophe Biomasse (z. B. Algen) sich in den Sedimenten ablagert und durch mikrobielle Atmung abgebaut wird.

Nach heutigem Wissen gehören alle Methanbildner zu den sogenannten Archaeen, einzellige Mikroorganismen wie auch Bakterien. Sie unterscheiden sich jedoch eindeutig von diesen durch genetische, biochemische und physiologische Merkmale, weshalb sie ihre eigene prokaryotische Domäne bilden. Methanogene Archaeen können unterschiedliche Substrate nutzen, zum Beispiel Kohlendioxid und Wasserstoff (H_2) (hydrogenotrophe Methanogenese), methylierte organische Stoffe oder Essigsäure (acetoklastische Methanogenese). Diese sind zum grossen Teil Produkte anaerober Gär- und Oxidationsprozesse während des Abbaus organischen Materials in den Sedimenten. Methanogene Archaeen werden deswegen auch als Endkonsumenten der anaeroben Nahrungskette bezeichnet.

Wie biologische Prozesse im Allgemeinen wird auch die archaeale Methanogenese durch höhere Temperaturen stimuliert (z. B. Schulz et al. 1997; Yvon-Durocher et al. 2017; Lavergne et al. 2021). So wird in tropischen Seen, wo bei erhöhten Temperaturen optimale Bedingungen für mikrobielle Zersetzungsprozesse herrschen, verstärkt Methan in den Sedimenten produziert (Yvon-Durocher et al. 2014). Höhere Methanproduktionsraten sind auch zu erwarten, wenn im Zuge der Klimaerwärmung die Durchschnittstemperaturen von Seen in mittleren und höheren Breiten ansteigen. Allerdings begünstigt ein wärmeres Klima unter Umständen auch den Methanabbau durch mikrobielle Methanoxidation (siehe unten), wie wir in einer Studie vor ein paar Jahren zeigen konnten (Steinle et al. 2017).

2.2 Das Methanparadox

Obwohl methanogene Mikroorganismen gemeinhin als strikt anaerob gelten, gibt es immer mehr Anzeichen für aerobe "Methanogenese". Methan kann sich also nicht nur unter anoxischen Bedingungen in Seesedimenten (oder der Wassersäule darüber) ansammeln, sondern auch in Wassersäulenbereichen mit teilweise sehr hohen Sauerstoffgehalten (Grossart et al. 2011; Tang et al. 2016; Morana et al. 2020). Mit diesem Phänomen (sogenanntes "Methanparadox in Seen", dessen Hintergründe noch nicht vollständig geklärt sind) beschäftigt sich auch die Forschungsgruppe *Aquatische Biogeochemie* intensiv. In Anlehnung an Erkenntnisse aus dem marinen Bereich konnte aber auch für Seen gezeigt werden, dass aerobe Methanproduktion an die Produktivität von Phytoplankton in der Wassersäule gekoppelt ist. Methan kann als Nebenprodukt der Algenaktivität freigesetzt werden, zum Beispiel durch den Abbau methylierter Verbindungen, welche als Stoffwechselprodukte im Zuge des Algenwachstums an die Wassersäule abgegeben werden. Methan kann aber auch direkt aus der Fixierung von anorganischem Kohlenstoff durch phototrophe (also photosynthetisierende) Organismen entstehen. Erst vor kurzem haben Forschende in Laborexperimenten herausgefunden, dass Cyanobakterien (früher Blaualgen genannt) grössere Mengen CO_2 zu Methan umsetzen können (Klintzsch et al. 20120; Bizic et al. 2020). Es scheint, dass die Methanfreisetzung mit der photosynthetischen Elektronentransportkette assoziiert ist, doch die genauen biochemischen Mechanismen der cyanobakteriellen Methanproduktion sind bisher noch unaufgeklärt.

Methan kann aber auch von methanogenen Mikroorganismen, welche einzelnen Algenzellen/Zooplankton anhaften oder Teil von grösseren Biomasse-Aggregaten sind, an die oxische Wassersäule abgegeben werden. In einer aktuellen Studie hat die Forschungsgruppe *Aquatische Biogeochemie* das Methanparadox im Cadagnosee (Val Piora, Tessin) genauer untersucht. In dem

hochalpinen See konnten Zusammenhänge zwischen erhöhten Konzentrationen von Methan in der oberen Wassersäule und der Ansammlung von (zoo-) planktonischen Partikeln (Detritus) entlang eines thermisch bedingten Dichtesprungs in der Wassersäule aufgezeigt werden (Abb. 2). Die partikelassoziierte Methanproduktion konnte in Laborversuchen durch Zugabe von methylierten Phosphorverbindungen stimuliert werden, was Anzeichen dafür ist, dass das mit dem Planktondetritus assoziierte Mikrobiom diese Verbindungen metabolisch umsetzt und dabei Methan freisetzt.

Unabhängig von den Mechanismen der aeroben Methanbildung ist das Methanparadox dort, wo es zu beobachten ist, von enormer Bedeutung für das THG-Potenzial eines Sees, weil es zu meist im obersten Bereich der Wassersäule auftritt. Durch die Nähe der Methanansammlung zur Seeoberfläche gast der grösste Teil des so produzierten Methans direkt in die Atmosphäre aus (Tang et al. 2016). In der Tat kann während den plankton-produktiven Jahreszeiten (d. h. Frühling/Sommer) die aerobe Methanproduktion in der oberen Wassersäule von Seen einen Grossteil der gesamten Methanfreisetzung ausmachen (Blees et al. 2015; Donis et al. 2017; DelSontro et al. 2018).

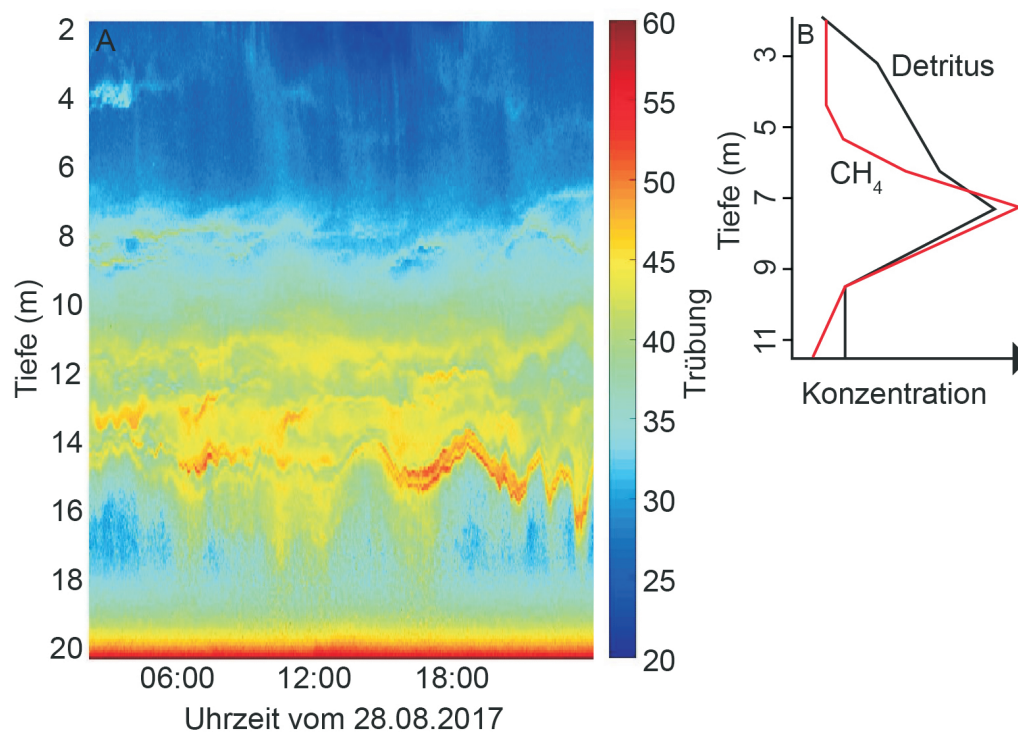


Abb. 2 Methanparadox im Cadagnosee. (A) Echolot-Rückstreuungssignale, welche die Wassersäulenturbung durch Detritusansammlung nahe der thermischen Sprungschicht anzeigen. (B) Erhöhte Konzentrationen von Methan in der oberen Wassersäule gehen einher mit der Ansammlung von (zoo-) planktonischen Partikeln (Detritus).
Daten von M. Bartosiewicz

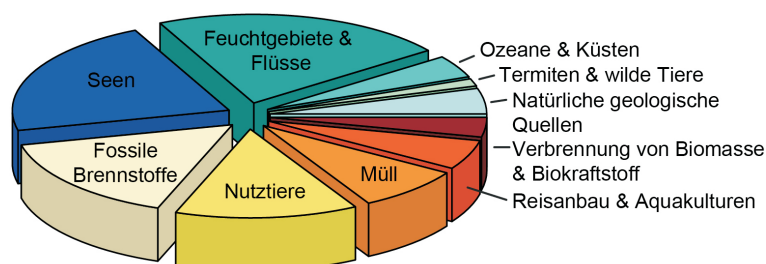
2.3 Lakustrine Methanemissionen

Ob das in Seen gebildete CH_4 letztendlich in die Atmosphäre entweicht, hängt von physikalischen und biologischen Faktoren ab. So sind es die Distanz der CH_4 -Produktionsstätte zur Seeoberfläche (siehe oben) und die Turbulenz im oberen Wassersäulenbereich (beeinflusst u. a. durch Wind und thermische Schichtung), welche den Austausch mit der Atmosphäre bestimmen. Neben Transportprozessen sind auch mikrobielle Prozesse, die CH_4 verbrauchen, bevor es überhaupt bis an die Seeoberfläche transportiert werden kann, von enormer Bedeutung (siehe Abschnitt 3).

In Seen, in denen die Methanproduktion grösser ist als dessen Zehrung, beobachtet man vor allem in den Sedimenten und tieferen Bereichen der Wassersäule eine Methanübersättigung. Methan gelangt dann entweder durch turbulente Diffusion oder durch advektiven Transport in den oberen Wassersäulenbereich. Vor allem bei starker Übersättigung können sich auch kleine Gasbläschen bilden, die vom Grund bis an die Seeoberfläche aufsteigen und so in die Atmosphäre ausgasen (McGinnis et al. 2015; Schmid et al. 2017). Besonders in relativ kleinen und flachen Seen ist der Gasbläschentransport in ufernahen Bereichen für die Gesamttreibhausgasemission relevant (Bastviken et al. 2004).

Seen können auch per sogenanntem *Storage Flux* Methan an die Atmosphäre abgeben. Dies geschieht, wenn sich über einen gewissen Zeitraum grössere Mengen Methan in der Tiefe eines Sees ansammeln, der See vollständig durchmischt wird und methanreiche Wassermassen an die Seeoberfläche transportiert werden, wo sie mit der Atmosphäre in Kontakt kommen und ausgasen. Dieser Effekt kann regelmässig (z. B. jährlich im Winter) oder unregelmässig stattfinden. In einer Studie im Nordbecken des Luganersees im Tessin konnten Mitglieder der Forschungsgruppe *Aquatische Biogeochemie* zeigen, dass im Winter 2005 im Zuge eines einzigartigen Durchmischungsereignisses – das Becken war zuvor vier Jahrzehnte lang stabil geschichtet – innerhalb von kürzester Zeit mehr als 2000 Tonnen Methan durch *Storage Flux* in die Atmosphäre entwichen sind (Lehmann et al. 2015). Insgesamt geben Seen und andere Süssgewässer weltweit pro Jahr zwischen 92 und 212 Mio. Tonnen Methan an die Atmosphäre ab (Bastviken et al. 2011; Saunio et al. 2020). Dies entspricht ungefähr 20–35% der gesamten natürlichen Methanemissionen (Abb. 3). Seen und andere Binnengewässer sind damit eine weit bedeutendere Methanquelle als zum Beispiel die Ozeane. Der Teil des lakustrinen Methans, welcher letztlich in die Atmosphäre gelangt, macht jedoch nur einen kleinen Teil dessen aus, was ursprünglich in Seen durch die Methanogenese produziert wurde.

Abb. 3 Relativer Anteil (global) unterschiedlicher Methanquellen (nach Rosentreter et al. 2021).



3 Der biologische Methan-Filter

Der grösste Teil des in Seen produzierten Methans wird durch mikrobielle Methanoxidation in den Sedimenten sowie der Wassersäule darüber abgebaut. Den Abbau erledigt eine auf Methangas spezialisierte Mikrobengemeinschaft. Diese aus Bakterien und/oder Archaeen bestehende Gemeinschaft schafft es meist, mehr als 90 % des gebildeten Methans zu eliminieren, bevor es in der Atmosphäre seine Wirkung als klimarelevantes Gas entfalten kann. Dieser zweistufige (aerob/anaerob) “mikrobielle Methan-Filter” ist damit von enormer Wichtigkeit für das Klima, reduziert er doch das mögliche THG-Potenzial von Seen signifikant.

3.1 Bakterielle (Mikro-) Aerobe Methanoxidation

Man ist die längste Zeit davon ausgegangen, dass Methanoxidation in Süssgewässern primär durch Bakterien, die Sauerstoff (O_2) als Elektronenakzeptor für die Oxidation von Methan nutzen, gesteuert wird (Bender und Conrad, 1994; He et al. 2012). In der Tat werden die höchsten Methanoxidationsraten in Seen im Allgemeinen im Bereich der Redoxtransitionszone gemessen, in jenem Bereich, in dem Methan und Sauerstoff (O_2), die beiden Substrate der aeroben Methanoxidation (MOx), überlappen. MOx gilt als die wichtigste Komponente des mikrobiellen Methan-Filters in Seen. Dies gilt auch für den Luganersee. Das Nordbecken des südalpinen Sees ist permanent stabil geschichtet (mit der Ausnahme der oben beschriebenen Beobachtungen im Winter 2005), sodass unabhängig von der Jahreszeit unterhalb von 110–130m Wassertiefe keine messbaren O_2 -Konzentrationen zu finden sind. Genau in dem Tiefenbereich, in dem O_2 verschwindet, fallen auch die Methankonzentrationen auf sehr niedrige Werte (Abb. 4a), was den fast vollumfänglichen Methanabbau durch die Oxidation mit O_2 vermuten lässt.

Mittels sogenannter ^{14}C -Radiotracermethoden hat die Forschungsgruppe *Aquatische Biogeochemie* die Mechanismen der Methanoxidation in den Tiefen des Luganersees genauer untersucht (Blees et al. 2014; Su et al. 2021a). Dabei wurde festgestellt, dass erhöhte Methanoxidationsraten nicht nur dort zu beobachten sind, wo man sie erwarten würde, nämlich im O_2/CH_4 Überlappungsbereich, sondern auch ca. 40m unterhalb der Redoxtransitionszone, in einem Bereich also, in dem sämtlicher Sauerstoff aufgebraucht ist (Abb. 4a). Mikrobielle und genetische Untersuchungen sowie Laborexperimente ergaben, dass hauptsächlich Bakterien (z. B. *Methylobacter*), welche typischerweise O_2 als Elektronenakzeptor nutzen, für die Methanumsetzung verantwortlich sind. Handelt es sich hier um aerobe Methanoxidation durch Bakterien in augenscheinlich anoxischen Wassermassen? Oder auch in anoxischen Sedimenten, wie wir und andere Forschungsgruppen ebenfalls herausgefunden haben (Martinez-Cruz et al. 2018; Su et al. 2021b)?

Aerobe Methanoxidierer sind auch bei extrem niedrigen O_2 Konzentrationen in der Lage, ihren Metabolismus aufrechtzuerhalten (Steinle et al. 2017), und eine grosse “metabolische Anpassungsfähigkeit” erlaubt ihnen möglicherweise, auch alternative Elektronenakzeptoren für die Methanoxidation zu nutzen (Su et al. 2021b). Auch scheinen sie als “Schläferzellen” längere Zeit ganz ohne O_2 auszukommen, um dann nach gelegentlichen Sauerstoffintrusionen in die methanreiche Wassersäulenbereiche ihre Stoffwechselaktivität rasch wieder hochzufahren (Blees et al. 2014).

Das Rätsel der vermeintlich aeroben Methanoxidation unter anoxischen Bedingungen bleibt vorerst nur unvollständig gelöst. Neueste Studien zeigen jedoch, dass die Tatsache, dass man O_2 in Wassermassen oder Sedimenten nicht nachweisen kann, nicht unbedingt bedeutet, dass er nicht kontinuierlich in geringem Masse produziert wird. In untiefen Seen zum Beispiel, in denen auch in anoxischen Bereichen am Seeboden zumindest ein bisschen Licht vorhanden ist, können methanoxidierende Bakterien O_2 von direkt benachbarten Algen beziehen (Milucka et al. 2015). Und

selbst in grösseren sauerstofffreien Tiefen, wo kein Licht vorhanden ist und Photosynthese definitiv nicht stattfinden kann, können Mikroorganismen O_2 erzeugen, welchen sie hauptsächlich für den eigenen Stoffwechsel nutzen, der aber zumindest teilweise auch anderen Mikroorganismen zu Gute kommen könnte. Kraft et al. (2022) konnten erst kürzlich zeigen, dass Ammoniak-oxidierende Archaeen (*Nitrosopumilus maritimus*) den von ihnen benötigten O_2 in winzigen, aber ausreichenden Mengen selbst erzeugen, wenn sie sich in sauerstofffreiem Wasser befinden. Selbst eine nur geringfügige Überproduktion von O_2 durch diesen oder ähnliche mikrobielle Prozesse könnte von benachbarten Mikroorganismen zur aeroben Methanoxidation in anoxischem Wasser genutzt werden. Die Frage, ob eine derartige Kopplung von mikrobiellen Prozessen für den biologischen Methan-Filter in Seen relevant ist, werden anstehende Untersuchungen der Forschungsgruppe *Aquatische Biogeochemie* hoffentlich bald beantworten. Klar ist schon jetzt, dass die klassische Trennung von aeroben und anaeroben Prozessen ein Paradigma ist, an dem gerade kräftig gerüttelt wird: Vermeintlich aerobe Prozesse, welche in Abwesenheit selbst kleinster Mengen von Sauerstoff stattfinden, scheinen eher die Regel als die Ausnahme zu sein.

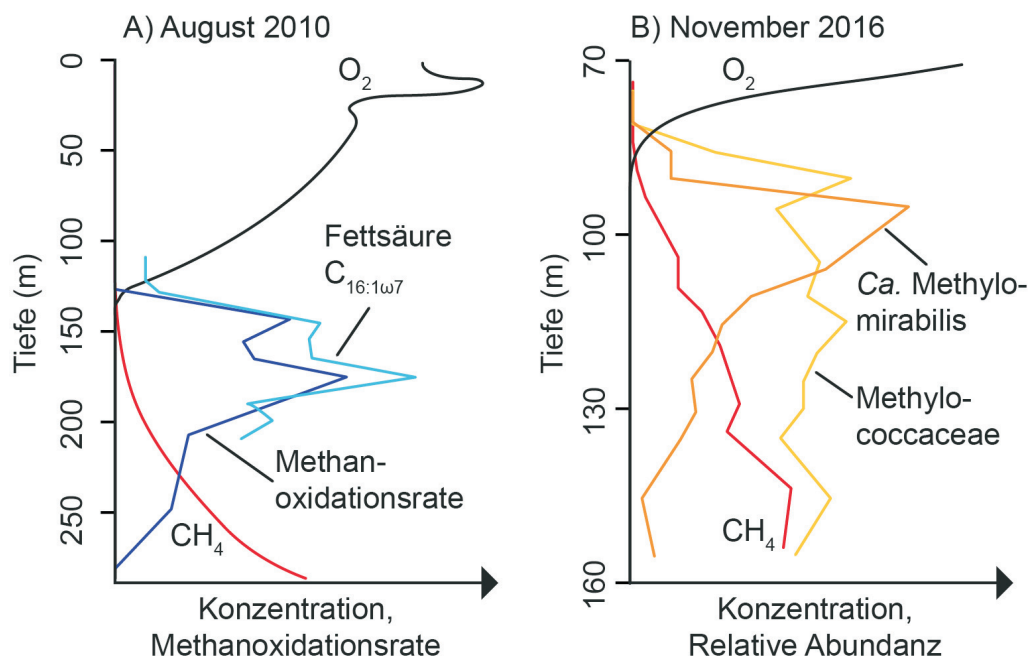


Abb. 4 Sauerstoff- und Methankonzentrationsprofile sowie Methanoxidationsraten im Nordbecken des Luganersees (A). Die Ratenmessungen bezeugen Methanoxidation in sauerstofffreien Bereich der Wassersäule. Typische, einfach-gesättigte Fettsäuren (hier beispielhaft $C_{16:1\omega7}$) deuten allerdings auf die Anwesenheit von aeroben methanotrophen Bakterien in diesem Bereich hin. Dies konnte auch molekulargenetisch bestätigt werden konnte (B). Neben klassischen aeroben Methanoxidierern (z. B. *Methylococcaceae*) wurden auch anaerobe bakterielle Methanoxidierer in relativ grosser Abundanz nachgewiesen (*Cand. Methylospirillum*). Letztere nutzen vermutlich Nitrit als Oxidationsmittel zur Methanoxidation.

Daten aus Blees et al. 2014 und Su et al. 2021b

3.2 Anaerobe Methanoxidation in Schweizer Seen

Bei der “echten” anaeroben Methanoxidation (AOM) werden von den involvierten Mikroorganismen anstelle von O_2 andere Elektronenakzeptoren für die Methanoxidation genutzt. Im marinen Milieu ist AOM fast ausschliesslich an die Sulfatreduktion gekoppelt. Anaeroben Archaeen, in Meeressedimenten hauptverantwortlich für die Methanoxidation, sind dabei eng mit sulfatreduzierenden Bakterien assoziiert. In Süssgewässern, wo Sulfatkonzentrationen im Allgemeinen mehrere Grössenordnungen niedriger sind als in Meerwasser, ging man lange davon aus, dass AOM keine wichtige Rolle spielt. Wie man aber experimentell zeigen konnte, können Nitrat und Nitrit (Raghoebarsing et al. 2006; Ettwig et al. 2010) oder auch oxidiertes Mangan(IV) und Eisen(III) (Ettwig et al. 2016) sowohl Archaeen als auch spezialisierten Bakterien als mögliche alternative Elektronenakzeptoren dienen; und tatsächlich wurden dafür in den letzten Jahren auch in natürlichen Seen und Seessedimenten Nachweise gefunden (Nordi et al. 2013; Deutzmann et al. 2014; Su et al. 2020; Su et al. 2021a). Gerade was die Elektronentransportmechanismen bei der metalloxid-gekoppelten Methanoxidation betrifft, sind bis heute jedoch noch einige offene Fragen geblieben.

Anaerobe Methanoxidation ist auch in Schweizer Seen zu beobachten. Im bereits oben erwähnten Nordbecken des Luganersees konnten wir in Inkubationsversuchen und mit molekularen Methoden beweisen, dass im anoxischen Teil der Wassersäule Methanoxidation teilweise durch Bakterien betrieben wird (*Candidatus Methyloirabilis*) (Abb. 4b), welche eindeutig Nitrit als Elektronenakzeptor nutzten (Su et al. 2021a). Interessanterweise war AOM im Südbecken des Sees nicht zu beobachten, trotz ähnlicher biogeochemischer Bedingungen. Eine Erklärung hierfür ist vermutlich das unterschiedliche Mischverhalten in den beiden Seebecken: Die jährliche Durchmischung der Wassersäule im Südbecken und die damit einhergehenden Schwankungen der Sauerstoffbedingungen scheinen für die nachhaltige Vermehrung der bewiesenermassen sehr langsam wachsenden und “sauerstoffscheuen”, nitritabhängigen AOM-Bakterien nicht förderlich zu sein.

Auch in den Sedimenten des hochalpinen Cadagnosees findet AOM statt (Abb. 5). Interessanterweise sind hier, wie wir in einer Studie kürzlich zeigen konnten (Su et al. 2020), nicht Bakterien am Werk, sondern Archaeen (*Candidatus Methanoperedens*), welche sich aber von denjenigen in marinen Sedimenten phylogenetisch klar unterscheiden. Diese Archaeen waren bislang dafür bekannt, dass sie Methan mithilfe von Nitrat, oxidiertem Eisen oder Mangan umsetzen können. In einer Reihe von Laborexperimenten konnten wir bestätigen, dass die Aktivität auch von methanoxidierenden Archaeen aus dem Cadagnosee durch die Zugabe von Metalloxiden stimuliert wird, was in der Tat auf eisen- oder manganabhängige Methanoxidation schliessen lassen könnte. Doch die Metalloxide dienen den anaeroben Methanoxidierern nicht direkt als deren dringend benötigte Elektronenabnehmer, sondern waren lediglich von indirektem Nutzen: Durch die Metalloxide wurden in den Sedimenten reduzierte Schwefelverbindungen zu Sulfat oxidiert, welches dann von den Archaeen in den Sedimenten zur Sulfat-gekoppelten Methanoxidation genutzt werden konnte, ähnlich wie in marinen Sedimenten. Dies ist nur eines von vielen Beispielen dafür, wie Mikroorganismen in natürlichen Ökosystemen auf vielfältige Weise Energie und Materie aus ihrer Umgebung beziehen, um ihren Metabolismus aufrecht zu erhalten.

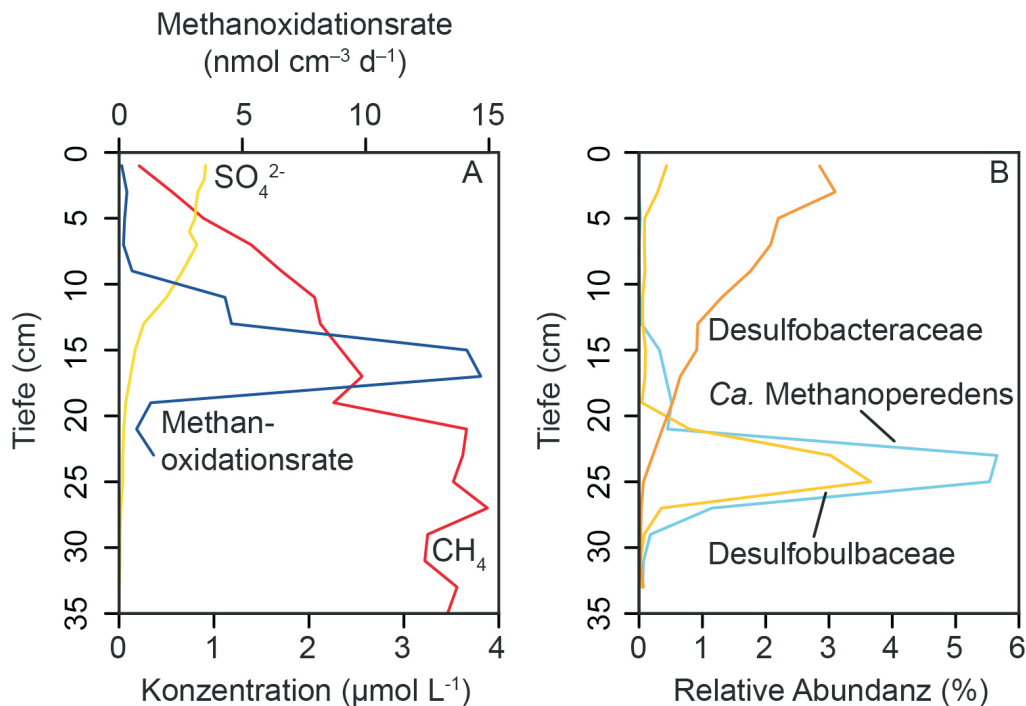


Abb. 5 Anaerobe Methanoxidation (AOM) durch Archaeen (*Cand. Methanoperedens*) in anoxischen Sedimenten des Cadagnosees (Piora, Tessin). Maximale AOM-Raten in einer Sedimenttiefe, in der Sulfat fast vollständig aufgebraucht ist, deuten auf Sulfat als Hauptoxidationsmittel hin (A). Die Übereinstimmung maximaler relativer Häufigkeiten von *Cand. Methanoperedens* einerseits und einer bestimmten Gruppe von Sulfat-reduzierenden Bakterien (Desulfobulbaceae) andererseits, deuten auf eine gegenseitige Abhängigkeit zwischen Methan-oxidierenden Archaeen und Sulfat-reduzierenden Bakterien hin. Dass die jeweiligen Maxima in (A) und (B) bezüglich der Sedimenttiefe nicht übereinstimmen, ist sehr wahrscheinlich Unregelmäßigkeiten bei der Probennahme zuzuschreiben.

Daten aus Su et al. 2020

4 Das Treibhausgaspotenzial von Seen in der Zukunft

Eine bedeutende Frage ist, inwiefern sich Methanemissionen im Zuge von Klimaveränderungen in der Zukunft entwickeln und welche möglichen Rückkopplungsmechanismen es gibt. Ob ein See viel oder wenig CH₄ an die Atmosphäre abgibt, ist temperaturabhängig. Wie bereits erwähnt, fördern höhere Temperaturen im Allgemeinen respiratorische Zersetzungsprozesse und damit auch die Freisetzung von CO₂ und die mikrobielle Methanproduktion (z. B. Yvon-Durocher et al. 2014). Deshalb ging man die längste Zeit auch davon aus, dass bei anhaltend steigenden Temperaturen im Zuge der Klimaerwärmung die THG-Emissionen in Seen zunehmen werden und dies den THG-Effekt in der Atmosphäre zusätzlich verstärkt. Doch was die Temperaturwirkung bezüglich lakustriner Methanemissionen betrifft, sind die Zusammenhänge deutlich komplexer als man vermuten würde. Erstens kann man davon ausgehen, dass bei höheren Temperaturen auch die Kapazität des mikrobiellen Methan-Filters erhöht ist (Steinle et al. 2017). Zweitens gibt es neben dem direkten Einfluss der Temperatur zahlreiche indirekte Effekte, welche die Methangasfreisetzung

(und die Methanoxidation) in Seen ebenfalls stark beeinflussen. Zum Beispiel werden Seen aufgrund der Oberflächenerwärmung, die man weltweit beobachten kann, und im Zuge gleichzeitiger Überdüngung, immer produktiver, was zu einer verstärkten Trübung des Seewassers führen kann (Finlay et al. 2015; Bartosiewicz et al. 2019). Die Folge der Oberflächenwassererwärmung und der abnehmenden Transparenz des Wassers ist, dass Wärme verstärkt in den oberen Bereichen der Seen absorbiert wird und die tieferen Bereiche thermisch isoliert sind (*thermal shielding*). Wir konnten in Modellsimulationen zeigen, dass eine allgemeine Erwärmung so kurioserweise sogar zur Abkühlung der bodennahen Wassermassen führen kann. Das hat wiederum zur Folge, dass sich der respiratorische Abbau von Biomasse in den Sedimenten und die damit einhergehende Methanfreisetzung eher verlangsamen (Bartosiewicz et al. 2019). Unsere Modellsimulationen zeigten auch, dass tiefe und flache Seen unterschiedlich auf Erwärmung reagieren. Der beschriebene Abkühlungseffekt durch *Thermal Shielding* ist hauptsächlich in kleinen und relativ flachen Seen wichtig. Diese machen allerdings einen Grossteil der globalen Seeoberfläche aus.

Die verstärkte differenzielle Erwärmung von Seen hat noch weitere Folgen: Sie sorgt dafür, dass Seen stärker thermisch geschichtet sind. Dies wiederum hat direkten Einfluss auf die Nährstoffverteilung und die Produktivität eines Sees (O'Reilly et al. 2003) und damit auch auf die Menge von organischem Kohlenstoff, der in den Sedimenten mikrobiell zersetzt und zu Methan umgeformt werden kann. Gleichzeitig bewirkt die verstärkte thermische Schichtung, dass tiefe Wasserschichten kaum "belüftet" werden, was zu Sauerstoffmangel führt und Voraussetzungen schafft, unter welchen die Abbauprozesse in den Sedimenten verstärkt Methan freisetzen. Wie hoch die Emissionen von Methan (und anderer THG) in einem See sind, oder ob Seen in bestimmten Fällen gar als THG-Senke wirken können, hängt von den Umweltbedingungen und der Typologie der Seen ab (Rosentreter et al. 2021). Dies verdeutlicht, wie schwierig es ist, zukünftige THG-Emissionen präzise abzuschätzen.

5 Biotreibstoff aus Seen?

Bei so viel Methan, welches mikrobiell in Seen erzeugt wird, stellt sich die Frage, ob man dieses nicht als Energiequelle nutzen könnte. In der Tat würde theoretisch, wie wir in einer Studie neulich darlegen konnten, die weltweite Menge an Methan in Seen und Reservoirs ausreichen, um den globalen Energiebedarf zu decken (Bartosiewicz et al. 2021). Und es wäre eine nachhaltige Energieform, denn der Kohlenstoff in Methan ist in den meisten Fällen primär durch Algenbiomasse entstanden, d. h. durch Photosynthese und CO₂-Fixierung. Durch das Verwerten des im Methan gebundenen Kohlenstoffs (z. B. in Form von flüssigem Methanol als Biotreibstoff) schliesse sich quasi ein natürlicher Kreislauf.

Ganz neu ist die Idee nicht, Methan aus Seen zu nutzen: Im zentralafrikanischen Kiwusee, in dem Methan hochkonzentriert vorkommt (Schmid et al. 2005), wird es gefördert, gereinigt und durch Generatoren zur Stromversorgung genutzt (Doughty 2021). Aufgrund der tieferen Methankonzentrationen in hiesigen Seen schien die Methangewinnung lange Zeit nicht realisierbar. Doch mit neuen Materialien könnten methanhaltige Gasgemische in Zukunft viel effizienter vom Seewasser abgetrennt und das Methan konzentriert und in Biotreibstoff umgeformt werden (Bartosiewicz et al. 2021). Noch ist dies Zukunftsmusik, und bis zur praktischen Umsetzung des Konzepts ist es noch ein weiter Weg. Auch die ökologischen Konsequenzen der Methangewinnung in Seen, wie auch immer geartet, müssten noch im Detail evaluiert werden. Die Schweiz wäre wohl für die Methangewinnung aus Seen prädestiniert. Hier gibt es zahlreichen Stauseen, in denen relativ grosse Mengen Methan produziert werden. Generell: Die Extraktion von Biogas aus Seen wäre welt-

weit nicht nur im Kontext der Nutzung nachhaltiger Energieformen und dem Erreichen gesteckter Klimaziele von grosser Relevanz. Sie würde vermutlich auch das natürliche Treibhausgaspotenzial der Seen, die für die Methangewinnung in Frage kommen, stark reduzieren.

Literatur

- Bartosiewicz M., Przytulska A., Lapierre J.-F., Laurion I., Lehmann M.F. & Maranger R. 2019. Hot tops, cold bottoms: Synergistic climate warming and shielding effects increase carbon burial in lakes. *Limnology and Oceanography Letters*. doi:10.1002/lol2.10117.
- Bartosiewicz M., Rzepka P. & Lehmann M.F. 2021. Tapping freshwaters for methane and energy. *Environmental Science & Technology* 55: 4183–4189.
- Bastviken D., Cole J., Pace M. & Tranvik L. 2004. Methane emissions from lakes: Dependence of lake characteristics, two regional assessments, and a global estimate. *Global Biogeochemical Cycles* 18. doi:10.1029/2004GB002238.
- Bastviken D., Tranvik L.J., Downing J.A., Crill P.M. & Enrich-Prast A. 2011. Freshwater methane emissions offset the continental carbon sink. *Science* 331: 50.
- Bender M. & Conrad R. 1994. Methane oxidation activity in various soils and fresh-water sediments - occurrence, characteristics, vertical profiles, and distribution on grain-size fractions. *Journal of Geophysical Research* 99: 16531–16540.
- Bizic M., Klintzsch T., Ionescu D. & andere. 2020. Aquatic and terrestrial cyanobacteria produce methane. *Science Advances* 6. doi: 10.1126/sciadv.aax5343
- Blees J., Niemann H., Erne M., Zopfi J., Schubert C.J. & Lehmann M.F. 2015. Spatial variations in surface water methane super-saturation and emission in Lake Lugano, southern Switzerland. *Aquatic Sciences* 77: 535–545.
- Blees J., Niemann H., Wenk C.B. & andere. 2014. Micro-aerobic bacterial methane oxidation in the chemocline and anoxic water column of deep south-Alpine Lake Lugano (Switzerland). *Limnology and Oceanography* 59: 311–324.
- Conrad R. 2020. Importance of hydrogenotrophic, acetoclastic and methylotrophic methanogenesis for methane production in terrestrial, aquatic and other anoxic environments: A mini review. *Pedosphere* 30: 25–39.
- DelSontro T., Beaulieu J.J. & Downing J.A. 2018. Greenhouse gas emissions from lakes and impoundments: Upscaling in the face of global change. *Limnology and Oceanography Letters* 3: 64–75.
- Deutzmann J.S., Stief P., Brandes J. & Schink B. 2014. Anaerobic methane oxidation coupled to denitrification is the dominant methane sink in a deep lake. *Proceedings of the National Academy of Sciences U. S. A.* 111: 18273–18278.
- Donis D., Flury S., Stockli A., Spangenberg J.E., Vachon D. & McGinnis D.F. 2017. Full-scale evaluation of methane production under oxic conditions in a mesotrophic lake. *Nature Communications* 8: 1661.
- Ettwig K.F., Butler M.K., Le Paslier D. & andere. 2010. Nitrite-driven anaerobic methane oxidation by oxygenic bacteria. *Nature* 464: 543–548.
- Ettwig K. F., Zhu B., Speth D., Keltjens J.T., Jetten M.S.M. & Kartal B. 2016. Archaea catalyze iron-dependent anaerobic oxidation of methane. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 12792–12796. doi:10.1073/pnas.1609534113
- Finlay K., Vogt R.J., Bogard M.J., Wissel B., Tutolo B.M., Simpson G.L. & Leavitt P.R. 2015. Decrease in CO₂ efflux from northern hardwater lakes with increasing atmospheric warming. *Nature* 519: 215–218.
- Grossart H.-P., Frindte K., Dziallas C., Eckert W. & Tang K.W. 2011. Microbial methane production in oxygenated water column of an oligotrophic lake. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 108: 19657–19661.
- He R., Wooller M.J., Pohlman J.W., Quensen J., Tiedje J.M. & Leigh M.B. 2012. Diversity of active aerobic methanotrophs along depth profiles of arctic and subarctic lake water column and sediments. *International Society for Microbial Ecology Journal* 6: 1937–1948.
- IPCC 2006. IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories, The National Greenhouse Gas Inventories Programme, edited by: Eggleston H. S., Buendia L., Miwa K., Ngara T. and Tanabe K., The Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC TSU NGGIP, IGES, Institute for Global Environmental Strategy, Hayama, Kanagawa, Japan. Online erhältlich: http://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/support/Primer_2006GLs.pdf [Eingesehen am 22.03.22].

- IPCC 2019. Refinement to the 2006 IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories – IPCC. Online erhältlich: <https://www.ipcc.ch/report/2019-refinement-to-the-2006-ipcc-guidelines-for-national-greenhouse-gas-inventories>. [Eingesehen am 22.03.22].
- Klitzsch T., Langer G., Wieland A., Geisinger H., Lenhart K., Nehrke G. & Keppler F. 2020. Effects of temperature and light on methane production of widespread marine phytoplankton. *Journal of Geophysical Research* 125. doi:10.1029/2020JG005793.
- Kraft B., Jehmlich N., Larsen M., Bristow L.A., Konneke M., Thamdrup B. & Canfield D.E. 2022. Oxygen and nitrogen production by an ammonia-oxidizing archaeon. *Science* 375: 97–100.
- Lavergne C., Aguilar-Munoz P., Calle N. & andere, 2021. Temperature differently affected methanogenic pathways and microbial communities in sub-Antarctic freshwater ecosystems. *Environment International* 154: 106575.
- Martinez-Cruz K., Sepulveda-Jauregui A., Casper P., Anthony K.W., Smemo K.A. & Thalasso F. 2018. Ubiquitous and significant anaerobic oxidation of methane in freshwater lake sediments. *Water Research* 144: 332–340.
- McGinnis D.F., Kirillin G., Tang K.W., Flury S., Bodmer P., Engelhardt C., Casper P. & Grossart, H.-P. 2015. Enhancing surface methane fluxes from an oligotrophic lake: Exploring the microbubble hypothesis. *Environmental Science & Technology* 49: 873–880.
- Milucka J., Kirf M., Lu L., Krupke A., Lam P., Littmann S., Kuypers M.M.M. & Schubert C.J. 2015. Methane oxidation coupled to oxygenic photosynthesis in anoxic waters. *International Society for Microbial Ecology Journal* 9: 1991–2002.
- Morana C., Bouillon S., Nolla-Ardèvol V., Roland F.A.E., Okello W., Descy J.-P., Nankabirwa A., Nabafu E., Springael D., Borges A.V. 2020. Methane paradox in tropical lakes? Sedimentary fluxes rather than water column production in oxic waters sustain methanotrophy and emissions to the atmosphere. *Biogeosciences* 17 (20): 5209–5221. <https://doi.org/10.5194/bg-17-5209-2020>.
- Nordi K.A., Thamdrup B. & Schubert C.J. 2013. Anaerobic oxidation of methane in an iron-rich Danish freshwater lake sediment. *Limnology and Oceanography* 58: 546–554.
- O'Reilly C.M., Sharma S., Gray D.K. & andere. 2015. Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe. *Geophysical Research Letters* 42: 10773–10781.
- Raghoebarsing A.A., Pol A., van de Pas-Schoonen K.T. & andere, 2006. A microbial consortium couples anaerobic methane oxidation to denitrification. *Nature* 440: 918–921.
- Rosentreter J.A., Borges A.V., Deemer B.R. & andere, 2021. Half of global methane emissions come from highly variable aquatic ecosystem sources. *Nature Geoscience* 14: 225–230.
- Saunio M., Stavert A.R., Poulter B. & andere, 2020. The global methane budget 2000–2017. *Earth System Science Data* 12: 1561–1623.
- Schmid M., Halbwachs M., Wehrli B. & Wuest A. 2005. Weak mixing in Lake Kivu: New insights indicate increasing risk of uncontrolled gas eruption. *Geochemical Geophysical Geosystems* 6. doi:10.1029/2004GC000892
- Schmid M., Ostrovsky I. & McGinnis D.F. 2017. Role of gas ebullition in the methane budget of a deep subtropical lake: What can we learn from process-based modeling? *Limnology and Oceanography* 62: 2674–2698.
- Schulz S., Matsuyama H. & Conrad R. 1997. Temperature dependence of methane production from different precursors in a profundal sediment (Lake Constance). *FEMS Microbiology Ecology* 22: 207–213.
- Steinle L., Maltby J., Treude T. & andere 2017. Effects of low oxygen concentrations on aerobic methane oxidation in seasonally hypoxic coastal waters. *Biogeosciences* 14: 1631–1645.
- Su G., Zopfi J., Yao H., Steinle L., Niemann H. & Lehmann M.F. 2020. Manganese/iron-supported sulfate-dependent anaerobic oxidation of methane by archaea in lake sediments. *Limnology and Oceanography* 65: 863–875.
- Su G., Lehmann M.F., Weber Y., Walser J.-C., Niemann H., Zopfi J. 2021a. Water column dynamics controls nitrite-dependent anaerobic oxidation of methane in stratified lakes. *Environmental Science*. doi:<https://doi.org/10.1101/2021.11.09.467825>
- Su G., Zopfi J., Niemann, H., Lehmann M.F. 2021b. Multiple groups of methanotrophic bacteria mediate methane oxidation in anoxic lake sediments. *Environmental Science*. doi: <https://doi.org/10.1101/2021.11.24.469942>
- Tang K.W., McGinnis D.F., Ionescu D. & Grossart H.-P. 2016. Methane production in oxic lake waters potentially increases aquatic methane flux to air. *Environmental Science & Technology Letters* 3: 227–233.
- Yvon-Durocher G., Allen A.P., Bastviken D., Conrad R., Gudas C., St-Pierre A., Thanh-Duc N. & del Giorgio P.A. 2014. Methane fluxes show consistent temperature dependence across microbial to ecosystem scales. *Nature* 507: 488–491.
- Yvon-Durocher G., Hulatt C.J., Woodward G. & Trimmer M. 2017. Long-term warming amplifies shifts in the carbon cycle of experimental ponds. *Nature Climate Change* 7: 209–213.