



1. WAS IST ALLELOPATHIE?

Allelopathie bezeichnet Wechselwirkungen zwischen verschiedenen, räumlich getrennten Pflanzen durch chemische Substanzen. Der Begriff geht zurück auf den Wiener Botaniker Hans Molisch, der 1937 in seinem Werk 'Der Einfluss einer Pflanze auf die andere – Allelopathie' schrieb: „Der Einfluss der Pflanze auf eine andere räumlich davon getrennte erscheint wie ein Wunder und eröffnet neue Einblicke in das Leben der Gewächse“. Basierend auf den damals gebräuchlichen Klassifizierungen wurden unter allelopathischen Wechselwirkungen auch solche zwischen Pflanzen und Mikroorganismen, insbesondere Pilzen, miteinbezogen, nicht aber mit Tieren. 'Allelopathie' leitet sich aus dem griechischen '*allelon*' - wechselseitig, untereinander und '*pathos*' – Leid, oder das, was einem widerfährt ab.

Im heutigen Gebrauch wird Allelopathie meist zur Beschreibung hemmender Effekte einer Pflanze auf eine andere verwendet, auch wenn in der ursprünglichen Bedeutung auch fördernde Effekte miteinbezogen waren. Wichtig zur klaren Abgrenzung anderer Wechselwirkungen sind folgende Voraussetzungen¹:

1. Nachweis der Hemmung (oder Förderung) von Zielpflanzen bzw. Zielalgen.
2. Allelopathisch aktive Substanzen werden von der Donorpflanze produziert.
3. Die aktiven Substanzen werden durch die Donorpflanze freigesetzt
4. Die Substanzen werden in der Umgebung (Boden, Luft, Wasser) transportiert bzw. akkumuliert
5. Die Substanzen werden durch Zielorganismen aufgenommen
6. Die Hemmung (oder Förderung) kann nicht alleine durch andere physikalische oder biotische Faktoren erklärt werden, insbesondere nicht durch Nährstoffkonkurrenz und Herbivorie.

Allelopathisch aktive Verbindungen werden auch als ‚natürliche Herbizide‘ bezeichnet, was häufig mit ‚weniger toxisch‘ oder auch ‚ungefährlich‘ as-

¹ nach Willis RJ (1985) The historical bases of the concept of allelopathy. J Hist Biol 18:71-102



soziiert wird. In ausreichenden Mengen als Reinsubstanz eingesetzt, können aber solche Substanzen nicht nur Algen in aquatischen Systemen beeinflussen, sondern auch Zooplankton oder andere Kleinlebewesen, die jedoch im ökologischen Gleichgewicht auch zur Kontrolle des Phytoplanktons nötig sind. Ein genaues Verständnis der chemischen und biologischen Zusammenhänge ist daher unerlässlich, um die Möglichkeiten und Grenzen der Nutzung allelopathischer Wechselwirkungen in Kleingewässern wie naturnahen Badegewässern zu verstehen.

2. WELCHE WASSERPFLANZEN SIND ALLELOPATHISCH AKTIV?

Allelopathische Wechselwirkungen sind beschrieben für verschiedene Wasserpflanzen, darunter Unterwasser-, Schwimmblatt- und Sumpfpflanzen. Armleuchteralgen (Characeen, insbesondere *Ch. aspera* und *Ch. globularis*) produzieren schwefelhaltige Substanzen, welche die Photosynthese verschiedener Algen, insbesondere Kieselalgen hemmen. Auch Hornkraut (*Ceratophyllum demersum*) ist allelopathisch aktiv, die bislang nicht identifizierte aktive Substanz soll auch Schwefel freisetzen, welcher selbst hemmend auf Kieselalgen wirkt.

Eine weitere stark allelopathisch aktive Gruppe stellen die Tausendblattgewächse (Haloragaceae; *Myriophyllum* spp.) dar. Am besten untersucht ist *Myriophyllum spicatum* L., das Ährige Tausendblatt. Gerbstoffe, so genannte hydrolysierbare Tannine, sind für die hemmende Wirkung dieser Pflanze auf verschiedene Algenarten verantwortlich. Für *M. spicatum*, *M. verticillatum* (Quirlblättriges Tausendblatt) und *M. aquaticum* (Papageienfeder), sind die aktiven Substanzen, alles hydrolysierbare Tannine, isoliert und identifiziert worden, während bei anderen Arten, z.B. *M. alterniflorum* und *M. heterophyllum* bisher nur klar ist, dass es sich auch um die gleiche Stoffgruppe handelt.

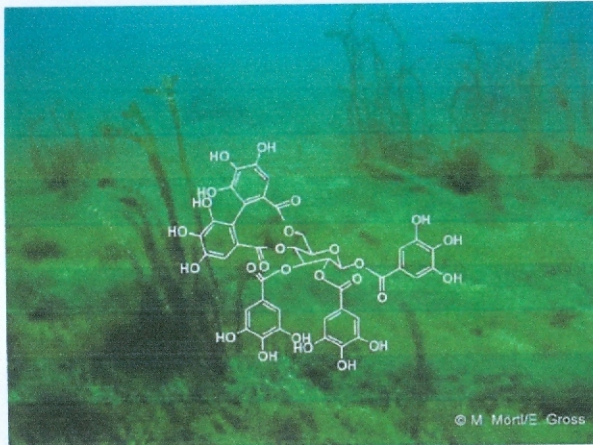


Abb. 1: *Myriophyllum spicatum* (Ähriges Tausendblatt in einem Bestand von Armleuchteralgen im Bodensee-Untersee. *M. spicatum* bildet den allelopathisch aktiven Gerbstoff Tellimagrandin II (abgebildet), der verschiedene Algengruppen hemmt.

In der Literatur finden sich Hinweise auf etliche weitere algizide Substanzen, welche aus Wasserpflanzen isoliert wurden. Im Hinblick auf die zu Beginn erwähnten Voraussetzung zur eindeutigen Bestätigung allelopathischer Effekte reicht jedoch nicht die Isolierung der aktiven Substanzen aus Pflanzenextrakten, sondern es muss auch zweifelsfrei nachgewiesen werden, dass die aktiven Verbindungen in ausreichend hoher Konzentration ausgeschieden und von den Zielorganismen aufgenommen werden.

3. WIE LASSEN SICH ALLELOPATHISCHE WECHSELWIRKUNGEN NACHWEISEN?

Verschiedene Methoden werden zur Analyse allelopathischer Wechselwirkungen verwendet. Um Effekte zwischen bestimmten Donorpflanzen und den Zielorganismen (Algen, Blaualgen - Cyanobakterien) unter naturnahen Bedingungen abzuschätzen, können Koexistenzversuche mit oder ohne Verwendung von Dialysemembranen durchgeführt werden. Häufig wird auch das Umgebungswasser der aktiven Pflanze zu den Algen gegeben, und dann ein Vergleich zu mit Kontrollwasser behandelten Algen gezogen. Dabei muss sorgfältig auf eventuelle Unterschiede im Nährstoffgehalt geachtet werden. Oft sind die allelopathisch aktiven Verbindungen auch nicht lange stabil, so dass auf eine kontinuierliche Zugabe des Umgebungswassers geachtet werden muss. Der endgültige Nachweis einer alle-



lopathischen und nicht andersartigen Wechselwirkung ist nur durch zusätzliche Charakterisierung der aktiven Substanzen möglich.

Wässrige oder alkoholische Extrakte aus frischem oder (gefrier-)getrocknetem Pflanzenmaterial werden häufig genutzt. Die manchmal geäußerte Vermutung, dass nur Wasser ein geeignetes Extraktionsmittel für Wasserpflanzen sei, ist nicht korrekt. Auch im Wasser können fettlösliche (lipophile) oder moderat lipophile Substanzen wirken, indem sie z.B. an Oberflächen wie Membranen haften. Zur Identifizierung der wirksamen Substanzen ist eine Biotestgesteuerte Fraktionierung der Extrakte nötig, die im Idealfall eine oder wenige aktive Verbindungen ergibt. Mit Kenntnis der aktiven Verbindungen kann über Struktur-Wirkungsbeziehungen häufig schon eine Abschätzung des Wirkmechanismus auf Algen vorgenommen werden. Zur Anreicherung aktiver Verbindungen aus dem Wasser hat sich die Festphasenextraktion bewährt. Hier können über Kartuschen oder spezielle Filter aktive Verbindungen angereichert und dann analysiert werden. Da die Konzentrationen im Wasser häufig sehr gering sind, ist ein Vergleich mit den in der Pflanze gefundenen Verbindungen wichtig, um auf eventuelle Vorläufersubstanzen zu schließen oder die insgesamt mögliche Freisetzung aktiver Verbindungen abzuschätzen.

Verschiedene Algen und Cyanobakterien sind unterschiedlich sensitiv gegenüber allelopathisch aktiven Verbindungen aus Wasserpflanzen. Aufwuchsalgen und auch fädige Algen scheinen i. d. R. weniger durch Inhibitoren gehemmt zu werden als freischwimmende Algen, insbesondere Blau- und Kieselalgen. Aber auch innerhalb der einzelnen Algengruppen gibt es Unterschiede. Für die Praxis ist es wichtig, dass vor allem die häufig vorkommenden und störenden Algen gehemmt werden, so dass keine Algenblüten entstehen. Eine 100%ige Hemmung aller durch Allelopathie Algen ist unwahrscheinlich, da sich immer resistente Stämme bilden können. Sublethale Wirkungen der aktiven Verbindungen und mehrere Wirkmechanismen tragen jedoch zur Vermeidung von Resistenzen bei.



WIE WIRKEN ALLELOPATHISCH AKTIVE VERBINDUNGEN AUF ALGEN?

Allelopathische Wechselwirkungen zwischen Wasserpflanzen und Algen führen dazu, dass das Wachstum der Algen gehemmt wird. Um herauszufinden, auf welche lebenswichtigen Prozesse die Hemmstoffe wirken, sind geeignete Biotestverfahren und eine sinnvolle Wahl der Meßmethoden nötig. Standardverfahren sind Messungen der Dichte der Algen durch Auszählung, Streulichtmessungen der Algensuspensionen oder Bestimmung des Gewichts der Algen oder des Chlorophyllgehalts. Diese Endpunktmessungen geben allerdings nur an, ob das Wachstum gehemmt wird, aber keine Auskunft über die Wirkung. Einige allelopathisch aktive Pflanzen beeinflussen z.B. nur die anfängliche Verzögerungsphase des Wachstums einiger Algen, so dass der Beginn des exponentiellen Wachstums zeitverzögert erfolgt aber kein Unterschied in der finalen Dichte der Algen zu beobachten ist. Im See könnte eine solche Verzögerung den Pflanzen schon genügend Zeit zur Entwicklung geben, so dass das Gleichgewicht in Richtung der Wasserpflanzen verschoben würde. Extrakte und gereinigte Substanzen aus allelopathisch aktiven Pflanzen werden häufig mit so genannten ‚Agardiffusionstests‘ analysiert, wobei Aufhellungen im Algenrasen (Hemmhöfe) auf die wirksamen Verbindungen schließen lassen. Oft wirken die aktiven Verbindungen auf die Photosynthese. Solche Effekte lassen sich z.B. durch die Messung der CO₂-Aufnahme oder von Fluoreszenzeffekten innerhalb der Photosynthese durch so genannt ‚Phyto-PAM‘-Messungen belegen. Bisherige Untersuchungen zeigen, dass natürliche Herbizide häufig andere Prozesse der Photosynthese hemmen als synthetische Herbizide.

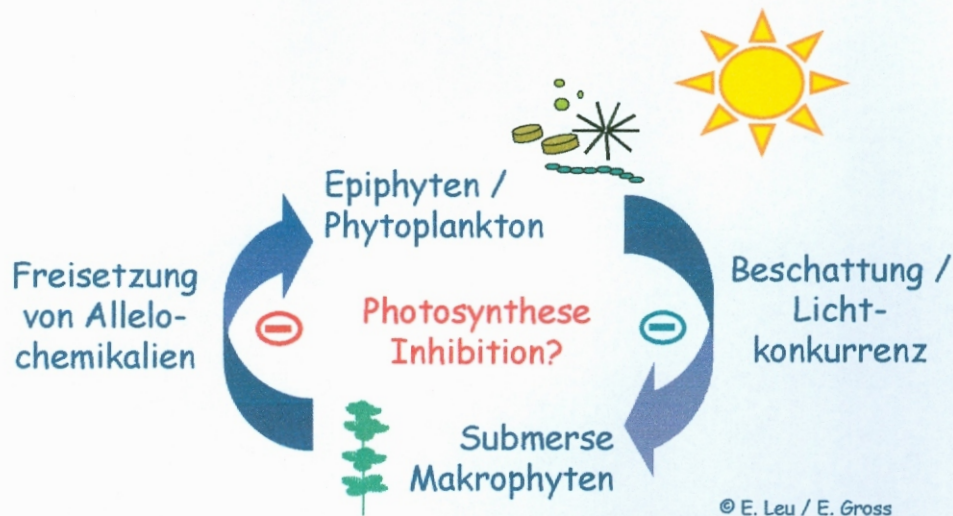


Abb. 2: Mögliche allelopathische Wirkung submerser Makrophyten als Reaktion auf die Beschattung durch Aufwuchsalgen und Phytoplankton

5. WELCHE UMWELTFAKTOREN BEEINFLUSSEN ALLELOPATHISCHE WECHSELWIRKUNGEN ZWISCHEN WASSERPFLANZEN UND ALGEN?

Allelopathische Wechselwirkungen sind dynamische Prozesse, die abhängig sind von verschiedenen Umweltfaktoren:

- Nährstoffmangel: Nährstoffmangel bzw. -ungleichgewicht kann die Produktion und Ausscheidung aktiver Substanzen durch die Donorpflanze verändern und auch die Wirkung auf bzw. Sensitivität von Zielorganismen beeinflussen.
- Lichtverfügbarkeit: Lichtmangel kann zur verringerten Bildung aktiver Substanzen führen aber auch die Sensitivität der Zielorganismen beeinflussen. Licht, aber auch Sauerstoff, kann auch die Stabilität ausgeschiedener Substanzen verändern.
- Räuber-Beute~ bzw. Pflanzen-Fraßfeinde-Beziehungen: Fraßfeinde an Donorpflanzen wie z. B. Wasservögel, Fische oder aquatische Insektenlarven, können Bereiche hoher Produktion allelopathisch aktiver Substanzen schädigen und damit die Wirkung auf Algen verringern. Wirken allelopathisch aktive Verbindungen auch auf z.B. Zooplankton, so kann der Fraßdruck auf Algen vermindert werden.

- Bakterien: Freigesetzte aktive Verbindungen unterliegen einem mikrobiellen Abbau und können dadurch ihre Wirksamkeit auf Algen verlieren.

Komplexe Rückkopplungsmechanismen führen zu alternierenden stabilen Zuständen in flachen, eutrophen Seen, daran beteiligt ist mit Sicherheit auch Allelopathie, auch wenn der Nachweis *in situ* schwer zu führen ist. Bemerkenswert ist, dass die Dominanz entweder von Algen oder von Pflanzen nicht primär vom Nährstoffgehalt abhängig ist, soweit bestimmte Grenzwerte nicht unter- oder überschritten werden.

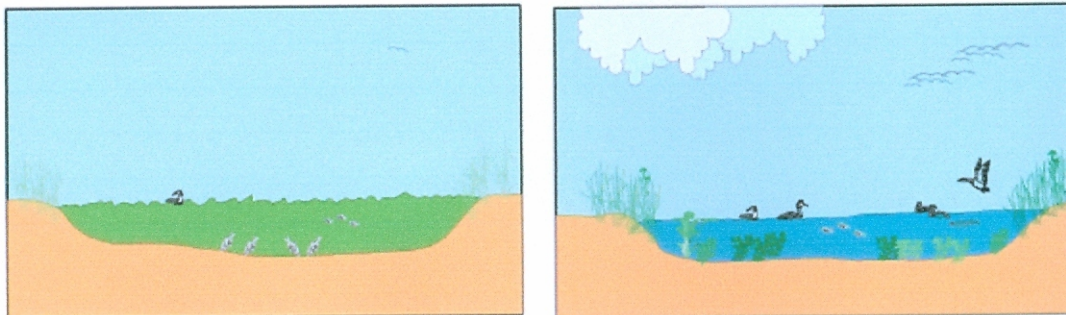


Abb. 3: Mögliche alternierende Zustände von Flachgewässern: Algenblüten oder vielfältige Wasserpflanzen.

© Marten Scheffer, Wageningen, NL; Antrittsvorlesung 1999

6. WELCHE ROLLE KANN ALLELOPATHIE IN NATURNAHEN BADEGEWÄSSERN SPIELEN?

Wenn sich in naturnahen Badegewässern, oder zumindest Teilen dieser Gewässer, bestimmte (Unter-)Wasserpflanzen ansiedeln und dauerhaft große Bestände bilden (Deckungsgrad x Wuchshöhe), ist kaum mit einer massiven Algenentwicklung zu rechnen. Die Pflanzen tragen sowohl durch die Ausscheidung hemmender Substanzen (Allelopathie), aber auch durch Konkurrenz um Nährstoffe und als Refugium für Algenfressendes Zooplankton zu hohen Sichttiefen bei. Abhängig von der ursprünglichen Bepflanzung, verwendetem Sediment und möglichem Einbringen von Verbreistungsstadien von Wasserpflanzen durch Menschen oder Tiere kann insbesondere in den ersten Jahren ein sehr dynamischer Prozess der Pflanzenentwicklung zeigen. Gezielte Förderung aber auch Kontrolle (Mä-



hen) von Pflanzen sollte immer den Erhalt einer ausreichenden Pflanzendichte und bestimmter Arten mit beachten. Wasseraustauschzeiten sollten so geregelt sein, dass sich Phytoplankton wenig entwickeln kann aber auch die aktiven Substanzen nicht zu schnell ausgewaschen werden. Zudem sollte der Fischbestand kontrolliert werden, damit sich Zooplankton positiv entwickeln kann.

Auch wenn es wünschenswert scheint, ist es unrealistisch, dass allelopathisch aktive Stoffe von Wasserpflanzen großtechnisch hergestellt und dann zur Anwendung in Gewässern mit Algenproblemen eingesetzt werden können. Dagegen sprechen nicht nur die dann mögliche Toxizität auch gegenüber Nicht-Zielorganismen sondern auch weitere ökologische Aspekte. Um eine umfassende Wirkung zu erzielen, ist eine kontinuierliche Exposition der Zielorganismen nötig, die dem (mikrobiellen) Abbau der Substanzen entgegenwirkt. Dies kann nach jetzigem Stand nur durch ausreichend große Bereiche allelopathisch aktiver Wasserpflanzen erreicht werden. Viele aktiven Arten wie z. B. Tausendblattgewächse (*Myriophyllum* spp.), Hornkraut (*Ceratophyllum* spp.) und Wasserpest (*Elodea* spp.) können jedoch durch ihren hohen Wuchs und eine starke Vermehrung zu Problemen führen. Wünschenswert wären Rasen aus Armleuchteralgen (*Chara* spp.), die zudem das Sediment befestigen und einen Einfluss auf die Phosphatverfügbarkeit von frei schwebenden Algen haben.

Klares Wasser ohne Algenmassenentwicklungen ist immer ein Resultat vielschichtiger Prozesse, an denen sowohl die belebte als auch unbelebte Umwelt beteiligt sind. Unterwasserpflanzen tragen entscheidend zu klarem Wasser bei und puffern auch leichte Schwankungen des Systems. Allelopathie ist dabei als faszinierendes und in gewisser Weise ‚unergründliches‘ Phänomen mit beteiligt.