

D1601

Makrozoobenthos-Einfluß und mikrobielle Kaltadaptation -

**Schlüsselfaktoren für die Effizienz
biochemischer Umsetzungen des
Kohlenstoffs in marinen Sedimenten**



**Als Habilitationsschrift
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen
Fakultät der Christian-Albrechts-Universität
zu Kiel**

vorgelegt von

Wolfgang Reichardt

Kiel 1987

Vorbemerkung

Der überwiegende Teil des Inhalts dieser als Habilitationsschrift eingereichten Arbeit ist bereits veröffentlicht oder im Druck. Die auf der nächsten Seiten aufgeführten Einzelarbeiten habe ich als Appendix zu einem "Quellen"-Band zusammengefaßt. Der Grundstein zu den Arbeiten # 1-4 wurde noch während meines ersten Forschungsaufenthalts in den USA gelegt.

Erklärung über den von mir geleisteten Anteil an den im Appendix aufgeführten Veröffentlichungen:

Von den mit den Ziffern 1 bis 15 durchnummerierten Arbeiten im Appendix betreffen die Ziffern 7 bis 15 unter Berücksichtigung der "Acknowledgements" zu 100 % meine Eigenleistung. An den Arbeiten mit den Ziffern 1 bis 6 haben meine Coautoren die folgenden Anteile:

1 bis 3: Der Zweitautor hat die Arbeiten teilweise finanziell unterstützt und sich an der kritischen Überarbeitung meiner Manuskripte beteiligt.

4: Der Zweitautor hat 3/4 der Computer-Arbeiten durchgeführt; der Drittautor hat die Arbeit finanziert und die kritische Durchsicht meines Manuskripts übernommen.

#5: Der Erstautor hat 2/3 der experimentellen Freilandarbeiten durchgeführt und das Manuskript verfaßt; der Drittautor hat das Zustandekommen der Arbeit durch logistische Hilfeleistungen ermöglicht.

#6: Der Zweitautor hat 1/3 der experimentellen, im Schichtwechsel oder gemeinsam erledigten Arbeiten durchgeführt.

W.Reichardt

Liste der Einzelpublikationen im Appendix Colloques 3, 413-425

1. Reichardt, W. & R.Y. Morita (1982a), Temperature characteristics of psychrotrophic and psychrophilic bacteria. *J. Gen. Microbiol.* 128, 565-568 from Kiel Bay. *Ophelia* 25, 369-384
2. Reichardt, W. & R.Y. Morita (1982b), Survival stages of a psychrotrophic Cytophaga johnsonae strain. of enzymatic Can. *J. Microbiol.* 28, 841-850 marine sediments by using dye release techniques. *Arch. Hydrobiol. Advances in Limnology*
3. Reichardt, W. & R.Y. Morita (1982c), Influence of temperature adaptation on glucose metabolism in a psychrotrophic strain of Cytophaga johnsonae. fixation in *Appl. Environ. Microbiol.* 44, 1282-1288 for benthic energy flow concepts. *Proceedings 21. European Marine Biology*
4. Reichardt, W., B. Gunn, & R.R. Colwell (1983), Ecology and taxonomy of chitinoclastic Cytophaga and related chitin-degrading bacteria isolated from an estuary. *Microb. Ecol.* 9, 273-294 ment of biopolymer degrading psychrophilic bacteria. *Microb. Ecol.* 11 (in press)
5. Dieckmann, G., W. Reichardt, & K. Zielinski (1985), Growth and production of the seaweed Himantothallus grandifolius at King George Island. In: W.R. Siegfried, P.R. Condy & R.M. Laws (eds.): *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 104-108 (1987a). Differential temperature effects on the efficiency of carbon pathways in Antarctic
6. Reichardt, W. & G. Dieckmann (1985), Kinetics and trophic role of bacterial degradation of macroalgae in Antarctic coastal waters. In: W.R. Siegfried, P.R. Condy, & R. M. Laws (eds.): *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 115-122
7. Reichardt, W. (1986a), Polychaete tube walls as zoned microhabitats for marine bacteria. *Proceedings 2. Symposium*

of Marine Bacteriology. IFREMER, Actes Colloques 3, 415-425

8. Reichardt, W. (1986b), Enzymatic potential for decomposition of detrital biopolymers from Kiel Bay. *Ophelia* 26, 369-384

9. Reichardt, W. (1987a), Measurement of enzymatic solubilization of P.O.M. in marine sediments by using dye release techniques. *Arch. Hydrobiol. Advances in Limnology* (in press)

10. Reichardt, W. (1987b), Carbon dioxide dark fixation in marine sediments and its implications for benthic energy flow concepts. *Proceedings 21. European Marine Biology Symposium 1986* (in press)

11. Reichardt, W. (1987c), Impact of the Antarctic benthic fauna on the enrichment of biopolymer degrading psychrophilic bacteria. *Microb. Ecol.* 15 (in press)

12. Reichardt, W. (1987d), Burial of Antarctic macroalgal debris in bioturbated deep-sea sediments. *Deep-Sea Res.* (in press)

13. Reichardt, W. (1987e), Differential temperature effects on the efficiency of carbon pathways in Antarctic marine benthos. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 40, 127-135

14. Reichardt, W. (1987f), Microbiological aspects of bioturbation. *Proceedings 22. European Marine Biology Symposium (1987)* - (in press)

15. Reichardt, W. (1987g), Impact of bioturbation by Arenicola marina on microbiological parameters in intertidal sediments. (eingereichtes Manuskript)

Danksagungen

Eine Einladung, als Gastforscher in der Abteilung für Marine Mikrobiologie des Instituts für Meereskunde an der CAU tätig zu werden, gab mir die Gelegenheit, nach einem längeren Überseeaufenthalt in die alte Heimat zurückzukehren. Ich danke Herrn Prof.Dr.G.Rheinheimer und Herrn Dr.L.-A.Meyer-Reil für diese Möglichkeit, mich hier mit einem neuen Fachgebiet in einer sehr angenehmen Arbeitsatmosphäre vertraut machen zu können.

Ganz besonderen Dank schulde ich Herrn Prof.Dr.S.Gerlach, der mich anschließend in die meeresbotanische Abteilung des Instituts übernahm, um der hier angesiedelten Benthosökologie eine biogeochemisch-mikrobiologische Komponente anzufügen. Ihm verdanke ich zahlreiche Anregungen für neue Forschungs-Ansätze, Einsichten in die Notwendigkeit und den Reiz interdisziplinären Arbeitens sowie die Durchsicht eines Manuskripts dieser Arbeit.

Meinen amerikanischen Fachkollegen Prof.Dr. R.R.Colwell, Prof. Dr. R.Y.Morita, und Prof. Dr. D.C.White und ihren Mitarbeitern danke ich herzlich für die kollegiale Aufnahme in ihren Laboratorien.

Frau A.Scheltz danke ich für gewissenhafte technische Assistenz im Rahmen eines DFG-Forschungsprojekts.

Herrn U. Rabsch danke ich für hilfreiche Unterstützung meiner Arbeiten im Isotopenlabor des Instituts. Frau H.Beumelburg gebührt Dank für jahrelange Unterstützung bei Schreib- und Organisationsaufgaben.

Zahlreichen, ungenannten Institutsangehörigen und Besatzungen der Forschungs-Schiffe und Stationen sei auf diesem Wege ebenfalls für tatkräftige Unterstützung gedankt.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1.4. EINLEITUNG S II. NITROGENFIXIERENDER (INTRAZELLULÄRER) ABBAU UND	8
2. UNTERSUCHUNGSOBJEKTE UND METHODEN	12
3.4.1 Temperaturabhängigkeit des	
2.1 Untersuchungsobjekte als	12
2.2.2 Untersuchungsmethoden in einem	15
psychrotrophen "Sedimentbakterium"	75
3.4.3 ERGEBNISSE UND DISKUSSION: xynogenen	25
"Sediment-Bakterium"	77
3.1.4 BAKTERIEN IM BENTHISCHEN NAHRUNGSNETZ	25
3.1.1 Makrophyten-Detritus als Anreicherungs- Substrat	25
3.1.2 Bakterien-Anreicherung durch detritovoren Nahrungsumsatz	29
3.1.3 Mutualistische Symbiosen als Extremfälle	34
3.1.4 Epizoische Aufwuchsbakterien	37
3.1.5 Mikrobielle Anreicherung in bioturbaten	86
3.5.3 Strukturen (Wurmrohren) in	41
litoralsedimenten	90
3.2.4 VERSUCH EINER TYPISIERUNG VON	93
3.5.3 BENTHOS-BAKTERIEN	50
3.2.1 Aufstellung von Kriterien	50
3.2.2 Sedimente als Lebensraum gleitender Bakterien	53
5.2.2 SIBIRISCHES LITRARIUM	108
3.3. KATABOLISMUS I. EXTRAZELLULÄRER ABBAU VON DETRITUS-PARTIKELN (POM) IM BIOTURBATEN SEDIMENT	58
3.3.1 Nachweismöglichkeiten des enzymatischen Abbaupotentials	59
3.3.2 Einfluß verschiedener Milieufaktoren in bioturbaten Sedimenten	63
3.3.3 Temperaturfaktor: Kaltadaptation	65

"There is more to life than being fit, and there is more to ecological productivity than prey biomass" (Seite 1984a)

3.4.	KATABOLISMUS II. MIKROHETEROTROPHER (INTRAZELLULÄRER) ABBAU UND MINERALISIERUNG VON DOM	69
3.4.1	Temperaturabhängigkeit des heterotrophen Potentials	71
3.4.2	Temperaturcharakteristik eines mesimer Sedimente lebender psychrotrophen "Sedimentbakteriums" die zu einer	75
3.4.3	Überlebensstrategien eines zymogenen Meeresboden gelangt "Sediment-Bakteriums"	77
3.4.4	Einfluß der Infauna (Bioturbation) - diese	78
3.4.5	"Kurzgeschlossener" Kreislauf des CO ₂ (Gray 1981; Rhoads, 1974; Reize, 1985); Wohnraum- und Röhren-	80
3.5.	ANABOLISMUS: CO ₂ -DUNKELASSIMILATION (bezt sich die Frage, IM BENTHOS von Rückkopplungseffekte mit der)	81
3.5.1	Stoffwechselwege und Freilandmethoden In einige	82
3.5.2	CO ₂ -Fixierung in aphotischen, alle (mikrobielle) Meeresbioturbaten Sedimenten Umfeld der Benthostier	86
3.5.3	CO ₂ -Dunkelfixierung in euphotischen Litoralsedimenten (Leck, 1978). Die Rolle von	90
3.5.4	Ökologische Wertungen tier-fressender Makrofauna	93
3.5.5	Ein "semantisches" Problem Untersuchungen (z.B. Sewell, 1963; Fendler, 1978; Hanson, 1981; Tanore et al., 1984; Smith et al., 1985).	99
4.	ZUSAMMENFASSUNG	99
5.	ZITIERTE LITERATUR der Infauna auf mikrobielle	108

"There is more to life than being fit, and there is more to ecological productivity than prey biomass" (Rich, 1984a) mit mikrobiellen oder enzymatischen Stoffumsetzungen bzw. Aktivitäten in Einklang zu bringen (Allen, 1982).

1. EINLEITUNG

Die "Detritus-fressende" Makrofauna mariner Sedimente lebt von partikulärer organischer Substanz, die zu einem großen Teil erst durch Sedimentation auf den Meeresboden gelangt ist. Die Produktionsbiologische und sedimentologische Konsequenzen (Bioturbation) dieser Lebensweise werden gegenwärtig intensiv erforscht (Gray, 1981, Rhoads, 1974, Reise, 1985). Wohnung- und Röhrenbauende Infauna ist ortsgebunden. Daher erhebt sich die Frage, wie weit es Rückkopplungseffekte mit dem umgebenden, Nahrung liefernden Sediment gibt. In einigen Fällen ist bekannt, daß sich potentielle (mikrobielle) Nahrungslieferanten im näheren Umfeld der Benthostiere anreichern, was als "gardening" bezeichnet wird (Hylleberg, 1975, Gerlach, 1978). Die Rolle von Bakterien in der Nahrung Detritus-fressender Makrofauna ist bereits Gegenstand zahlreicher Untersuchungen (z.B. Newell, 1965, Fenchel, 1970, Hanson, 1982, Tenore et al., 1984, Levinton et al., 1984, Smith et al., 1985). Dagegen sind Wirkungen der Infauna auf mikrobiell gesteuerte benthische Stoffkreisläufe, die produktionsbiologische Aspekte nur indirekt berühren, bisher wenig erforscht (Aller & Yingst, 1978, Yingst & Rhoads, 1980). Zwar befaßt sich die in geologischen Disziplinen angesiedelte Geochemie eingehend mit Stoffumsetzungen im Sediment. Doch bleiben hierbei molekularbiologische Aspekte wie biokatalytische Regulationsmechanismen meist unbeachtet. Nur selten wird einmal der Versuch unternom-

men, geochemische, auf Konzentrationsmessungen und mathematischen Diffusionsmodellen beruhende Nährstoff-"Flüsse" mit mikrobiellen oder enzymatischen Stoffumsatzraten bzw. Aktivitäten in Einklang zu bringen (Billen, 1982).

Mikrobiologische und enzymatische Analysen können biokatalytische Reaktionspotentiale erfassen. Diese gestatten einen Einblick in biochemische Regulationsmechanismen und vermögen damit auch kausalanalytisch begründete Prognosemaßstäbe zu setzen. Insofern kann die mikrobiologisch-biokatalytische Analyse im Sediment eine Brücke zwischen rein produktionsbiologisch und rein geochemisch orientierten Forschungsschwerpunkten schlagen. Aufgrund dieser Brückenfunktion verspricht die molekularbiologische Betrachtungsweise auch systemökologisch eine neue Dimension zu erschließen.

In der vorliegenden Arbeit soll der Frage nachgegangen werden, welchen Einfluß Detritus-Nahrungsketten und Sediment-fressende sessile Infauna auf mikrobiell-biochemische Umsetzungen des Kohlenstoffs haben. Mit einer ähnlichen Fragestellung im terrestrischen Bereich haben sich schon vor mehr als einem Jahrhundert der vielzitierte C. Darwin (1881), und noch einige Jahre davor bereits der Genius loci, V. Hensen aus Kiel (1877), beschäftigt.

Einer Besonderheit des Meeresbodens galt es bei dieser Fragestellung vor allem Rechnung zu tragen: Mehr als 90 Prozent des Meeresbodens sind permanent kälter als 5°C (Kinne, 1970). Das könnte eine erhebliche Verlangsamung der Abbauprozesse auf dem Meeresboden bedeuten (z.B. Jannasch et al., 1971). Schon vor einiger Zeit haben Vermutungen über eine Temperaturlimitierung des

Kohlenstoffabbau in kälteren Meeresgebieten eine heftige Diskussion über die Bedeutung des Exports organischer Substanz aus polaren Überschußgebieten ausgelöst (Sorokin, 1971, Banse, 1974). Ferner ist die Hypothese aufgestellt worden, daß gerade der (extrazellulär-enzymatische) Abbau partikulärer organischer Substanz, also der dem Benthos durch Sedimentation und horizontale Advektion zugeführten Energieform, primär Temperatur-kontrolliert verläuft. Dagegen soll beim Abbau gelöster Kohlenstoffverbindungen der Temperatureinfluß hinter anderen Milieufaktoren zurücktreten (Godshalk & Wetzel, 1977).

Andererseits dürfte gerade beim enzymatischen Abbau organischer Partikel dem mechanischen und biochemischen "Aufschluß" durch Makrozoobenthos eine entscheidende Rolle zufallen (Sieburth & Dietz, 1974). Demnach müßte man den Einflußgrößen "Makrozoobenthos" und "tiefe Temperatur" entgegengesetzte Wirkungen auf den Umsatz partikulären Kohlenstoffs beimessen.

Extremwirkungen dieser beiden Parameter waren in einem durch hohe Makrofauna-Abundanz gekennzeichneten Untersuchungsgebiet im Antarktischen Ozean (NW Weddell-See, Bransfield-Straße) zu erwarten. Vergleichsmöglichkeiten lieferten weniger produktive Sedimente aus der Norwegischen See. Vergleichende Einzeluntersuchungen, die einen hohen Aufwand an Parallelproben erforderten, wurden in Litoral- und Sublitoral-Sedimenten der Nord- und Ostsee (Kieler Bucht) durchgeführt. Mikrobiologische und biochemische Meßgrößen sollten exemplarisch die wichtigsten Teilprozesse katabolischer und anabolischer Kohlenstoff-Umsetzungen im "bioturbaten", Makrofauna-beeinflußten Sediment erfassen. Sie sollten damit auch einen Einblick in den benthischen Energiefluß gewähren, der nach einer Hypothese von Höpner-Petersen (1984) in

hohen geographischen Breiten eine besondere Qualität besitzt.

Zunächst erhebt sich die Frage nach bakteriellen Anreicherungsprozessen im Gefolge einer detritovoren Infauna. Dabei ist stets zu berücksichtigen, daß "Detritus" (Definitionen in Abschnitt 3.1.1) nicht nur die Nahrungsgrundlage dieser Benthostiere, sondern auch das natürliche Anreicherungssubstrat für bakterielle Destruenten schlechthin darstellt. Am Beispiel von Detritusnahrungsketten auf Makroalgenbasis soll daher der Aspekt mikrobieller "Konditionierung" (White et al., 1979) von potentieller Detritus-Nahrung erörtert werden. Zum Nachweis Zoobenthos-induzierter Bakterien-Anreicherungen dienten kleinskalige Analysen der Körperoberfläche von Detritus-Fressern sowie ihrer Wohngangwandungen im Vergleich zum unmittelbar umgebenden, Bioturbations-freien Sediment. Wegen bekannter Unzulänglichkeiten herkömmlicher mikrobiologischer Analysemethoden in Sedimenten wurde ein besonderes Gewicht auf die Analyse chemischer Biomasse-Marker gelegt.

Mikrobiologisch-enzymatische Aktivitätsmessungen erfolgten im wesentlichen auf drei Ebenen:

1. für Primär-Reaktionen des extrazellulär-enzymatischen Abbaus organischer Partikel, also der Umsetzung von partikulärer zu gelöster organischer Substanz;
2. für die nachgeordneten Stufen der Inkorporation und Mineralisierung gelöster (niedermolekularer) "Modellsubstrate" wie Glucose und Acetat zu CO_2 ; sowie
3. für die entgegengesetzten Prozesse der CO_2 -Fixierung (vor allem durch fakultativ und obligat chemolithoautotrophe Bakterien). Damit waren die wesentlichen Bakterien-Funktionen in aquatischen

Nahrungsketten repräsentiert (Ehrlich, 1986).

Während mikrobiologische Aspekte bei der Formulierung systemökologischer Grundlagen bisher wenig berücksichtigt wurden (Reichardt, 1978), hat die mikrobiologische Analytik auch der Sedimente in der letzten Zeit eine stürmische Entwicklung erfahren. Im Gegensatz zu den für Ökosystemtheorien bisher maßgeblichen Eukaryonten besitzen Prokaryonten eine große physiologische Mannigfaltigkeit. Deshalb erhebt sich oft die Frage nach dem ökologischen Stellenwert bestimmter mikrobiologischer Meßparameter. Ein Beispiel hierfür ist die ökologische Wertung der chemolithoautotrophen CO₂-Fixierung. Wassertiefe erhalten. (Abb. 2.1.-2). Hierzu gab eine Reihe des Forschungsschiffs "Poseidon" während Schließlich stehen viele Methoden der mikrobiologischen Sedimentanalyse noch in der Bewährungsprobe. Daher ist es auch in diesen Untersuchungen unvermeidlich, der Erörterung methodischer Fragen mehr Aufmerksamkeit zu widmen, als dieses in anderen Sparten der Biologischen Meereskunde üblich wäre.

Untersuchungsserien wurden bestimmte Probenstationen im Flachwasser in ca. 1-3-wöchigen Abständen vom Herbst bis zum Frühjahr mit kleineren Forschungsschiffen angefahren.

2. UNTERSUCHUNGSOBJEKTE UND METHODEN

Für bakteriologische Bestimmungen und Isolierungen dienten Wasser- und Sedimentproben, die mit Hilfe eines

2.1 UNTERSUCHUNGSOBJEKTE

von Backengreifern aus der oberen Chesapeake Bay (Annapolis-Baltimore) entnommen wurden (Reichardt et al., 1981).

A) Polare Meeresgebiete

Antarktische Makroalgen für Wachstumsmessungen und Versuche mit künstlich hergestelltem Detritus wurden im Litoralbereich der King George Insel vor der Antarktischen Station "H.Arctowski" geerntet (Dieckmann et al., 1985,

Reichardt & Dieckmann, 1985).

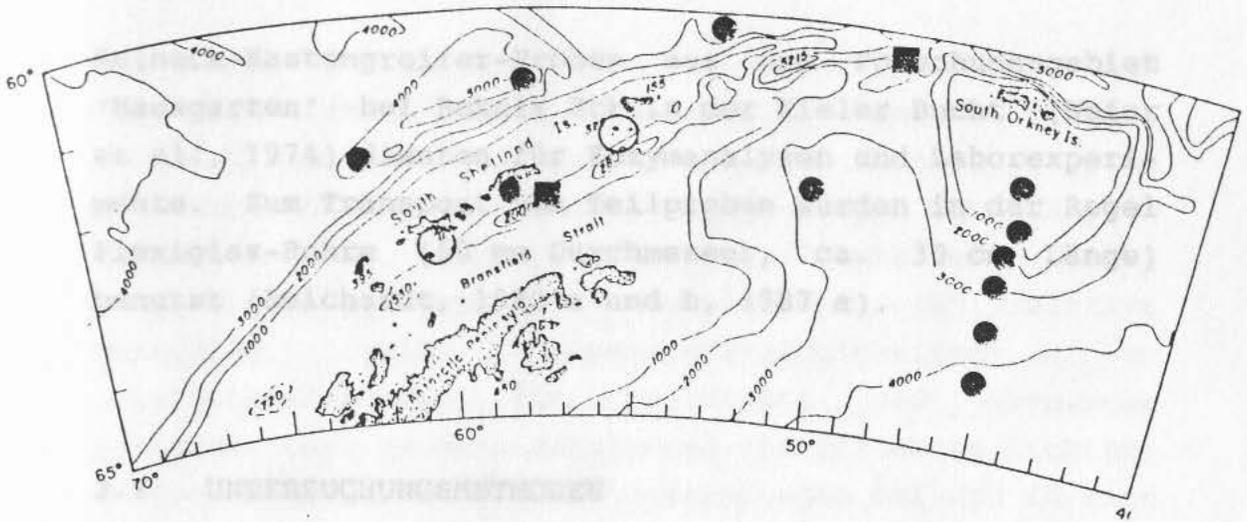
Großkastengreifer-Proben (0.25 m²) antarktischer Sedimente stammten aus Meerestiefen von 70 bis 4420 m im Bereich der nordwestlichen Weddell-See und der Bransfield-Straße (Abb.2.1.-1). Die Probenentnahmen erfolgten an Bord des Forschungsschiffs "Polarstern" während zwei aufeinander folgender Südsommer (25.11.-23.12.1983 und 18.11.-4.12.1984; Fütterer, 1984; Hempel, 1985).

Auf die gleiche Weise wurden Proben aphotischer Sedimente des Vöring-Plateaus (Norwegische See) aus 480 bis 1960 m Wassertiefe erhalten. (Abb. 2.1.-2). Hierzu gab eine Reise des Forschungsschiffs "Poseidon" während des Nordsummers (20.7.-28.7.1985) Gelegenheit (Gerlach, 1987).

B) Küstennahe Meeresgebiete der gemäßigten Klimazone

Im Rahmen längerer Untersuchungsreihen wurden bestimmte Probenstationen im Flachwasser in ca. 1-3-wöchigen Abständen vom Herbst bis zum Frühjahr mit kleineren Forschungsschiffen angelaufen.

Für bakteriologische Bestimmungen und Isolierungen dienten Wasser- und Sedimentproben, die mit Hilfe eines Niskin-Schöpfers bzw. eines Backengreifers aus der oberen Chesapeake Bay (Annapolis-Baltimore) entnommen wurden (Reichardt et al., 1983).



2. Aufteilung und Verbearbeitung der Sedimentproben zur Analyse

Die Sedimente wurde in der Regel unmittelbar nach der Entnahme von Teilproben (Flexigiarohre oder hitzesterilisierte Metallsteckkästen) bei der in situ herrschenden Temperatur und unter aseptischen Bedingungen weiter verarbeitet. In den Polargebietes stand ein auf 0 °C gekühlter Labor-Container (Antarktis) oder ein entsprechend eingestellter Klimachrank zur Verfügung.

Poseidon 119, 16.7. - 1.8.1985

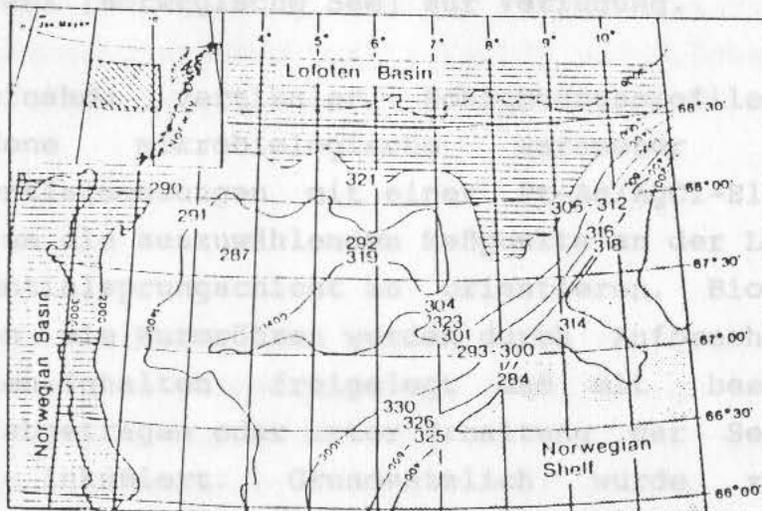


Abb. 2.1.2 Kastengreiferstationen auf dem Vöring-Plateau. Aus: Cerlach et al. (1987)

Reineck-Kastengreifer-Proben aus dem Forschungsgebiet "Hausgarten" bei Boknis Eck in der Kieler Bucht (Wefer et al., 1974) dienten für Enzymanalysen und Laborexperimente. Zum Transport von Teilproben wurden in der Regel Plexiglas-Rohre (60 mm Durchmesser, ca. 30 cm Länge) benutzt (Reichardt, 1986 a und b, 1987 a).

für relative Messungen (wie Temperaturabhängigkeiten), um Extraktionsmethoden für Enzymtests und chemische Parameter oder um eine Bestimmung von Bakterien-Dichten.

2.2 UNTERSUCHUNGSMETHODEN

1. Aufteilung und Vorbereitung der Sedimentproben zur Analyse

Parallelproben zur Bestimmung von Wassergehalt, Glühverlust und Feuchte sowie für organisch-chemische Analysen wurden oft bei -30°C

Die Sedimente wurde in der Regel unmittelbar nach der Entnahme von Teilproben (Plexiglasrohre oder hitzesterilisierte Metallstechkästen) bei der in situ herrschenden Temperatur und unter aseptischen Bedingungen weiter verarbeitet. In den Polargebieten stand ein auf 0°C gekühlter Labor-Container (Antarktis) oder mindestens ein entsprechend eingestellter Klimaschrank (Norwegische See) zur Verfügung.

Der Aufnahme vertikaler Schichtungsprofile für verschiedene mikrobiologische Parameter gingen Redoxpotentialmessungen mit einer Pt-Ag/AgCl-Elektrode voraus, um die auszuwählenden Meßpunkte an der Lage der Redoxpotentialsprungschicht zu orientieren. Bioturbate Strukturen wie Wurmröhren wurden durch Aufbrechen von Stechkasten-Inhalten freigelegt und mit besonderen Spateln abgetragen oder unter Erhaltung der Sediment-Struktur inkubiert. Grundsätzlich wurde zwischen Struktur-erhaltenden und Struktur-zerstörenden Analysen unterschieden: In die erste Gruppe fiel die Inkubation von Sedimentkern-Abschnitten mit Radioisotopen-

markierten Substraten, die injiziert wurden. Zur Injektion dienten bis zu 5 cm lange Kleinkerne, die mit 5 cm³-Einmal-Spritzen gezogen und mit Lamellen-Stopfen verschlossen wurden. Bei der zweiten Gruppe von Analysen handelte es sich um die Inkubation einer Sedimentaufschwemmung mit Radioisotopen für relative Messungen (wie Temperaturabhängigkeiten), um Extraktionsmethoden für Enzymtests und chemische Parameter oder um eine Bestimmung von Bakterien-Dichten. In der Regel wurden Dreifachbestimmungen bei den in situ herrschenden Temperaturen durchgeführt. Mikrobiologische oder enzymatische Analysen wurden unverzüglich nach der Proben-Entnahme angesetzt. Parallelproben zur Bestimmung von Wassergehalt, Glühverlust und Korngröße sowie für organisch-chemische Analysen wurden oft bei -30 °C eingefroren und anschließend lyophilisiert. Proben zur fluoreszenzmikroskopischen Direktzählung von Bakterien (0.1 cm³) wurden zunächst in 4% Formaldehyd fixiert.

Allgemein Benthos-ökologische Methoden wie Gewichts- und Korngrößen-Analysen sowie Makrofauna-Untersuchungen orientierten sich an Holme & Mc Intyre (1984). Bei der taxonomischen Bestimmung einiger Makrofauna-Exemplare haben dankenswerterweise Drs. L.Schulz und M.Schweimanns aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel geholfen.

2. Analytik

A) Eine *Direktzählung* von Bakterien (als epiphytischer Aufwuchs oder in Sedimentproben) erfolgte unter einem Auflicht-Fluoreszenzmikroskop an Acridinorange-gefärbten Präparaten (Zimmermann & Meyer-Reil, 1974, Weise & Rheinheimer, 1979; Reichardt & Dieckmann, 1985, Reichardt, 1987 g).

B) Für verschiedene physiologisch definierte Bakteriengruppen wurden *Keimzahl-Bestimmungen* auf Agarplatten ("colony forming units: CFU") im Spatelverfahren oder in flüssigen Anreicherungsmedien ("most probable number: MPN") durchgeführt (Reichardt, 1978). Gewöhnlich wurden 0.1 cm³ Sedimentprobe in einer abgesägten 1.0 cm³-Einmalspritze in 10 ml sterilem künstlichem Seewasser 2 mal 15 s unter Eiskühlung mit einem hochtourigen Ultraturrax-Handmixstab dispergiert, um als Anfangsstufe einer Verdünnungsreihe (in Zehnerschritten) zu dienen. Epizoische Bakterien wurden mit einer Agar-Abdrucktechnik von vorher gehälterten und mehrfach mit sterilem Seewasser gespülten Makroinvertebraten isoliert (Reichardt, 1987c).

Selektive Anreicherungsmedien wurden zum Nachweis der folgenden Bakteriengruppen eingesetzt: Fe-Reduzierer, Mn-Oxydierer, Thiosulfat-Oxydierer, Ammonium-Nitrifizierer, Desulfurizierer (Desulfovibrio); proteolytische (Gelatine-abbauende), Cellulose-abbauende, Chitin-abbauende und Agar-abbauende Bakterien (Reichardt, 1978; 1986a, 1987c). Die Salzkonzentration dieser Medien war auf die Salinität der untersuchten Sedimente abgestimmt und betrug maximal 25 ‰ (siehe Reichardt et al., 1983). Inkubiert wurde bis zu sechs Wochen bei 18°C unter aeroben und (teilweise) anaeroben Bedingungen (Ar-Atmosphäre). Psychrophile und psychrotrophe Bakterien wurden bei 0 °C inkubiert (Reichardt, 1987c).

C) In einer *numerisch-taxonomischen Analyse* Chitin-abbauender Bakterien orientierte sich die Auswahl physiologischer Merkmalskriterien über rein taxonomische Erfordernisse hinaus auch an ökologischen Maßstäben wie Salztoleranz, Temperatur- und pH-Spannen des Wachstums sowie Abhängigkeit des Chitin-Abbaus von einer organischen N-Quelle. Zur Computer-Auswertung wurden

zwei verschiedene Ähnlichkeitsindices (S_M und S_J) herangezogen (Reichardt et al., 1983).

D) *Phospholipid-Fettsäuren-Biomarker:*

Extraktion und Analytik folgten den von White et al. (1979a), Bobbie & White (1980), Guckert et al. (1985) und Kerger et al. (1986) beschriebenen Methoden.

20 mg Zellen oder 1-10 g lyophilisiertes Sediment wurden in 50 mM Phosphat-Puffer, pH 7.4, suspendiert und in Scheidetrichtern einer zweiphasigen Lipid-Extraktion nach *Bligh & Dyer* unterworfen (1.Phase: ca. 12 h, 2.Phase: 2-24 h). Nach Trocknung der Chloroform-Phase im Rotationsverdampfer wurde die extrahierte Lipid-Fraktion in 0.1 ml Chloroform aufgenommen und einer Kieselsäure-Säulenchromatographie unterworfen (Unisil, 100-200 mesh). Elution mit Chloroform, Aceton und Methanol lieferte die Fraktionen der Neutralfette, der Glycolipide und der Phospholipide. Diese wurden nach Trocknung im Stickstoffstrom bei -20°C aufbewahrt.

Zur Methylierung der in den Phospholipiden gebundenen Fettsäuren wurde eine milde alkalische Methanolyse durchgeführt (White et al., 1979). Dazu wurde die Phospholipid-Fraktion in 1 ml Methanol:Toluol (1:1, v:v) und 1 ml 0.2 N KOH in Methanol gelöst, 15 min bei 37°C inkubiert und mit 1 M Essigsäure auf pH 6.0 gebracht. Nach 5 min intensiven Schütteln mit je 2 ml Chloroform und aqua dest. sowie Zentrifugation konnten die Phospholipid-Fettsäure-Methylester und nicht verseifbaren Glycerophosphate in der organischen Phase von den (aus Diacyl-Phospholipiden gebildeten) Glycerophosphaten in der Wasserphase abgetrennt werden. Die Fettsäuremethylester wurden in drei Extraktionsgängen in der Chloroformphase gesammelt und anschließend unter Stickstoff getrocknet. Die Wasserphase wurde für Diacyl-Bestimmun-



gen aufbewahrt.

Vor der gaschromatographischen Analyse wurden die Fettsäuremethylester und die Hydroxy-Fettsäuremethylester dünn-schichtchromatographisch gereinigt. Hierzu dienten Whatman K6-(250 μ m)-Silicagel-Platten mit n-Hexan:Diäthyläther als Laufmittel. Die Fronten der Fettsäure-Methylester (FAME, RF 0.55-0.65) und der Hydroxy-fettsäure-Methylester (OH-FAME, RF 0.30-0.36) wurden mit 0.01% wäßriger Rhodamin-Lösung unter UV-Licht sichtbar gemacht, quantitativ von der Glasunterlage in präparierte Pasteurpipetten überführt und hierin mit Chloroform (FAME) oder 1:1-Chloroform:Methanol (OH-FAME) eluiert. Die unter Stickstoff getrockneten Eluate dienten zur Einspritzung in den Gaschromatographen.

Die gaschromatographische Quantifizierung der Fettsäure-Methylester erfolgte mit einem "Varian 3700"-Kapillargaschromatographen mit FID-Detektor (und Autosampler) durch Vergleich mit einem internen Standard (19:0)-Bobbie & White, 1980). Co-Elution in polaren und apolaren Kapillarsäulen (0.2 mm innerer Durchmesser) diente zur vorläufigen Bestätigung der Peaks. Hydroxy-Fettsäuremethylester wurden vor ihrer Injektion mit N.O-bis-(trimethylsilyl-)trifluoracetamid derivatisiert.

Zur Identifizierung der FAME mit Bestätigung ungesättigter Bindungen und Methylverzweigungen diente eine Gaschromatographie-Massenspektrometer-Kombination (GC-MS) mit einem Hewlett-Packard RTE-6/VM-Daten-System (Guckert et al., 1985). Doppelbindungen wurden nach Bildung von Dimethylsulfid-Addukten im GC-MS nachgewiesen. - Reichardt, 1987f).

E) Polyhydroxy- β -buttersäure wurde gaschromatographisch nach der Methode von Findlay & White (1983) bestimmt

(Reichardt, 1987f).

F) ATP diente als ein globaler Biomasse-Analogwert (Reichardt, 1978) und wurde enzymatisch im Luciferin-Luciferase-Test nach Extraktion der Probe mit Tris-HCl-Puffer, pH 7.7, (5 min bei 100 °C) bestimmt (Reichardt & Dieckmann, 1985).

G) Der Proteingehalt von Bakterien-Kulturen und Sedimenten wurde nach einer Modifikation der Methode von Lowry et al. (Herbert et al., 1971) bestimmt.

H) Kurz-Zeit-Inkubation von ³H-markiertem Methyl-Thymidin in DNA diente als ein Maß für Bakterien-Produktion im Sediment. Diese Bestimmung erfolgte nach Findlay et al. (1984). <Reichardt, 1987 g>.

K) Radioisotopenmarkierte Bestimmungen mit

I) Die untersuchten mikroheterotrophen Aktivitäten umfaßten Inkorporation von Glucose und (teilweise) Acetat in makromolekulare und säurestabile (pH 2.0) intrazelluläre Pools sowie die gleichzeitige Mineralisierung dieser Substrate zu CO₂ (Reichardt & Morita, 1982c).

In kleine Sedimentkern-Segmente (0.4 cm³ aus abgesägten 5 cm³-Spritzen) wurden Mikromengen (5 µl) von (U)-¹⁴C-Glucose hoher spezifischer Aktivität (9.3 - 13.3 MBq/µMol) injiziert. Alternativ wurden Sedimentvolumina von 0.1 bis 0.5 cm³ mit 100 bis 500 µl (11.1 kBq) (U)-¹⁴C-Glucose (163 kBq/µMol) oder Acetat (89 kBq/µMol) in sterilem künstlichem oder membranfiltriertem Seewasser inkubiert.

Inkorporation und Mineralisierung wurden gleichzeitig während 0.5 - 2 Stunden Inkubation und gewöhnlich bei in situ-Temperaturen bestimmt. Nach dem Reaktions-Stop

mit 4% Formaldehyd und Ansäuerung mit 1 N H_2SO_4 auf pH 2.0 wurde das Sediment zweimal in 8 ml sterilem Seewasser gewaschen und abzentrifugiert (15 min, 6000 g) sowie schließlich bei 60 °C getrocknet. Der von den Mikroheterotrophen inkorporierte ^{14}C -Kohlenstoff wurde nach Umsetzung zu $^{14}CO_2$ in einem Verbrennungsautomaten und nachfolgender Messung im Flüssigkeitsszintillationszähler ermittelt. Der während der Inkubation zu CO_2 mineralisierte Kohlenstoffanteil wurde in Phenyläthylamin-getränktem Filterpapier aufgefangen und in einer Szintillationsflüssigkeit auf Toluol-Basis gemessen. Bei der Berechnung der potentiellen Umsatzraten wurden die Meßwerte aus Formaldehyd-(4%)-vergifteten Blindansätzen subtrahiert.- Reichardt & Morita, 1982 b und c, Reichardt, 1987 b,e und g).

K) *Radiorespirometrische* Bestimmungen mit positionsmarkierten Glucose-Substraten wurden analog durchgeführt (Reichardt & Morita, 1982c, Reichardt, 1987e).

L) Um CO_2 -Dunkelfixierung unter weitgehender Erhaltung der Sediment-Feinstruktur zu erfassen, wurde $NaH^{14}CO_3$ in Klein-Kerne (bis zu 5 cm Länge, in abgesägten 5 cm^3 -Spritzen) mit Hilfe einer speziell konstruierten Injektionsvorrichtung injiziert. (Diese wurde dankenswerterweise von V. Martens, I.f.M., hergestellt). Aus einer 50 μ l-Hamilton-Spritze, die mit einem Mikroskop-Feintrieb verbunden war, wurden 5 μ l Substrat pro cm^3 Sediment abgegeben. Ferner wurden 2-3 mm dicke Oberflächen-Segmente (Mikrophytobenthos oder ausgestanzte Teile von Wurmröhrenwandungen) in den Vertiefungen von "Multiwell"-Platten inkubiert. Diese Ansätze wurden während der Inkubation mit Lamellenstopfen versiegelt. Weitere Bestimmungen, die u.a. der Temperaturabhängigkeit der CO_2 -Fixierung galten, wurden in Auf-

schwemmungen von Sedimentproben in sterilem Seewasser durchgeführt.

Sterile, alkalische Stammlösungen von $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (370 - 37000 kBq pro ml in 1.5 mM $\text{NaH}^{12}\text{CO}_3$, pH 10.2) wurden vor dem Gebrauch mit sterilem künstlichem Seewasser der Salinität der Sedimentproben angepaßt. In der Regel wurden aktivierende und inhibierende Zusätze gemeinsam mit der Substratlösung injiziert. Blind-Ansätze erhielten 4 (Volumen)% Formaldehyd (Endkonzentration).

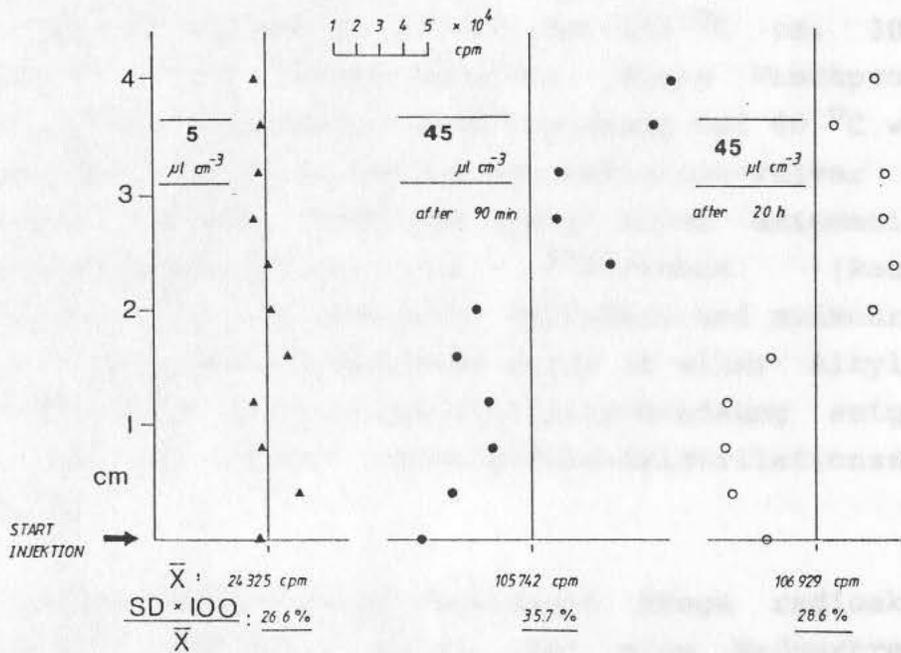


Abb. 2.1.-3

Vertikale Injektion von kleinen Sediment-Unterkernen: Verteilung des isotopen-markierten Substrats in Vertikalprofilen in Abhängigkeit von Injektionsvolumen

Die Proben waren mit Verdunkelungshütchen vor Lichteinfall geschützt und wurden 0.5 - 4 h (gewöhnlich bei der in situ herrschenden Temperatur) im Dunkeln inkubiert. Zur Hemmung der Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase-abhängigen CO_2 -Fixierung wurde Iodacetamid (IAM) in Konzentrationen bis zu 20 mM eingesetzt. Der Nitrifikationshemmer "Nitrapyrin" (2-Chlor-6-trichlor-methylpyridin) erreichte eine Endkonzentration in der Sediment-Probe von 10 mg/l. Als potentielle Aktivatoren dienten schließlich 1-40 mM $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$, S^{2-} , NH^+ , NO_2^- und Fe^{2+} .

Die Inkubation wurde durch Zugabe von Formaldehyd (Endkonzentration: 4%) und 1 N H_2SO_4 (End-pH 2.0) beendet. Das Sediment wurde dann in 10 ml sterilfiltriertem Seewasser (10 ml) bei 0-5 °C ca. 30 min geschüttelt und abzentrifugiert. Diese Waschprozedur wurde einmal wiederholt. Nach Trocknung bei 60 °C wurden ausgewogene Sediment-Mengen mit Cellulose-Pulver (etwa gleiches Volumen) vermischt und in einer automatischen Verbrennungsapparatur für ^{14}C -Proben (Packard) verbrannt. Der ursprünglich zelluläre und nunmehr als $^{14}\text{CO}_2$ vorliegende Kohlenstoff wurde in einer Alkylamin-("Carbosorb"-) haltigen Szintillations-Lösung aufgenommen und in einem Flüssigkeits-Szintillationszähler bestimmt.

Die einer Sedimentprobe zugesetzte Menge radioaktiven Substrats ($\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$) wurde über eine Naßverbrennung alkalisch gemachter Sedimentproben (NaOH) nach Ablauf der Inkubationszeit ermittelt (vgl. Abb. 2.1-3). Um CO_2 -Fixierungsraten zu erfassen, mußte die Isotopen-Verdünnung im Meß-Ansatz bekannt sein. Dazu wurde der Gesamt- $^{12}\text{CO}_2$ -Gehalt ($\Sigma^{12}\text{CO}_2$) der Probe über die Alkalinität des Porenwassers berechnet (Strickland und Parsons, 1972; Gargas, 1975).

Inkubationsintervall ermittelten CO_2 -Fixierungsraten wurden direkt auf das eingesetzte Gesamtvolumen der Sedimentprobe (cm^3) bezogen, wenn diese nur einen einzigen Verbrennungsgang erforderte. Bei der Verbrennung von Teilproben größer dimensionierter Ansätze war zunächst "g Trockengewicht" die Bezugsgröße. Eine Umrechnungsmöglichkeit auf Volumenbasis ergab sich aber stets aus dem routinemäßig mitbestimmten Wassergehalt pro cm^3 .- (Reichardt, 1986 a, 1987 b, e und g).

M) In Triton-X-100-Extrakten wurde zusätzlich die Aktivität des Enzyms Ribulose-1,5-bisphosphatcarboxylase (*Rubisco*) bestimmt (Glover & Morris, 1979, Reichardt, 1986a).

N) Enzymaktivitäten, die am Abbau von Strukturpolymeren beteiligt sind (Skleroproteasen und Polysaccharasen), wurden in Sediment-Extrakten (in Triton-X-100) mit partikulären Testsubstraten bestimmt. Diese waren mit einem Reaktivfarbstoff in kovalenter Bindung markiert. Die Aktivität "POM"-lösender Enzyme ging aus der Zunahme gelöster Farbstoff-markierter Verbindungen hervor, die nach Zentrifugation photometrisch erfaßt wurde ("dye release assay"). Menge und Korngröße des Substrats wurden standardisiert. Die Inkubation erforderte in der Regel mehr als 12 Stunden bei in situ-Temperaturen (Reichardt, 1986b, 1987a, e und g).

Weitere hydrolytische Enzyme wie alkalische Phosphatase, Sulfatase und N-Acetyl-Glucosaminidase (Chitobiase) wurden mit p-Nitrophenyl-markierten Testsubstraten bei in situ-pH-Werten photometrisch bestimmt (Reichardt 1987e-g).

O) Pigmentanalysen von Chlorophyllen und Carotinoiden erfolgten zunächst an Bord des Forschungsschiffs mit

einem Spektralphotometer, das Prof. Tilzer, Konstanz, dankenswerterweise zur Verfügung gestellt hatte. An weiteren, mit HPLC durchgeführten Analysen war J. Olie, Tallahassee, USA, maßgeblich beteiligt: Die Extraktion wurde in Methanol und Chloroform in einer Stickstoff-Atmosphäre im Halbdunkel ausgeführt. Vorgereinigte Pigmentextrakte (in Chloroform) wurden in ein "Waters"-HPLC-System injiziert. Die Pigmente wurden in einem linearen Lösungsmittel-Gradienten aus Acetonitril/Wasser (9:1, V:V) und 75 % Äthylacetat mit einer Flußrate von 2 ml/min eluiert.

Weitere methodische Einzelheiten sind im Appendix aufgeführt.

3. ERGEBNISSE UND DISKUSSION

3.1. BAKTERIEN IM BENTHISCHEN NAHRUNGSNETZ

3.1.1 MAKROPHYTEN-DETRITUS ALS ANREICHERUNGSSUBSTRAT

"Organischer Detritus" bildet die Nahrungsgrundlage der hier untersuchten benthischen Makrofauna. Damit sei in diesem Zusammenhang die Gesamtmenge partikulärer organischer Substanz gemeint, die sich aus verschiedenen, auf ihrer jeweiligen Trophiestufe funktionslos gewordenen Biomasse-Resten und Abscheidungsprodukten rekrutiert. Fenchel und Blackburn (1979) haben vorgeschlagen, den Begriff "Detritus" auf unbelebte Materie einzuschränken. Dieses wäre systemtheoretisch wünschenswert, muß aber an der analytischen Praxis scheitern. Detrituspartikel dienen heterotrophen Mikroorganismen in der Regel als Aufwuchssubstrat und Energiequelle. Auf diesen schwer zu trennenden Komplex bezieht sich der eingebürgerte "Detritus"-Begriff, der

auch hier verwendet werden soll. Die funktionelle Einheit aus Biomasse-"Abfall" und mikrobieller Sekundär-Biomasse unterliegt permanenten Umsetzungsprozessen und wird oft durch "Reife"-Stadien näher gekennzeichnet (Povoledo, 1972). Detritus, der detritivoren Benthos-tieren im marinen Sediment zur Verfügung steht, kann planktischen oder benthischen Ursprungs sein. Eigentliche Detritus-Nahrungsketten sind aber zunächst in solchen Regionen beschrieben worden, in denen benthische Makrophyten die Detritusquelle bildeten (Newell, 1965, Fenchel, 1970, Fenchel & Jörgensen, 1977, Mann, 1972 und 1976). Dennoch dürfte planktogener Detritus wegen seiner größeren globalen Produktion auch eine wesentlich größere Rolle für das Zoobenthos spielen (Smetacek, 1984, Skjoldahl & Wassmann, 1986). Dies gilt insbesondere für die Tiefsee (Lampitt, 1985 a, Rice et al., 1986). Für den "Normalfall", daß pelagische und benthische Konsumenten von der gleichen (planktischen) Energiequelle abhängen, sollte die Zooplankton- und Zoobenthosdichte in Abhängigkeit von der Meerestiefe gleichsinnig abnehmen (Rowe et al., 1974).

Die Zufuhr von Detritus-Partikeln zum Benthos läßt sich grob durch Modelle des vertikalen Partikelflusses quantifizieren (Suess, 1980, Pace et al., 1987) und soll in 1000 m Wassertiefe nur noch etwa ein Zehntel des Oberflächenwertes betragen. Unterhalb dieser Wassertiefe liegen aber etwa 60 Prozent des gesamten Meeresbodens (Lampitt, 1985 b). Die Energiezufuhr zu dem hier angesiedelten Benthos unterliegt in höheren Breiten außerdem starken jahreszeitlichen Schwankungen der Primärproduktion (Lampitt, 1985 a, Rice et al., 1986). Die Bedeutung eines zusätzlichen Detritus-Exports aus dem Schelfbereich in tiefere Wasser- und Sediment-Schichten des Kontinentalhangs wird gegenwärtig gering eingeschätzt (Rowe et al., 1986).

Andererseits böte gerade ein Export von Detritus aus der Makrophyten-Produktion im euphotischen Benthos eine Möglichkeit, den saisonalen Einfluß pelagischer Primärproduktion und Sedimentation auf die Versorgung des Benthos mit Detritus-Energie zu dämpfen.

Eigene Untersuchungen im euphotischen Litoralgürtel einer antarktischen Insel haben die Existenz einer permanenten Makrophytodetritus-Quelle aufgezeigt (Dieckmann et al., 1985). Perennierende Makroalgen wie Himantothallus grandifolius bilden hier bis in Wassertiefen von 30 bis 100 m dichte Bestände. Detritus formt sich erstens durch Erosion der fruktifizierenden Thallus-Enden. Der hierdurch erlittene Biomasse-Verlust wird durch hohe Zuwachsraten (entsprechend 2.2 kg Frischgewicht oder 4000 kJ pro 10 m Thallus im Monat) ungefähr wieder ausgeglichen. Ein zweiter Mechanismus der Detritus-Bildung aus Makroalgen resultiert in dieser Region aus der Mahlwirkung des im Tidenrhythmus über die Algenbestände geschobenen Packeises. Hiervon wird vornehmlich die im oberen Litoral angesiedelte, von Rotalgen dominierte Vegetation erfaßt. Phytodetritus aus solchen antarktischen Makroalgenbeständen wurde auch in antarktischen Tiefsee-Sedimenten (bis in 2280 m Tiefe) nachgewiesen (Reichardt, 1987 d). Damit waren die Voraussetzungen für Detritusnahrungsketten auf Makroalgenbasis auch im Tiefsee-Benthos erfüllt.

Andererseits stellten Detritusnahrungsketten auf Makroalgenbasis in polaren Meeresgebieten eher ein novum dar. Da die Nahrungsqualität von Makroalgendetritus entscheidend von mikrobiellen Anreicherungs- und Abbauprozessen abhängt (Newell, 1965, Newell & Lucas, 1981), war eine ausreichende mikrobielle

"Konditionierung" (White et al., 1979) von Makroalgenfragmenten unter den extremen Milieubedingungen in der Antarktis nicht a priori zu erwarten. Die Existenz extrem kaltadaptierter heterotropher Bakterien in diesem Milieu war zwar belegt, ihr Gewicht bei Anreicherungs- und Abbauprozessen in permanent kalten (ca. 0 °C) Ökosystemen aber unbekannt. Darüber hinaus gab es Anlaß zu der Vermutung, daß der Abbau von Detritus-Partikeln stärker temperaturlimitiert ist als andere mikrobielle Abbauprozesse (Godshalk & Wetzel, 1977).

Experimentelle Untersuchungen an künstlichem aus Braun- und Rotalgen erzeugtem Detritus zeigten schließlich, daß die mikrobiologischen Voraussetzungen erfüllt sind, um die Existenz von Detritus-Nahrungsketten in der marinen Antarktis mit ähnlicher Effizienz wie in gemäßigten Breiten zu gewährleisten (Reichardt & Dieckmann, 1985). Fütterungsversuche mit antarktischen Amphipoden ergaben, daß gealterte, bakterienreiche Braunalgen-Thallusstücke viel intensiver konsumiert werden als frische bakterienarme Thallusfragmente.

Bakterielle Aufwuchsbildung an frischem, künstlich erzeugtem Makroalgen-Detritus erfolgte bei 0 °C in grazing-freien Anreicherungs-Systemen nach einer 1-3-tägigen Adaptationsphase exponentiell mit Verdopplungszeiten von 21-27 Stunden und führte zu Besiedlungsdichten von 40 000 Zellen pro mm² in der stationären Phase. Synchron mit dieser mikrobiell bewirkten Reifung des Makroalgen-Detritus vervielfältigte sich der ATP-Gehalt und reicherte sich der im Detritus gebundene Stickstoff relativ zur Kohlenstoff-Komponente an. Dieses war an einem Abfall des C:N-Verhältnisses (von 19 auf 10 bei der Braunalge Himantothallus grandifolios, und von 9 auf 4.5 bei der Rotalge Leptosomia simplex) zu erkennen.

Wenn eine relative Zunahme der Stickstoffkomponente im Detritus durch eine Abnahme des C:N-Verhältnisses angezeigt wird, ist dies oft ein unzuverlässiger Indikator für die Existenz eines leicht assimilierbaren Bakterien-Aufwuchses (Thayer et al., 1977, Haines & Hanson, 1979, Robinson et al., 1982, Hanson, 1982). In einer Versuchsanordnung mit UV-bestrahlten Kontrollen konnte aber nachgewiesen werden, daß die relative Zunahme der Stickstoff-Komponente wesentlich durch bakterielle Aufwuchsbildung verursacht wurde. Zugleich bedeutete dieses eine qualitative Verbesserung des Nährwerts von Makroalgendetritus.

Auch zum Verständnis mikrobieller Anreicherungsprozesse unter dem Einfluß einer detritivoren Makrofauna lieferte die im grazing-freien System erzeugte bakterielle Aufwuchsbildung grundlegende Informationen. In natürlichen Habitaten der Makrofauna war das Spektrum potentieller Einflußgrößen vor allem durch grazing-Effekte und Redox-Gradienten erweitert (3.1.2).

3.1.2 Bakterien-Anreicherung durch detritivoren Nahrungsumsatz

Bereits in einer Pionierphase der aquatischen Mikrobiologie wurden Bakterien nicht nur als Destruenten gewertet, sondern auch als Nahrungsquelle benthischer Makrofauna nachgewiesen (Baier, 1935, ZoBell & Feltham, 1937). Außerdem können detritivore Benthostiere durch Akkumulation und Aufschluß potentieller Bakterien-Substrate (z.B. Sieburth & Dietz, 1972) günstige Voraussetzungen für eine erhöhte Bakterienproduktion in ihrer unmittelbaren Umgebung ("Zoosphäre", Reichardt, 1987 c)

schaffen. Eine solche positive Rückkopplung zwischen Makrobenthos und ingestierter Mikroflora hat Hylleberg (1975) als "gardening" beschrieben.

Heute überwiegt die Tendenz, der mit dem Detritus ingestierten Bakterienflora zunehmend eine geringere Bedeutung als primäre Nahrungsquelle von Benthostieren beizumessen (Ducklow et al., 1986, Kemp, 1987). Indessen berührt dieses Umdenken hinsichtlich der Rollenverteilung unter Detritus-Nahrungskettengliedern in erster Linie Oberflächen-Detritusfresser, die in permanent nährstoffreichen Flachwasser-Sedimenten leben (Levinton & Bianchi, 1981, Levinton et al., 1982, Tenore et al., 1982, Smith et al., 1985).

Eine unterhalb der Oberfläche extrem bioturbierter Tiefsee-Sedimente beobachtete Anhäufung von Makroalgen-Fragmenten (Reichardt, 1987 d) erinnerte an Beobachtungen von Makroalgen-Ingestion durch Abarenicola-Arten in Flachwasser-Sedimenten (Hylleberg, 1975). Während ein experimenteller Nachweis des hierbei beschriebenen "gardening"-Phänomens im Tiefseebenthos nicht möglich war, gab es mehrere Indizien dafür, daß Thallusstücke von Braun- und Rotalgen als Bakterien-Aufwuchs-Substrate den Verdauungstrakt von Polychaeten und Bivalvia passiert hatten. Erst in jüngster Zeit ist auf eine enorme saisonale Energiezufuhr von planktonbürtigem Phytodetritus in das Tiefsee-Benthal aufmerksam gemacht worden (Lampitt, 1985 a).

"Gardening" als eine durch Detritusfresser erhöhte Bakterienproduktion (Hylleberg, 1975, Gerlach, 1978, Aller et al., 1983) würde die Auswirkungen der extremen Saisonalität der Detritus-Sedimentation auf den benthischen Energiehaushalt polarer Meere beträchtlich abschwächen. Hinweise auf eine solche positive

Rückkopplung zwischen Makrofauna und Detritusmikroflora liefern in erster Linie Bakterien-Anreicherungen auf Egestionsprodukten (Hylleberg, 1975). Zooplankton-Kotballen scheinen die zu ihrem Abbau befähigten Bakterien bereits in ihrem Inneren zu enthalten (Gowing & Silver, 1983). Infauna-Kotballen können 10^4 mal so viele vermehrungsfähige heterotrophe Bakterien enthalten wie das umgebende Tiefsee-Sediment (Meadows & Tait, 1984). Dagegen sind frisch egestierte Kotballen aquatischer Invertebrate meist wesentlich ärmer an Aufwuchsbakterien als die ingestierte Detritus-Nahrung (Wavre & Brinkhurst, 1971, Chua & Brinkhurst, 1973, Fry, 1982, Jacobsen & Azam, 1984). Dieses wurde auch in einer Untersuchung der Zoosphäre von Arenicola marina deutlich (Reichardt, 1987 g). Im Benthos produzieren vor allem Muscheln eigene bakteriolytische Enzyme (McHenry et al., 1979, Seiderer, 1984).

Wenn die Dichte vermehrungsfähiger Detritusbakterien infolge einer Darmassage vermindert wird, ist dieses ein notwendiges, aber noch nicht hinreichendes Kriterium dafür, daß Bakterien als Nahrung verwertet werden. Entscheidend ist, daß eine Resorption (markierter) Bakterien-Biomasse im Verdauungstrakt nachgewiesen wird (z.B. Gophen et al., 1974). Denn Bakterienverminderung im Verdauungstrakt von Invertebraten an sich läßt sich durch eine Vielzahl vom Verdauungstrakt unabhängiger Inaktivierungs- und Autolyse-Mechanismen erklären (z.B. Postgate & Hunter, 1964, Mason et al., 1986).

Nach den recht spärlichen bakteriologischen Analysen im Benthos, die zum Beispiel für Tubificiden-Kotballen vorliegen, nimmt die Diversität kultivierbarer Sediment-Bakterien infolge einer Darmassage ab. Bestimmte Bakterien-Populationen wie Flavobacterium werden offenbar besonders stark dezimiert (Wavre & Brinkhurst,

1971). In diesem Fall ist nicht auszuschließen und sogar wahrscheinlich, daß Vertreter der taxonomischen Sammelgruppe Flavobacterium-Cytophaga (Hayes, 1963, Reichenbach, 1981, Reichenbach & Dworkin, 1981, Reichardt, 1974) gemeinsam erfaßt wurden. Cytophaga spp. und verwandte gleitende Bakterien produzieren wiederum ein einzigartiges Spektrum von Polysaccharasen und auch autolytische Enzyme (Reichardt, 1974). Da diese Bakteriengruppe in aquatischen Sedimenten weit verbreitet ist (l.c), dürften ihre Strukturpolymeren-abbauenden Enzyme auch im Verdauungstrakt Detritus-fressender Benthostiere ihre Aktivität entfalten (siehe Abschnitt 3.3.2). Tatsächlich sind viele Benthostiere auf mikrobielle Enzymproduzenten zum Aufschluß von Teilen ihrer Detritus-Nahrung angewiesen (Wildish & Poole, 1970, Halcrow, 1971, Wainwright & Mann, 1982, Waterbury et al., 1983). Einige andere Invertebraten weisen dagegen praktisch sterile Verdauungsorgane auf (Boyle & Mitchell, 1978).

Um "gardening"-Effekte zu ermöglichen, sollte die Mikroflora bestimmte Voraussetzungen erfüllen. Hierzu zählen vor allem: Adhäsions- und andere zur Aufwuchsbildung führende Eigenschaften, starke Wachstumsreaktionen bei "Substrat-Schüben" ("zymogene" und "copiotrophe" Bakterien, Kjelleberg et al., 1985), aber auch eine hohe Stoffwechselflexibilität, um extreme Schwankungen im Substrat-Angebot überleben zu können ("starvation survival"-Mechanismen). Nach Kulturversuchen zur Wachstums- und Stoffwechsel-Physiologie von Cytophaga-Isolaten besitzen diese gleitenden Bakterien neben einem hohen Abbau-Potential für organische Gerüst-Substanzen auch eine ausgeprägte Stoffwechsel-Flexibilität (Abschnitt 3.4.3). Plattenkeimzahl-Bestimmungen von Cytophaga-ähnlichen Bakterien ("CLB", Reichenbach & Weeks, 1981) im Bereich

von Arenicola marina-Wohnröhren lieferten höhere Abundanzen in der "Zoosphäre" (Röhrenwandungen, Faeces) als im umgebenden Sediment (ABB.3.1.2-1). Dieses deutet auf eine positive Rückkopplung zwischen Infauna und bestimmten Bakterienpopulationen hin, deren extreme Ausprägung man als "gardening" bezeichnen würde.

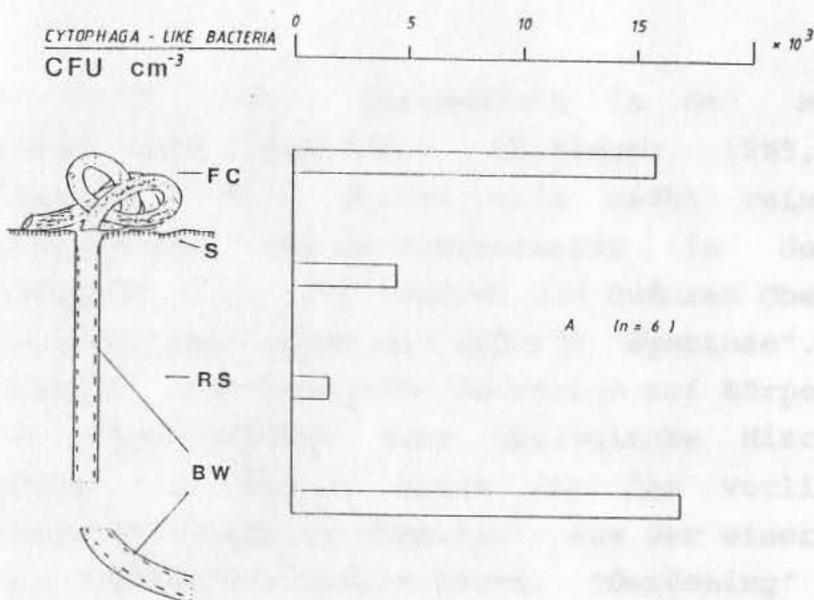


Abb. 3.1.2.1

Verteilungsmuster von Cytophaga-artigen Kolonien bei Plattenkeimzahlbestimmungen im Arenicola-Watt. BW= Röhrenwandung, RS= Reduziertes, die Röhre umgebendes Sediment, S= Sediment-Oberfläche, FC= Kothaufen.

Bereits im Verdauungstrakt von marinen Invertebraten können sich bestimmte Bakterienpopulationen vermehren (z.B. Priour, 1981, Herndl et al., 1985). Dieses gilt auch für Vertreter der Gattung Vibrio, die in der copiotrophen Darmflora mariner Benthostiere eine dominierende Rolle spielen (Sochard et al., 1979,

Ohwada, 1980, Prieur, 1981). Im Gegensatz zur Darminhalts-Mikroflora kann die Darmwandflora von Tiefsee-Zoobenthos physiologische Eigenschaften besitzen, die auf symbiotische Beziehungen schließen lassen (Deming et al., 1981, Wirsen & Jannasch, 1983).

3.1.3 Mutualistische Symbiosen als Extremfälle

Im Sinne einer gegenwärtig in der Mikrobiologie verbreiteten Definition (Schlegel, 1985, Fenchel & Blackburn, 1979) fallen alle nicht rein zufälligen bakteriellen Vermehrungsprozesse in der engeren Zoosphäre (d.h., auf inneren und äußeren Oberflächen von Benthostieren) unter den Begriff "Symbiose". Bereits die Tatsache, daß bestimmte Bakterien auf Körperoberflächen von Invertebraten eine ökologische Nische finden, spricht in diesem Sinne für das Vorliegen einer "kommensalistischen Symbiose", aus der einer der Partner (die Bakterien) Nutzen zieht. "Gardening" (Hylleberg, 1975) kann somit als besondere Form einer "mutualistischen" Symbiose gelten.

Obwohl das Thema der hier erörterten Untersuchungen nur Makrofauna-Einflüsse auf die Mikroflora betrifft, können gewisse Hinweise auf mutualistische Symbiosen nicht ignoriert werden. So wurde bei Messungen der CO₂-Fixierung (Abschnitt 3.5.) in Sedimenten des Oslofjords (aus ca. 300 m Tiefe) in den Kiemen der Muschel Limatula subauriculata Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase (Rubisco) nachgewiesen. Dies ist ein Schlüsselenzym des am weitesten verbreiteten Stoffwechselweges autotropher CO₂-Fixierung (Fuchs & Stupperich, 1983, Abschnitt 3.5.1). Aus Mangel an frischem Probenmaterial ist der Versuch einer

elektronenmikroskopischen Bestätigung endosymbiontischer Bakterien bislang unterblieben. Doch sind aus diesem Untersuchungsgebiet schon zahlreiche Bivalvia als Träger chemoautotropher symbiontischer Bakterien bekannt (Dando et al., 1985, Wood & Kelly, 1987, Dando, pers. Mitt.).

Eine wechselseitige, also "mutualistische" Symbiose ist dort am wahrscheinlichsten, wo der bakterielle Symbiont durch Chemo- oder Photolithoautotrophie aus einem eigenen Energie-Pool schöpfen kann. Andererseits muß die Aufwuchsbildung von Mikroorganismen mit photosynthetischen Pigmenten auf bestimmten Benthostieren noch keine mutualistische Symbiose begründen.

So wurden in sulfidreichen, etwa 500 m tiefen aphotischen Sedimenten der Bransfieldstraße (Antarktis) Echiuriden (wahrscheinlich: Thalassema antarcticum)

Tabelle 3.1.3.-1 . Pigmentanalysen des Aufwuchses grün pigmentierter Einzeller auf antarktischen Echiuriden (Methanol-Extraktion und HPLC) sowie in Faeces derselben Tiere (Spektralphotometrie von Methanol-Extrakten). Absorptionsmaxima in nm mit prozentualen Anteilen an den Gesamt-Maxima (in Klammern)

Aufwuchs (Methanol-Extrakt)		Faeces (Methanol-Extrakt)		Aufwuchs (HPLC nach Methanolextraktion)	
(nm)	(%)	(nm)	(%)	(nm)	(%)
				341	(11.1)
390	(70.9)	404	(67.8)	389	(64.4)
494	(4.9)			486	(5.6)
609	(6.6)	610	(14.0)		
638	(17.6)	665	(18.2)	635	(18.9)

Zum Vergleich: Phaeoporphyrin-Monomethylester (Protophaeophytin, in Pyridin:Äther): 638, 587, 567, 524 nm (Jones, 1986; a und b)

gefunden. Von diesen besaßen 10 bis 20 % einen grünlichen Überzug aus einzelligen, etwa 1µm großen Mikroorganismen auf ihrer schleimhaltigen Oberfläche. Das Pigment dieser Aufwuchsflora hatte eine gewisse Ähnlichkeit mit Vorstufen der Bacteriochlorophyll-Synthese, konnte aber auch nach einer HPLC Analyse nicht eindeutig klassifiziert werden (Tabelle 3.1.3-1). Dagegen enthielten die Kotballen dieser Tiere ein Pigment, das eindeutig als Phaeophytin a, also das Mg-freie Abbauprodukt von Chlorophyll a, zu identifizieren war und wohl aus sedimentiertem Phytoplankton stammte. Demnach war es zweifelhaft, daß der epizoische Aufwuchs als Nahrungsquelle diente.

Ähnlich wie bei den Algen-Symbiosen von Invertebraten (Taylor, 1973) scheint auch die Zahl der Bakterien-Symbiosen mit dem Organisationsgrad der Tiere abzunehmen. Eine Vielzahl von Protozoen und Schwämmen sind Wirtsorganismen von (häufig lithotrophen) symbiontischen Bakterien (Preer et al., 1974, Imhoff & Trüper, 1976, Wilkinson, 1978, Wilkinson et al., 1981, Lee et al., 1985). Als Endo-Symbionten der höher organisierten Benthos-Fauna spielen vor allem chemoautotrophe Schwefel-Oxydierer (a) und, nach neueren Untersuchungen, auch Methan-Oxydierer (b) eine Rolle (a: Cavanaugh et al., 1981, Southward et al., 1981, Cavanaugh, 1983, Felbeck, 1983, Felbeck et al., 1983, Dando et al., 1985, Vetter, 1985, Ott et al., 1982, Giere, 1987, Giere & Langheld, 1987, Gaill et al., 1987; b: Childress et al., 1985, Schmaljohann & Flügel, 1987, Cavanaugh et al., 1987).

Da im Verlaufe der Ontogenese eine Infektion der Tiere mit potentiellen Symbionten zu erfolgen hat, stellt sich die Frage nach der Identität dieser Bakterien mit den gewöhnlich aus Sedimenten isolierten Schwefel-Oxydierern

und Methylo-trophen. Versuche, die Symbionten aus den Invertebraten zu isolieren, sind erst in jüngster Zeit bei *Bivalvia* gelungen (Wood & Kelly, 1987). Demnach handelt es sich um stoffwechselphysiologisch äußerst flexible, fakultative Verwerter von C-1-Substraten.

Über Infektionsmechanismen ist bei diesen C-1-Substrat-verwertenden Symbionten noch nichts bekannt. Symbiosen mit heterotrophen Bakterien können durch eine Bindung an makromolekulare, tierische Aggregationsfaktoren wie Lektine eingeleitet werden (Pistole, 1981), wie dieses z. B. bei Schwämmen der Fall ist (Müller et al., 1981 a, b). Andererseits produzieren auch Bakterien Stoffe, die ihre Anheftung auf tierischen Hautoberflächen unterstützen ("Adhäsine", s.u.).

3.1.4 Epizoische Aufwuchsbakterien

Die oben dargestellten mutualistischen Symbiosen lassen sich als eine extreme Steigerung lockerer Benthos-Fauna-Bakterien-Assoziationen verstehen, die sich aus Anreicherungen (z.B. Aufwuchsbildung) von Bakterien in der Zoosphäre entwickeln können. Solche Anreicherungen sind vorauszusetzen, wenn mikrobielle Aktivitäten in der Zoosphäre untersucht werden sollen. Bei diesen Untersuchungen standen "epizoische" (Reichardt, 1986 a) Anreicherungen in den Wohngängen der detritovoren Infauna im Vordergrund. Daneben wurde aber auch die epizoische Aufwuchsbildung auf dieser Infauna berücksichtigt.

Obwohl verschiedene benthische Invertebraten antibakterielle Abwehrmechanismen besitzen (Ashworth & Cormier, 1967, King, 1986), bilden die

stoffwechselaktiven Körperoberflächen von Benthostieren oft ideale Voraussetzungen für eine bakterielle Besiedelung (Fry, 1982). Wo selektiv fördernde und hemmende Impulse zusammenwirken, sollte sich auch eine spezifische epizoische Bakterienflora entwickeln können.

In bestimmten Fällen können Bakterien, die mit endemischen Invertebraten aus Extrembiotopen vergesellschaftet sind, besondere ökophysiologische Anpassungen widerspiegeln, die die umgebende Sedimentmikroflora (noch) nicht in diesem Maße besitzt. So enthalten detritovore Tiefsee-Holothurien barophile Aufwuchsbakterien an ihren Darmwänden. Diese lassen eine bessere Anpassung an den hohen hydrostatischen in situ Druck erkennen, als die umgebende Bakterienflora (Deming et al., 1981). Überhaupt liefert Tiefsee-Zoobenthos zahlreiche Belege dafür, daß die mit ihm assoziierte Mikroflora optimal an den Milieufaktor des hydrostatischen Drucks angepaßt ist (Schwartz et al., 1976, Yayanos et al., 1979, Ohwada et al., 1980, Deming et al., 1981, Deming & Colwell, 1982, Wirsen & Jannasch, 1983).

Die Hypothese, daß Benthostiere in Extrembiotopen (wie dem Tiefsee-Benthal) die Selektion optimal angepaßter Bakterien fördern können, wurde in eigenen Untersuchungen auf die bakterielle Kaltadaptation angewendet (Reichardt, 1987 c). Untersuchungen im Antarktischen Ozean führten zu der überraschenden Erkenntnis, daß kaltstenotherme, d.h., "psychrophile", Bakterien, die außerdem "zymogen" sind (d.h., bei relativ hohen Nährstoffkonzentrationen isoliert werden), in großer Zahl aus marinen Sedimenten isoliert werden können. Protein (Gelatine-), Chitin- und Cellulosehaltige Nährböden wurden eingesetzt, um die Abundanz psychrophiler und psychrotropher ("kalt-eurythermer")

Bakterien zu ermitteln. Unter den bei 0 °C Inkubation erfaßten, zum Biopolymeren-Abbau befähigten, zymogenen Isolaten überwogen die Psychrophilen mit Wachstumstemperaturoptima zwischen 4 und 12 °C. Von insgesamt 605 bei 0 °C wachsenden Isolaten von der Körperoberfläche benthischer Makroinvertebraten sowie aus den Wohngängen der Infauna und dem umgebenden Sediment waren die epi- und perizoischen Chitin- und Cellulose-abbauenden Bakterien am stärksten kaltadaptiert, während der relative Anteil psychrophiler Bakterien aus den drei Einzelhabitaten bei den proteolytischen Isolaten etwa gleich hoch war. Damit war nachgewiesen, daß außer barophilen Bakterien auch bestimmte physiologische Gruppen von Psychrophilen durch benthische Makrofauna angereichert werden. Da ein großer Teil der antarktischen Benthosfauna endemisch ist (Dell, 1972), kann man auch einen relativ langen Zeitraum für die Selektion einer epizoischen psychrophilen Bakterienflora im permanent kalten Milieu veranschlagen. Unter dem Gesichtspunkt des Energiegewinns in antarktischen Detritusnahrungsketten bedeutet es einen Gewinn an Effizienz, wenn detritovore Infauna mit Detritus-abbauenden Bakterien vergesellschaftet ist, deren Wachstum extrem kaltadaptiert ist. Unklar bleibt zunächst die Art der Assoziation. Fast alle untersuchten Vertreter der Infauna, vor allem Polychaeten und Echiuriden, sonderten Schleimsekrete durch ihre Haut ab.

Schleimsekrete scheinen allgemein intensiv von Bakterien besiedelt zu werden (Jones, 1984). Epizoische Bakterien gleiten gelegentlich mit ihrer Schleimdecke über die Körperoberfläche hinweg, ohne jemals einen direkten Kontakt zum darunterliegenden Gewebe herzustellen (Costerton, 1984). Spezifische Schleim-Glucoproteine des

Wirtsorganismus können als Bakterien-Akzeptoren fungieren (Laux et al., 1984). Epidermale Zellen bilden Anheftungsorte mit Rezeptoren für Adhäsine aus. Diese sind Anheftungshilfen, die von epizoischen Bakterien produziert werden und meist aus Proteinen aufgebaut sind (Pistole, 1981, Müller et al., 1981, Jones & Isaacson, 1983, Jones, 1984).

Gleichsinnige Trends bei epizoischen Bakterien und perizoischem Aufwuchs auf Gangwandungen (Reichardt, 1987 c) lassen vermuten, daß diese mikrobiellen "Biofilme" gleichen Ursprungs sind; d.h., die epizoischen Bakterien röhrenbewohnender Polychaeten sind nur locker in einer Schleimschicht gebunden, die jederzeit auf die Röhrenwandungen übertragen werden kann. Eine solche Schlußfolgerung bot sich auch für chemoautotrophe CO₂-Fixierer an, deren Aktivitätsmaxima in den Gangwandungen von Nereis diversicolor und in epizoischen Schleimsekreten lokalisiert waren (Reichardt, 1986 a).

Eine Ursache für die Anreicherung von Bakterien in Schleimsekreten der Infauna ist darin zu erblicken, daß diese eine reiche Quelle von Nährsubstraten darstellen (Defretin, 1971, Daly, 1973, Aller, 1983). Daneben üben organische Filme und Schleimsekrete, die von Tieren produziert werden, wohl auch eine Schutzwirkung gegen antibakterielle Stoffe aus (Ruseska et al., 1982, Costerton, 1984).

Eindeutig als antibakterielle Abwehrmechanismen zu identifizieren sind Ausscheidungen antimikrobieller Wirkstoffe wie 2,4-Di-Bromphenol durch benthische Infauna (Ashworth & Cormier, 1967, King, 1986). Ob diese "Allelochemikalien" nicht nur bestimmte (aerobe) Bakterien, sondern auch räuberische Konsumenten

(z.B. Raubfische) fernhalten, ist noch unbekannt, aber für die Stoffklasse der halogenierten Phenole fast zu erwarten. Um die Rolle einer Bakterien-Abwehr durch Infauna nicht überzubewerten, muß man den noch spärlichen Literaturdaten über antibakterielle Abwehrmechanismen der Makrofauna Untersuchungen gegenüberstellen, welche die Notwendigkeit bestimmter Bakterien im Lebenszyklus mancher Benthostiere betonen. So hängt der Übergang von der planktischen Lebensweise der Larven zum sessilen Makrobenthos mindestens bei einigen Scyphozoa und Bilvalvia vom Aufsuchen bestimmter Bakterien ab, die entwicklungsphysiologisch wirksame Stoffe produzieren (Hofmann et al., 1978, Weiner et al., 1985). Insgesamt reichen die dokumentierten positiven oder negativen Beziehungen mariner Infauna zu Sedimentbakterien nicht aus, um so tiefgreifende allgemeine Wirkungen in situ zu begründen, wie sie bisweilen gefolgert werden (Meadows, 1986).

3.1.5 Mikrobielle Anreicherung in bioturbaten Strukturen (Wurmrohren)

Aus dem Blickwinkel der Ernährungsstrategie detritivorer Benthostiere könnte man die oben diskutierten Bakterianreicherungen in tierischen Schleimsekreten als Ausdruck einer positiven Rückkopplung zwischen Makrofauna und Sediment-Bakterien werten. Die Schleimsekrete sedentärer Polychaeten wie Nereis und Arenicola (z.B. Tenore & Gopalam, 1974, Goerke, 1971) könnten als Anreicherungssubstrate für "perizoische" Sedimentbakterien gewissermaßen den Grundstein legen. Mit bakteriologischen und chemischen (Biomarker)-Analysen wurde daher versucht, perizoische Anreiche-

zungseffekte im Wandungsbereich von Polychaeten-Gängen aufzuspüren.

Bei den bereits erwähnten Untersuchungen in bioturbaten Antarktis-Sedimenten zeichneten sich die Wandungen bewohnter Wohngänge der Infauna oft durch signifikant höhere Dichten (Kolonienzahlen) von Protein- und Polysaccharid-abbauenden Bakterien aus (Reichardt, 1987 c, Tabelle 2). Auch in einem flachen, durch Nereis diversicolor bioturbierten Lagunensediment der Kieler Bucht (Stein) waren die Keimzahlen (CFU) für proteolytische, chitinolytische und agarolytische Bakterien an den Röhrenwandungen um maximal eine Zehnerpotenz höher als im umgebenden, Sulfid-reichen Sediment (Reichardt, 1986 a, Fig.9).

In Sedimenten des nordfriesischen Wattenmeeres (Westerhever Sand) war die Abundanz Detritus-abbauender (chitinolytischer) Bakterien an den Wandungen von Arenicola-Röhren ebenfalls deutlich erhöht (Reichardt, 1987 g, Fig.1). Dieses galt auch für die schon erwähnte Gruppe Cytophaga-ähnlicher Bakterien ("CLB", Abb.3.1.2-1). Da detritovore Polychaeten organische Partikel durch ihre Wohngänge transportieren (Hylleberg, 1975, Reichardt, 1987 g), dürfte die erhöhte Abundanz Detritus-abbauender Bakterien auf einem Substrat-Effekt beruhen.

Insgesamt hielt sich die Anreicherung Detritus-abbauender Bakterien in perizoischen Mikrohabitaten wie Wohngang-Wandungen jedoch in engen Grenzen und überschritt selten einmal die Größenordnung einer Zehnerpotenz. Andere physiologisch definierte Bakterien-Gruppen zeigten überhaupt keine Anreicherung. So wurden die Wohngänge von Nereis diversicolor zwar als Orte erhöhter chemoautotropher CO₂-Fixierung erkannt, doch

lieferten Keimzahlbestimmungen (MPN) keinerlei Hinweise auf erhöhte Populationsdichten Thiosulfat-oxydierender oder nitrifizierender, (d.h., potentiell chemoautotropher), Bakterien in diesem "perizoischen" Mikrohabitat (Reichardt, 1986 a, Fig.8).

Allerdings ist hier einzuräumen, daß die bis heute verfügbaren Methoden, Abundanzen (bestimmter physiologisch definierter Gruppen) von Bakterien in Sedimenten zu erfassen, äußerst unzureichend sind. Bei den Keimzahlbestimmungen wird eine vollständige Dispersion der Einzelzellen praktisch nie erzielt. Man nimmt also Unterbestimmungen in Kauf und geht davon aus, daß der hierdurch verursachte systematische Fehler durch eine standardisierte Probenaufbereitung weitgehend nivelliert werden kann (Reichardt, 1978, Scheraga et al., 1979, Seyfried & Owen, 1979). Alternative Verfahren, die z.B. auf Immunfluoreszenzmikroskopie oder Mikroautoradiographie beruhen, scheiden meist aus, weil ihre Spezifität zum Nachweis einer ökophysiologisch definierten Gruppe von Bakterien (Reichardt, 1978) entweder viel zu hoch oder viel zu gering ist.

Um Vergleiche mit makrobiologischen Parametern zu ermöglichen, wäre es auch erstrebenswert, anstelle von (indirekt und selektiv ermittelten) Bakterien-Abundanzen (möglichst direkt und nicht-selektiv) Bakterien-Biomasse zu erfassen. Diesem Bedürfnis kommt es sehr entgegen, daß in letzter Zeit die Erforschung potentieller Biomarker für die Biomasse bestimmter taxonomisch oder physiologisch definierter Bakterien intensiviert worden ist (White et al., 1979 a, Bobbie & White, 1980, White, 1985, Guckert et al., 1985). So wurde versucht, mit Hilfe von Phospholipid-Fettsäure-Analysen herauszufinden, inwieweit die Wohngangwandungen von Nereis diversicolor als mikrobielle Anreicherungsorte gelten können

(Reichardt, 1987 f).

Eine kapillarchromatographisch-massenspektrometrische (GC-MS) Analyse gefriergetrockneter Proben aus dem Bereich der (leicht oxidierten) Wohngangwandungen (A), dem reduzierten umgebenden Sediment (B) und der lichtexponierten Sedimentoberfläche (C) lieferte Biomarker für die gesamte Mikroflora (Gesamt-Phospholipid-Fettsäuren, - White et al., 1979 a), phototrophe Eukaryonten (u.a. 20:5w3, Eicosapentaencarbonsäure), heterotrophe Eukaryonten (Mikrofauna, u.a. Arachidonsäure, 20:4w6, - Erwin, 1973) und diverse Gruppen aerober und anaerober Bakterien (Harwood & Russell, 1984, Brassell & Eglinton, 1984, White, 1983) - Tabelle 3.1.5-1.

Während sich die höchste Gesamtbiomasse (als Summe der Phospholipidfettsäuren-Konzentrationen) in der obersten, euphotischen Sedimentschicht fand, waren Biomarker für phototrophe Eukaryonten (Algen) deutlich in den Gangwandungen angereichert. Trotz der beträchtlichen Redoxpotential-Unterschiede zwischen den untersuchten Sediment-Bereichen (Reichardt, 1986 a) schienen keine unüberwindbaren Verbreitungsbarrieren für die Mikrofauna zu bestehen. Denn ihr Biomarker (20:4w6) zeigte keine signifikanten Unterschiede an (Reichardt, 1987 f).

Überraschenderweise waren auch Bakterienbiomarker, die unter der Sedimentoberfläche konzentriert waren, nahezu gleichmäßig zu beiden Seiten der durch Gangwände gebildeten Redoxpotential-Barriere verteilt. Dieses traf ebenso auf ziemlich spezifische Biomarker wie Tuberculostearinsäure (10Me16:0) als Indikatoren Sulfat-reduzierender Bakterien (Boon et al., 1977, Taylor & Parkes, 1983, 1985) zu (Reichardt, 1987 f, Fig.2 bis 6).

Aktivierungsversuche hatten erhöhte chemoautotrophe CO₂-Fixierungsraten durch Thiosulfat-oxydierende Bakterien in den Gangwandungen angezeigt (Reichardt, 1986 a, Abschnitt 3.5.3). Deshalb wurde vor allem versucht, die Biomasse dieser Bakterien anhand ihrer Phospholipidfettsäure-Biomarker zu quantifizieren. Dabei war es möglich, auf Analysen von Thiobacillen zurückzugreifen, in denen man auf eine Reihe ungewöhnlicher Methoxy-, Cyclo-, Propyl- und Hydroxycyclopropyl-Fettsäuren gestoßen war (Kerger et al., 1986). Es war aber unwahrscheinlich, daß jene aus Stammsammlungen gewonnenen Thiobacilli auch für die (natürliche) Mikroflora des untersuchten Lagunensediments repräsentativ sein würden. Daher wurden zunächst eine Anreicherungskultur Thiosulfat-oxydierender Bakterien sowie Beggiatoa- und Purpurschwefelbakterien-Rasen aus diesem Biotop und einem angrenzenden Farbstreifensandwatt (Anagnostidis & Schwabe, 1966) einer Phospholipidfettsäuren-Analyse unterworfen (Reichardt, 1987 f, Tabelle 1). Die Thiosulfat oxydierende Anreicherungskultur stimmte nur hinsichtlich weniger Fettsäurekomponenten (Cyl9:0, OH-Cyl9:0, und Spuren von Mel8:1w6) mit den Thiobacilli aus der Stammsammlung (s.o.) überein; hingegen wies sie einen hohen Anteil von 17:1w8c auf. Die Hydroxy-Fettsäure OH-Cyl9:0 fand sich auch in Schwefelpurpurbakterien-Rasen des untersuchten Standorts sowie in Beggiatoa.

Ein Vergleich der Phospholipidfettsäure-Muster in den oxydierten Gangwänden von Nereis diversicolor und dem reduzierten umgebenden Sediment lieferte keine Anhaltspunkte dafür, daß sich Schwefel-oxydierende chemolithoautotrophe Bakterien in der Redoxpotential-Sprungschicht (RPD-layer) der Gangwandungen angereichert hatten.

Anteile individueller Phospholipid-Fettsäuren in drei Kompartimenten bioturbaten Lagunen-Sediments (Kieler Förde) in Mol%. - (A) = oxydierte Wandungen der Polychaetengänge; (B) = reduziertes Hauptsediment; (C) = Sedimentoberfläche. I, II, III, IV = Parallelproben.

	(A)				$\bar{x} \pm \sigma$		(B)				$\bar{x} \pm \sigma$		(C)				$\bar{x} \pm \sigma$	
	I'	II'	III'	IV'	\bar{x}	σ	I'	II'	III'	IV'	\bar{x}	σ	I'	II'	III'	IV'	\bar{x}	σ
	- A -				- B -				- C -									
14:0	0.27	0.39	0.57	0.10	0.33	0.20	0.32	1.15	0.86	0.49	0.71	0.37	0.17	0.37	0.31	0.27	0.28	0.08
115:0	0.57	0.65	0.66	0.58	0.62	0.05	0.66	0.96	0.99	1.08	0.92	0.18	0.24	0.49	0.36	0.38	0.37	0.10
a15:0	0.86	0.95	1.08	0.97	0.97	0.09	1.17	1.65	2.11	2.02	1.74	0.43	0.28	0.59	0.40	0.48	0.44	0.13
15:1	0.23	0.27	0.15	0.19	0.21	0.05	0.23	0.34	0.24	0.23	0.26	0.05	0.15	0.30	0.18	0.16	0.20	0.07
15:0	0.60	0.61	0.68	0.57	0.62	0.04	0.81	1.34	0.93	0.98	1.02	0.23	0.43	0.66	0.49	0.59	0.54	0.10
*16:4w3	0.28	0.28	0.17	0.29	0.26	0.06	0.29	0.38	0.63	0.38	0.42	0.15	0.29	0.45	0.15	0.15	0.26	0.14
16:0	0.32	0.32	0.36	0.45	0.36	0.06	0.41	0.47	0.34	0.31	0.38	0.07	0.19	0.26	0.17	0.23	0.21	0.04
*cyc 16:c/16:1w9	0.73	0.74	0.40	0.67	0.64	0.16	0.66	-	-	0.34	0.50	-	0.49	0.53	0.40	0.55	0.49	0.07
16:1w7c	18.69	18.74	18.17	17.72	18.33	0.48	21.27	22.76	23.55	21.66	22.31	1.04	13.62	17.42	16.01	20.36	6.85	2.82
*16:1w7c	0.72	0.54	0.84	1.29	0.85	0.32	1.09	0.86	1.99	0.88	1.21	0.53	0.45	0.39	0.86	0.50	0.55	0.21
*16:1w7c	0.98	0.96	0.68	1.04	0.92	0.16	0.88	0.93	1.02	0.62	0.86	0.17	0.56	0.60	0.75	0.80	0.68	0.12
*16:1w13t	0.22	0.20	0.76	0.38	0.39	0.26	0.23	0.28	0.34	1.12	0.49	0.42	0.23	0.35	0.26	0.35	0.30	0.06
16:0	12.25	11.94	18.96	15.30	14.62	3.27	17.25	17.63	18.46	19.14	18.12	0.85	11.72	14.80	12.79	18.90	4.55	3.17
17:1	0.33	0.32	0.24	0.35	0.31	0.05	0.27	0.26	0.20	0.16	0.22	0.05	0.14	0.18	0.11	0.12	0.14	0.03
10Me16	0.66	0.63	0.51	0.70	0.62	0.08	0.62	0.55	0.62	0.45	0.56	0.08	0.28	0.41	0.31	0.31	0.33	0.06
17:0	0.26	0.31	0.23	0.35	0.29	0.05	0.25	0.28	0.22	0.24	0.25	0.03	0.19	0.31	0.23	0.28	0.25	0.05
17:1w8/a 17:0	1.31	1.29	1.06	1.78	1.36	0.30	1.75	1.66	1.37	1.32	1.53	0.21	0.95	1.02	1.11	1.09	1.04	0.07
17:1w6/cyc 17:0	1.47	1.37	1.09	1.62	1.39	0.22	1.85	1.61	0.81	1.26	1.38	0.45	1.11	1.05	1.19	1.33	1.17	0.12
17:0	1.10	1.01	1.12	1.20	1.11	0.08	1.36	1.17	1.08	1.14	1.19	0.12	0.91	0.81	0.88	1.06	0.92	0.11
*18:3w6	0.39	0.26	0.42	0.38	0.36	0.07	0.17	0.18	0.29	0.21	0.21	0.05	0.32	0.26	0.41	0.52	0.38	0.11
18:2	0.52	0.58	-	0.76	0.62	0.12	0.31	0.29	0.26	0.25	0.28	0.03	0.12	0.09	0.08	-	0.07	0.05
18:2w6	2.02	2.00	0.18	-	1.40	1.06	2.25	2.02	0.55	0.86	1.42	0.84	2.49	2.15	1.21	1.39	1.81	0.61
*18:3w3(+cyc18:0)	0.47	0.48	-	-	0.24	-	0.47	0.53	0.35	0.36	0.43	0.09	1.30	1.72	2.11	2.93	2.02	0.69
18:1w9c	3.28	3.16	2.04	3.14	2.91	0.58	3.62	3.17	2.43	2.41	2.91	0.59	3.26	2.75	3.14	3.68	3.21	0.38
18:1w7c	14.91	13.50	11.97	-	13.46	1.47	11.98	10.27	17.57	11.25	12.77	3.28	13.83	11.77	22.73	19.85	7.05	5.11
18:1w7c	0.46	0.32	0.58	2.02	0.85	0.79	0.64	0.42	1.18	0.72	0.74	0.32	0.40	0.25	0.78	3.11	1.14	1.34
18:1w5	0.20	0.22	-	-	0.25	-	0.19	0.16	0.10	0.20	0.16	0.05	0.16	0.15	0.20	0.18	0.17	0.02
18:0	0.87	0.97	1.03	1.63	1.13	0.34	0.66	0.75	1.25	1.02	0.92	0.27	1.51	1.46	1.82	2.19	1.75	0.34
20:4w6	12.64	12.19	3.14	3.03	7.75	5.39	6.00	13.25	4.85	4.82	9.73	5.76	11.24	9.11	5.64	4.80	7.70	3.01
20:5w3	10.06	9.20	2.80	3.09	6.29	3.88	2.70	2.01	1.71	1.46	1.97	0.54	15.03	12.07	10.94	8.82	1.72	2.59
20:3w6	0.15	0.12	0.05	0.15	0.12	0.05	1.59	1.23	0.05	0.17	0.76	0.77	0.16	0.47	0.15	0.07	0.21	0.18
20:2	1.44	1.33	0.25	0.25	0.82	0.66	0.44	0.15	0.40	0.38	0.34	0.13	0.99	0.74	0.10	0.05	0.47	0.47
20:3	0.49	0.39	0.12	0.20	0.30	0.17	0.17	0.04	0.19	0.14	0.14	0.07	0.36	0.26	0.27	0.30	0.30	0.05
unsat. 20	0.14	0.08	0.07	0.14	0.11	0.04	0.08	0.16	0.10	0.10	0.11	0.03	0.23	0.13	0.17	0.10	0.16	0.06
*120:0	1.00	0.10	0.05	0.10	0.31	0.46	0.19	0.08	0.10	-	0.10	0.07	0.23	0.19	0.29	0.16	0.22	0.06
20:1w9	0.76	0.74	0.40	0.22	0.53	0.26	0.49	0.46	0.15	0.20	0.33	0.17	1.55	1.23	1.48	1.53	1.45	0.05
20:1w8	0.18	0.16	0.15	0.21	0.18	0.03	0.20	0.19	-	0.11	0.17	0.04	0.27	0.21	0.30	0.20	0.25	0.05
20:0	0.12	0.12	-	-	0.12	-	0.14	0.15	-	0.28	0.19	0.08	0.14	0.12	0.05	0.18	0.13	0.05
21:0	0.28	0.25	0.10	0.35	0.25	0.11	0.32	0.31	0.10	0.95	0.42	0.37	0.33	0.25	0.24	0.27	0.27	0.04
Polyene	5.56	3.34	5.40	1.38	3.92	1.97	2.89	2.44	0.61	1.05	1.75	1.09	9.16	5.76	3.91	3.24	5.52	2.65

Erläuterungen
 einer polaren und apolaren Kapillarsäule (Index 1) oder Elution auf apolarer Kapillarsäule (Index 9). - Auf dem 95%-Niveau in (A) signifikant von (B) oder (C) vorterschobene Mittelwerte sind unterstrichen. Signifikant höhere oder niedrigere Konzentrationen in Kompartiment (A) sind durch + oder - in (B) oder (C) gekennzeichnet.
 *) GC-MS-Bestätigung noch unvollständig. W ≠ C

Die GC-Analyse erfolgte an 2 Geräten, mit Co-Elution auf

Bemerkenswert erscheint den das Verteilungsmuster der Tuberculostearinsäure (10Me16:0), da es auf eine hohe Biomasse-Konzentration anaerober Sulfat-reduzierender Bakterien in der RPD-Schicht schließen läßt. Dieser Biomarker ist auch in der Thiosulfat-oxydierenden Anreicherungskultur nachzuweisen. Möglicherweise haben Schwefel-oxydierende und Sulfat-reduzierende Bakterien "Consortia" gebildet (Jørgensen, 1977, Biebl und Pfennig, 1978). Dieses würde bedeuten, daß verschiedene Bakteriengruppen den Schwefelkreislauf auf kleinstem Raum (in den Gangwandungen) schließen können. Für höhere Nahrungskettenglieder (Mikro- und Meiofauna), die sich von dieser Schwefelbakterien-Mikroflora ernähren und hier ihre Nische gefunden haben, scheint der Begriff des "Thiobios" (Boaden, 1980) daher gut zuzutreffen.

Zusammengefaßt ergeben zwei voneinander unabhängige Methoden zur Bestimmung der Abundanz oder Biomasse chemoautotropher Schwefelbakterien keine Unterschiede zwischen den oxydierten Gangwandungen von Nereis diversicolor und dem umgebenden Sediment. Dieses steht im Gegensatz zum Maximum chemoautotropher CO₂-Fixierung in den Gangwandungen. Dieser scheinbare Widerspruch konnte durch Messungen der Poly-β-hydroxybuttersäure (PHB)-Konzentrationen in den entsprechenden Sedimentkompartimenten geklärt werden. In den Gangwandungen sind diese um ein Vielfaches höher als in den übrigen Sedimentzonen (Reichardt, 1987f, Fig.7). Das wiederum läßt auf "unbalanced growth" (Nickels et al., 1979) und "grazing" (Morrison & White, 1980) schließen. Damit ist es sehr wahrscheinlich, daß die relativ geringen oder gar nicht vorhandenen Unterschiede von Bakterien-Biomasse in den Gangwandungen und im umgebenden Sediment ein Fließgleichgewicht widerspiegeln, das in den Gangwandungen durch einen hohen Fraßdruck bacterivorer Konsumenten (Mikro- und

Meiofauna) aufrecht erhalten wird. Diese Annahme wird auch durch Messungen der Bakterienproduktion in den Röhrenwandungen von Arenicola marina gestützt. Demnach ist die Inkorporation von Thymidin in bakterielle DNA an den Gangwänden um ein Vielfaches höher als im umgebenden Sediment (Reichardt, 1987 g, Fig.3). Nach Käfig-Experimenten von White et al. (1979) scheint detritovore Makrofauna anaerobe und mikroaerophile Aufwuchsbakterien zu bevorzugen.

Diese in Litoralsedimenten gewonnenen Ergebnisse lassen den Schluß zu, daß Polychaeten-Gänge auch als "gardening"-Zentren in Betracht kommen. Verteilungsmuster für die Meiofaunagruppe der Gnathostomuliden, deren Nahrungsgrundlage eine Schwefelmikroflora im Bereich der Röhrenwandungen von Arenicola marina sein könnte, stützen diese These (Reise, 1981). Das würde zugleich bedeuten, daß die beschriebene Form von "gardening" perizoischer Bakterien durch benthische Makrofauna nicht zwangsläufig auf eine drastische Verkürzung der Nahrungsketten hinauslaufen muß.

Positive Rückkopplungen zwischen Makrobenthos und perizoischen Sedimentbakterien sind nicht auf das Litoral beschränkt (Reichardt, 1987 c,d). Eine relativ geringe Anzahl von Stichproben für GC-MS- Biomarker-Analysen reichte jedoch nicht aus, um globale Makrofauna-Sedimentbakterien-Korrelationen zu untersuchen. Einen Eindruck von der Bandbreite mikrobieller Biomarker-Konzentrationen in Oberflächensedimenten (0-2 cm Sediment-Tiefe) vermitteln Meßwerte aus drei sehr unterschiedlichen Regionen (Tabelle 3.1.5-2:) 1. dem Makrofauna-reichen, flachen Lagunen-Sediment mit mehr als 4000 Individuen/m² Nereis diversicolor, 2. ebenfalls Makrofauna-reichen antarktischen Sedimenten (Knox &

Lowry, 1977) aus dem Bereich der Bransfield-Straße in 115 m - 2280 m Wassertiefe und 3. dem dünner besiedelten Vöring-Plateau in der Norwegischen See in 1240 m und 1970 m Wassertiefe.

Tabelle 5.1.5-2

MEMBRANLIPID - BIOMASSE (PHOSPHOLIPID-FETTSÄUREN) IN MARINEN SEDIMENTEN						
ANTARKTIS			ZUM VERGLEICH:			
	115 M	460 M	2280 M	NORWEGEN-SEE 1244 M	1969 M	OSTSEE-LAGUNE 0.5 M
GESAMT-PHOSPHO- LIPIDE (NMOL G ⁻¹)	10.9	7.4	5.5	0.5	3.7	32.5
GRUPPENWEISE (MOL %)						
N-UNGESÄTTIGT	17.1	9.1	8.3	5.3	9.2	14.6
I & A -VERZWEIGT	8.1	14.1	12.8	4.0	7.9	4.2
ZYKLISCH	3.3	6.9	6.9	1.6	1.8	2.3

Es fällt auf, daß die Summe spezifischer Bakterien-Biomarker (n-ungesättigte, iso- und anteiso-verzweigte sowie zyklische Fettsäuren in Mol%) im antarktischen Meeresboden Höchstwerte erreicht, während die Gesamt-Phospholipid-Biomasse zwischen den Extremwerten des Lagunensediments und des Vöring-Plateaus liegt. Eingehende GC-MS-Analysen antarktischer Litoralsedimente in der McMurdo-Bucht haben inzwischen bestätigt, daß in diesem Lebensraum mit extrem hohen Bakterien-Biomasse-Konzentrationen zu rechnen ist (Smith et al., 1986). Zwei benachbarte, hinsichtlich ihres Makrobenthos als eutroph und oligotroph eingestufte Teile der McMurdo-Bucht (Dayton & Oliver, 1977) zeigen Bakterien-Biomasse-Unterschiede von etwa einer Zehnerpotenz (Smith et al., 1986).

Ob erhöhte Bakterien-Dichten in permanent kalten Sedimenten auch den Weg zu einer "passiven" Kaltadaptation des Kohlenstoffabbaus aufzeigen, soll noch erörtert werden (Abschnitt 3.3.3).

3.2. VERSUCH EINER TYPISIERUNG VON BENTHOS-BAKTERIEN

3.2.1 Aufstellung von Kriterien

Biomarker-Analysen (Guckert et al., 1985) sind keineswegs weit genug entwickelt, um alle Prokaryonten zu erfassen, die in marinen Sedimenten genügend hohe Abundanzen erzielen und daher als repräsentativ gelten können. Vorstellungen, die mikroskopische Untersuchungen, Isolierungen aus Anreicherungskulturen und Biomarker-Analysen von der Dominanz und der Funktion bestimmter Bakterien in Sedimenten vermitteln, sind sehr lückenhaft (z.B. Rheinheimer, 1974). Versucht man dennoch, typische Sedimentbakterien zu definieren, so ist es oft unvermeidlich, von bestimmten physiologischen Eigenschaften ausgehend auf eine ökologische Nische zu schließen.

Verteilungsmuster der Gesamt-Zelldichte von Bakterien in Sedimenten lassen den Schluß zu, daß typische Benthosbakterien dazu neigen, Aufwuchs auf Sedimentpartikeln zu bilden. Nach einer quasistatistischen "path"-Analyse über Kohlenstoffgehalt und Makrozoobenthos einen stark positiven Einfluß auf die Gesamt-Bakterien-Biomasse aus (Schwinghamer, 1983). Darüber hinaus unterscheiden sich mikrobielle Lebensräume in der Wassersäule und im Sediment durch weitere Kriterien, die dazu beitragen können,

ökologische Nischen für Sedimentbakterien etwas deutlicher zu definieren (Tabelle 3.2.1-1).

Im Sediment abgelagerte Detrituspartikel bieten gerade solchen Destruenten eine ökologische Nische, die einen engen Zellkontakt mit Struktur-Biopolymeren herstellen, bevor ein nennenswerter Abbau dieser Substrate durch extrazelluläre Enzyme erfolgen kann (Christison & Martin, 1971, Sundarraaj & Bhat, 1972, Berg et al., 1972 a und b, Wiegel & Dijkstra, 1984, Kauri & Kushner, 1985 sowie eigene Untersuchungen am Chitinzer-setzer Cytophaga johnsonae).

Weitere Bakterien-Mikrohabitate entstehen durch Redoxpotential-Sprungschichten und chemische Konzentrationsgradienten, in denen sich "Gradienten-Organismen", insbesondere chemolithotrophe und mikroaerophile Bakterien, anreichern. Die Diffusionsbarrieren für gelöste Gase in Sedimenten sind hoch, so daß sich hier viel rascher Nischen für anaerobe oder fakultativ anaerobe Bakterien bilden, als dieses im freien Wasser der Fall wäre (z.B. Jörgensen & Revsbech, 1985).

Feinstrukturierte physikochemische Schichtungsstrukturen können aus hydrographischen oder biologischen Gründen (Bioturbation) plötzlich zusammenbrechen. Strategien, solche Katastrophen zu überleben, könnten bestehen in: hoher Mobilität, stoffwechselphysiologischer Vielseitigkeit oder einem Zusammenschluß zu syntrophischen Aggregaten und "Consortia" mit kurzgeschlossenen Stoff-Kreisläufen (z.B. Biebl & Pfennig, 1978). Schließlich wirkt das Zoobenthos lokal

Tabelle 3.2.1-1. Charakterisierung bakterieller Lebensräume im marinen Sediment

*) auch für bestimmte gleitende Bakterien typisch

Milieu-Eigenschaften in:	Wassersäule	Sediment	Bakterielle Anpassungen in Sedimenten
Oberfläche fester, inerter Substrate	meist gering	stets sehr groß	Aufwuchsbildung
Organische Detritus-Partikel	sedimentieren	akkumulieren (u.a. infolge Sedimentation)	Bakterien produzieren Zelloberflächen-gebundene Enzyme zum POM-Abbau *)
Chemische Konzentrationsgradienten (gelöster Case und Nährstoffe)	großräumig	kleinskalig, oft sehr steil	Mikroaerophilie; aerobe Chemolithoautotrophie
Anoxie	gering	oft bedeutend	Anaerobe Atmung u. Fermentation S-Kreislauf, * anaerobe Chemolithoautotrophie
Stabilität physikochemischer Fronten und Schichtungsstrukturen	weniger empfindlich	empfindlich im Mikromaßstab; abhängig von biolog. Rhythmen	"Gradientenorganismen" *) oder physiologische Vielseitigkeit, Bildung von "Consortia"
Zerstörungen von Milieu-Strukturen und deren biologische Folgen	geringer	gravierend, z.B. Turbidite, Bioturbation	Physiologische Vielseitigkeit, *) Überlebensstrategien copiotropher Bakterien
Verfügbarkeit organischer Nährstoffe (DOM)	geringer	oft hoch; fleckhaft unter dem Einfluß des Zoobenthos	Copiotrophie *)
Standorts-Bindung der Nahrungskettenglieder	höchstens partiell	charakteristisch	Detritus-Nahrungsketten, "Cardening"

als eine Quelle hoher Nährstoff-Konzentrationen, die "copiotrophe" (zymogene) Bakterien begünstigen.

Diese Auflistung macht bereits deutlich, daß es sich bei Sedimentbakterien um eine heterogene Gruppe handelt. Soll der holistische Ansatz von Biotop-Analysen durch Kulturversuche auf reduktionistischer Ebene untermauert werden, so spielen die Kriterien zur Auswahl geeigneter Kulturen eine entscheidende Rolle. Um einen Einblick in die Physiologie der Kaltadaptation des Katabolismus organischer Substrate und potentieller Überlebensstrategien zu gewinnen, wurden neben psychrophilen Bakterien aus dem antarktischen Benthos auch gleitende Bakterien (Flavobacterium-Cytophaga-Gruppe) herangezogen (Abschnitte 3.4.2 & 3.4.3).

3.2.2 Sedimente als Lebensraum gleitender Bakterien

Keimzahlbestimmungen hatten gezeigt, daß die Abundanz Cytophaga-artiger Bakterien ("CLB", Reichenbach & Weeks, 1981) in der Zoosphäre von Arenicola marina deutlich erhöht war (s.o.). Andere Formen gleitender Bakterien, die lange Filamente bilden, können mit bis zu 50 % zur benthischen Bakterien-Biomasse beitragen (Godinho-Orlandi & Jones, 1981 a). Schwefeloxydierende, chemolithotrophe Verwandte dieser Formen wie Beggiatoa oder Thioploca sind für ihre Massenanreicherungen ("Matten") und ihre Rolle in benthischen Nahrungsketten bekannt (Gallardo, 1978, Henrichs & Farrington, 1984, Grant & Bathmann, 1987).

Die Biomasse gleitender Bakterien in Sedimenten quantitativ zu erfassen, ist problematisch. Denn

epifluoreszenzmikroskopische Desorptions- und Präparationsverfahren haben sich oft als unzureichend erwiesen und die schlechte Kultivierbarkeit bestimmter Formen setzt auch den Keimzahlbestimmungen enge Grenzen. Kürzlich hat man nachgewiesen, daß eine Gruppe ungewöhnlicher Sulphonolipide (Capnoide) für die gleitende Beweglichkeit von Bakterien verantwortlich ist (Abbanat et al., 1986). Ob sich diese Stoffgruppe als ein Biomasse-Marker zur Erfassung gleitender Bakterien im Sediment eignet, muß noch untersucht werden. Filamentbildende Formen wie Beggiatoa und Vitreoscilla besitzen wahrscheinlich keine Capnoide (Godchaux & Leadbetter, 1983). Andere ungewöhnliche und für Biomarker-Diagnosen geeignete Phospholipidfettsäuren scheinen gegenwärtig bei gleitenden fädigen Formen nicht bekannt zu sein (Nichols et al., 1986; Reichardt, 1987 f, Tabelle 1: Beggiatoa).

Wie ist die ökologische Nische gleitender Bakterien in marinen Sedimenten zu definieren? Ein verbreitetes Merkmal benthischer Bakterien besteht in der Aufwuchsbildung auf Sedimentpartikeln (Meadows & Anderson, 1966, Weise & Rheinheimer, 1978, Schwinghamer, 1983). Trotz der Fähigkeit vieler Eubakterien, sich irreversibel an feste Substrate zu binden (Berkeley et al., 1980, Costerton, 1984, Fletcher & McEldowney, 1984), scheint die Mehrzahl der Aufwuchsbakterien in einigen marinen Sedimenten nur reversibel an Sedimentpartikel adsorbiert zu sein (Marshall et al., 1971). Davidson & Fry (1987) haben in einer Modellrechnung für Tiefseesediment errechnet, daß die Ablöse-Rate von Aufwuchsbakterien mit 0.83 h^{-1} über 20 mal so hoch wie die Wachstumsrate (0.038 h^{-1}) war. übrigen Transportprozesse und entscheidet daher über die Gleichwohl mag dieses Verhalten eher auf den Extremfall solcher Sedimente beschränkt sein, deren Gehalt an

organischem Detritus gering ist. Im anderen Extrem bilden sich auf rein organischen Aufwuchssubstraten äußerst dichte Bakterienfilme. Dabei ist die bakterielle Anheftungstendenz zumindest in den Anfangsphasen der Aufwuchsbildung wesentlich stärker ausgeprägt (Hossell & Baker, 1979, Kirchman et al., 1980, Koop et al., 1982, Reichardt & Dieckmann, 1985).

Reversible Adsorption bringt schließlich auch physiologische Vorteile mit sich, die vor allem die Überlebensstrategie "copiotropher" mariner Isolate bestimmen (Kjelleberg et al., 1982). Wenn "aktive Motilität" und kurze Verweildauer auf Sedimentpartikeln typische Eigenschaften von Sedimentbakterien sind (Davidson & Fry, 1987), dann haben gleitende Bakterien diesen Dualismus von Motilität und Sessilität auf eine einzigartige Weise gelöst.

Gleitende Bakterien erreichen Geschwindigkeiten von einigen μm bis maximal $150 \mu\text{m}$ pro Minute (Burchard (1981), während begeißelte Bakterien sich mehrere Millimeter pro Minute fortbewegen können (Schlegel, 1985). Daraus erhebt sich die Frage, ob begeißelte Formen im Sediment Vorteile aus ihrer wesentlich schnelleren Beweglichkeit ziehen können.

Wie Berg (1975a und b) sowie Purcell (1977) gezeigt haben, steht die Schwimmbewegung von Bakterien wegen ihrer geringen Größe ganz unter dem Einfluß der kinematographischen Viskosität μ , da die Reynold'sche Zahl $R = a v / \mu$ infolge des geringen Trägheitsmoments ($a v$) äußerst klein ist. Bei einer so kleinen Reynold'schen Zahl übertrifft die lokale Diffusion die übrigen Transportprozesse und entscheidet daher über die Verfügbarkeit gelöster Nährstoffe. Erst nach dem Durchschwimmen einer relativ langen Mindeststrecke

gelingt es dem Bakterium, den Einfluß der lokalen Diffusion (D) gleichsam abzustreifen. Diese Strecke l ($> D/v$) ist etwa $30 \mu\text{m}$ lang, wenn ein begeißeltes Bakterium mit einer Geschwindigkeit $v = 0.03 \text{ cm s}^{-1}$ schwimmt und die Diffusion eines gelösten Substrats hierbei $D = 10^{-5} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ beträgt. Auf Sediment übertragen heißt dies, daß der freie Porenraum zwischen den Sedimentteilchen wesentlich größer als $30 \mu\text{m}$ sein müßte, damit ein chemotaktisches, begeißeltes Bakterium durchschnittlicher Größe einen Vorteil aus seiner hohen Beweglichkeit ziehen könnte.

Chemische Stoffgradienten unterliegen in marinen Sedimenten rhythmischen Schwankungen, durch die auch Bakterien-Mikrohabitate ihre Lage verändern (Nelson et al., 1986 a, b). "Gradientenorganismen" suchen aktiv die für sie optimalen Stoffkonzentrationen auf und müssen daher den instabilen Konzentrationsgradienten im Interstitial folgen. Unter den gleitenden Bakterien sind S-oxidierende Beggiatoa species in der Lage, mit Hilfe der Chemotaxis die für sie optimale Mikronische zu erreichen (Nelson & Jannasch, 1983, Troelsen & Jörgensen, 1982, Nelson et al., 1986 a). Obwohl sie durch ihre gleitende Motilität um Zehnerpotenzen langsamer als begeißelte Bakterien sind (s.o.), passen sie sich einer allfälligen Verlagerung stofflicher Gradienten im Porenwasser mariner Sedimente so gut an, daß sogar Massenentwicklungen (Mattenbildung) nicht selten sind (z.B. Juniper & Brinkhurst, 1986).

Eine andere Möglichkeit, widrige Lebensbedingungen in instabilen Sediment-Mikronischen stoffwechselaktiv zu überleben, würde ein Zusammenschluß von Stoffwechseltypen, die sich physiologisch ergänzen, zu syntrophen Aggregaten bieten (Jones et al., 1984, Logan & Hunt, 1987). Doch ist diese Strategie weder für glei-

tende Bakterien noch für Sedimente spezifisch. Heterotrophen Bakterien steht in Sedimenten gewöhnlich ein reicherer Substrat-Pool als in der Wassersäule zur Verfügung (Nedwell, 1987). Vor allem Sedimentation und Lebenstätigkeit der Makrofauna treiben den organischen Nährstoffpegel zeitweilig und lokal begrenzt in die Höhe. An derartige Substratschübe sind "copiotrophe" (zymogene) Bakterien angepaßt, die eine wesentlich geringere Substrataffinität als planktische Bakterien besitzen (Jones & Simon, 1986). Unter gleitenden, Filament-bildenden Sedimentbakterien sind Vertreter mit hoher und geringer Substrataffinität bekannt (l.c.). Daneben zeichnen sich bestimmte Cytophagen durch eine erhebliche Flexibilität ihres Stoffwechsels aus und können sich auch an extreme Schwankungen des Nährstoffangebots anpassen (Reichardt et al., 1983, Abschnitt 3.4.3). Aquatischen Cytophagen fällt schließlich wegen ihrer besonderen Fähigkeit zum Polysaccharid-Abbau eine wichtige Rolle beim Aufschluß von Struktur-Biopolymeren im sedimentierten Detritus zu (Stevenson et al., 1974, Reichardt, 1974, Fenchel & Blackburn, 1979, Vance et al., 1980, 1982), Parsons et al., 1985, Reichenbach & Dworkin, 1981, Reichardt et al., 1983).

Die soeben skizzierten besonderen Funktionen gleitender Bakterien in benthischen Lebensräumen zeigen, daß es sich hierbei um eine heterogene Gruppe handelt, die sehr wirksam an verschiedene Sediment-typische Milieubedingungen angepaßt ist. Wollte man anhand von Funktions-Kriterien und Abundanz-Schwerpunkten zwischen planktischen und benthischen Bakterien-Typen unterscheiden, so wären die gleitenden Bakterien eher dem Benthos zuzurechnen.

Numerisch-taxonomische Untersuchungen Chitin-abbauender Bakterien in Wasserproben (mit maximal 10^4 CFU/ cm^3) und Sedimentproben (mit maximal 6×10^5 CFU/ cm^3) eines Ästuars erbrachten zugleich neue Erkenntnisse für die Taxonomie Cytophaga-artiger (CLB) Bakterien. Das Isolierungsprogramm und die Testmerkmale waren so gewählt, daß neben den taxonomischen auch ökophysiologische Gesichtspunkte mitberücksichtigt werden konnten (Reichardt et al., 1983).

Die Ästuar-Isolate besaßen teils marine, teils limnische, teils aber auch typische Eigenschaften von Brackwasser-Bakterien. Die meisten Cytophaga-artigen Isolate gehörten zwei Hauptgruppen an. Eine recht einheitliche, nur salztolerante Stämme umfassende Gruppe, zu der auch Cytophaga johnsonae und Cytophaga aquatilis zählten, war fakultativ anaerob, oligonitrophil und durch den Besitz besonderer Pigmente (Flexirubine) gekennzeichnet. Die meisten Vertreter dieser Gruppe bauten Chitin optimal in Abwesenheit einer organischen N-Quelle ab. Dagegen war eine zweite, aus verschiedenen kleineren "Phäna" zusammengesetzte Gruppe auf organischen Stickstoff (Pepton) angewiesen, um wachsen und chitinolytische Enzyme produzieren zu können. Diese Isolate waren halophile (salzbedürftige) Aerobier und produzierten keine Flexirubin-Pigmente (Reichardt et al., 1983).

3.3. KATABOLISMUS I. EXTRAZELLULÄRER ABBAU VON DETRITUS-PARTIKELN (P.O.M.) IM BIOTURBATEN SEDIMENT

Während die Bedeutung des pelagisches Energieflusses in den Tropen zu überwiegen scheint, spielt der benthische

Energiefluß in polaren und subpolaren Meeren eine besondere Rolle. Man hat spekuliert, daß die Entstehung der Polarmeere im Tertiär zur Evolution neuer Kategorien und "Strategien" des Energieflusses geführt hat, die durch die saisonale Sedimentation organischer Partikel geprägt werden ("sinking chains" - (Höpner-Petersen, 1984). Um die Assimilation der in organischen Detritus-Partikeln (POM) gebundenen Energie zu gewährleisten, müssen extrazelluläre Enzyme die POM in gelöste organische Substanz (DOM) überführen (Billen, 1982, Reichardt, 1986 b). Die Einschleusung von Detritus in den benthischen Energiefluß wäre desto wirksamer, je enger die Wirkung Detritus-abbauender Enzyme an die Lebenstätigkeit des Makrozoobenthos gekoppelt ist und je effizienter allfällige Aktivitätsminderungen infolge der permanent niedrigen Temperaturen und des hohen hydrostatischen Drucks in situ kompensiert werden.

Eigene Untersuchungen galten dem Nachweis jener Enzymaktivitäten, die organische Gerüstsubstanzen in assimilierbare Kohlenstoffverbindungen (DOM) überführen (Reichardt, 1986 b, 1987 a). Im Vordergrund standen Auswirkungen der Bioturbation durch Makrofauna (Reichardt, 1987 c, g und f) sowie potentielle Mechanismen der Kaltadaptation (Reichardt, 1987 c und e) in polaren Meeresböden.

3.3.1 Nachweismöglichkeiten des enzymatischen Abbaupotentials

Während geochemische Analysen die Konzentrationen potentieller Enzymsubstrate erfassen, liefern Enzymaktivitätsbestimmungen ein (maximales) Maß für die Menge der am Umsatz dieser Substrate beteiligten Enzyme

(z.B. Verstraete et al., 1976). So gelingt auch ein Einblick in Regulationsmechanismen und Kinetik der Umsetzungen. POM-lösende Enzyme, die die Umsetzung partikulärer Substrat-Komponenten (POM) zu gelösten, assimilierbaren Produkten (DOM) katalysieren, stellen hierbei einen Sonderfall dar. Denn das Größenverhältnis zwischen einem extrazellulär aktiven Enzym-Molekül und einem Substrat-Partikel ist umgekehrt wie bei den (meist intrazellulären) Umsetzungen gelöster Substrate. Sorptionsprozesse führen zu weiteren Komplikationen (Reichardt, 1987 a, Fig. 6). Schließlich zeigen Enzyme, die partikuläre Substrate (Polysaccharide) angreifen, eine extrem geringe, von der Partikelgröße abhängige, molekulare Aktivität (= Zahl hydrolysiertes Glucosid-Bindungen pro Zeiteinheit und Enzymmolekül). Während diese bei kleinen gelösten Substratmolekülen Werte von 10^7 - 10^8 pro Minute erreicht, ist sie beim Cellulose-Abbau um 4-5 Zehnerpotenzen geringer (Reese, 1977).

Mit dem Nachweis POM-lösender Enzymaktivitäten in marinen Sedimenten wurde größtenteils Neuland beschritten. Auch in der erheblich weiter entwickelten terrestrischen Enzymologie ist dieser Aspekt lange unberücksichtigt geblieben (Burns, 1977). Eine von Stamm (1963) und Hagen et al. (1966) entwickelte Reaktivfärbung von Struktur-Biopolymeren eröffnete zugleich die Möglichkeit, definierte biopolymere Gerüst-Substanzen oder Detrituspartikel zu markieren, um die gelösten Abbauprodukte in einem sehr einfachen (photometrischen) Nachweis erfassen zu können (Rinderknecht et al., 1967 und 1968, Poincelot & Day, 1972, Leisola & Linko, 1976, Reichardt, 1986 b).

Da mit dieser Methodik alle gelösten Spaltprodukte pauschal bestimmt werden können, ist sie ganz darauf zugeschnitten, enzymatische Lösungsprozesse an

Detrituspartikeln unabhängig vom Molekulargewicht der Reaktionsprodukte zu erfassen. Dieses bedeutet, daß vorwiegend Endo-Polysaccharasen und Endo-Proteasen bestimmt werden, die Makromoleküle nach dem Zufallsprinzip zerlegen (Linkins et al., 1984). Dagegen spalten Exo-Enzyme definitionsgemäß terminal niedermolekulare Makromolekülbausteine ab. Diese Reaktion ist viel weniger geeignet, den Übergang von der partikulären Detritus-Phase zum gelösten re-assimilierbaren Substrat zu beschreiben, wird aber dank einfacher fluorometrischer Nachweismöglichkeiten relativ häufig in aquatischen Ökosystemen eingesetzt (Someville, 1983, Hoppe, 1983, Meyer-Reil, 1987).

Vergleicht man die gebräuchlichsten Methoden zum Nachweis enzymatischer POM-DOM-Umsetzungen (Reichardt, 1987a, Tabelle 1), so erscheint die auf dem Nachweis gelöster Farbstoff-markierter Reaktionsprodukte beruhende Bestimmung (dye release assay) am besten geeignet, um endo-enzymatische Aktivitäten für eine maximale Zahl partikulärer Substrate zu bestimmen. Ihre Empfindlichkeit ist mit der (langwierigeren) chemischen Bestimmung von Biopolymeren-Spaltprodukten vergleichbar (Reichardt, 1987 a, Tabelle 3). Durch Reaktivfarbstoff-Markierung komplexer natürlicher Substrate, wie von Enteromorpha-Zellwänden, (Reichardt, 1986 a, 1987 a) ließ sich das komplexe POM-Substrat-Milieu in situ weitgehend simulieren.

Gleichwohl hält sich die Anpassung der Methode an die Reaktionsbedingungen in situ in Grenzen. So ist mit Unterbestimmungen zu rechnen, weil der Reaktiv-Farbstoff einen Teil der enzymatischen Reaktionsorte blockiert (Hagen et al., 1966) und weil durch die Herstellung getrockneter Substrate die enzymatische Abbaubarkeit eingeschränkt wird (Vance et al., 1982). Methodische

Untersuchungen mit einem Skleroprotease-Substrat ergeben ferner, daß die Enzym-Aktivität exponentiell mit zunehmender Substratpartikelgröße abnimmt (um den Faktor 4 im Partikelgrößenbereich von 63 bis 1000 μm)- <Reichardt, 1987 a>.

Während Sediment-Extrakte Maximalwerte des enzymatischen Abbaupotentials liefern, spielt in situ die Adsorption an Sedimentpartikel eine überragende Rolle (Reichardt, 1987 a). Inaktivierungseffekte hängen vom organischen Film auf den Sedimentpartikeln ab und nehmen in feinerkörnigen Sedimenten rapide zu (so zum Beispiel beim Übergang von mittlerem Sand zu Silt um zwei Zehnerpotenzen, - Reichardt, 1987 a, Fig.8). Ähnliche Wirkungen sind von Enzymen in terrestrischen Böden bekannt (Filip, 1979, Kanazawa & Filip, 1986). Auch eine für gelöste Protease-Reaktionsprodukte nachgewiesene Adsorption an Sedimentpartikel (Reichardt, 1987 a, Fig.10) mag eine regulatorische Inhibitorwirkung (Produkthemmung) besitzen (Engasser & Horvath, 1974 b).

Ein Antagonismus zwischen Diffusionshemmung und chemischer Hemmung, der in Reaktionssystemen mit gelösten, diffusiblen Enzym-Substraten wirksam wird (Engasser & Horvath, 1974 a), fehlt in Gegenwart partikulärer Substrate. Da diese nicht diffundieren können, wird die auf Immobilisierung (Adsorption) des Enzyms beruhende Aktivitätshemmung durch Umlagerungen der Partikel vermindert. Hierbei würde der bioturbierenden Makrofauna eine besondere Rolle zufallen. Schließlich treten zu solchen Umschichtungseffekten auch Desorptionseffekte, wenn Sediment in den Verdauungstrakt detritovorer Benthostiere gelangt und sich die physikochemischen Voraussetzungen für die Sorption ändern.

3.3.2 Einfluß verschiedener Milieufaktoren in bioturbirten Sedimenten

Aktivitätsmaxima POM-lösender Enzyme (Cellulase, Chitinase und andere) bleiben meist auf bioturbate Sedimentschichten begrenzt (Reichardt, 1986 b, 1987 e und g). In bioturbirten Flachwassersedimenten der Kieler Bucht (18 m Wassertiefe) spiegeln die Aktivitäten verschiedener Enzyme recht einheitlich die Rhythmik der Detritus-Zufuhr zum Sediment wider (Sedimentation einer Phytoplankton-Frühjahrsblüte). Substrat-Angebot und Enzymaktivität sind positiv miteinander korreliert. Dieses steht im Einklang mit der landläufigen Vorstellung von einer Stimulierung benthischer Prozesse infolge der von Sedimentationsereignissen ("benthic response", Smetacek et al., 1978, Peinert et al., 1981, Graf et al., 1982, Meyer-Reil, 1983, Davies & Payne, 1984, Kelly & Nixon, 1984, Kelly et al., 1985).

Aufgrund der Schlüsselstellung POM-lösender Enzyme im Energiefluß von Detritus-Nahrungsketten (s.o.) sollte man erwarten, daß deren Stimulierung im Benthos maßgeblich an der Auslösung eines "benthic response" beteiligt ist. Laborversuche, die zum experimentellen Beweis dieser Annahme mit künstlichem, Enzym-freiem Detritus an Sedimentkernen der Kieler Bucht durchgeführt wurden, sind jedoch negativ verlaufen (Reichardt, 1987 a).

Eine rasch abklingende Zunahme der Skleroprotease-Aktivität unmittelbar nach der Partikel-Zugabe deutete Regulationsmechanismen an, die eine Erhöhung des Aktivitätsspiegels im Sediment verhindern könnten (l.c., Fig. 13). Eine andere Versuchsreihe zeigte schließlich, daß die Produktion Skleroprotein-lösender Sediment-Enzyme unter Sauerstoff-Mangel gehemmt wird (Reichardt,

1986, Fig.5). Doch dieses würde die ausgebliebene Enzym-Stimulierung im Experiment nur zum Teil erklären. Denn Polysaccharid-spaltende Enzyme (Cellulase, Chitinase und Agarase) unterliegen höchstwahrscheinlich gänzlich anderen Regulationsmechanismen im Sediment als Proteasen (Lackland et al., 1982, Vance et al., 1982). Darauf lassen jedenfalls gegenläufige räumliche Verteilungen und unterschiedliche Trends bei Volumen-bezogenen und Biomasse (ATP)-spezifischen Aktivitäten schließen (Reichardt, 1986 b, Fig.6 bis 10).

Abgesehen von einem Agarase-Maximum, das mit einem winterlichen Makroalgen-Eintrag zusammenhing, ist eine schlickige, Makrozoobenthos-arme Station der Kieler Bucht (28 m Wassertiefe) stets durch erheblich geringere Enzymaktivitäten gekennzeichnet als eine feinsandige, stärker von Makrofauna besiedelte Probenstation in 18 m Wassertiefe. Sicher spielt der Aktivitäts-hemmende Einfluß geringer Korngrößen im tiefer gelegenen Sediment eine entscheidende Rolle (Haska, 1975, Burns, 1977). Zusätzlich muß man hier aber auch den geringen Makrofauna-Beitrag zur Bioturbation berücksichtigen (Poole & Wildish, 1979). In verschiedenen Sedimenten durchgeführte Untersuchungen haben nämlich eine erhebliche Zunahme extrazellulär wirksamer Enzymaktivitäten in bioturbaten Strukturen (Wurmrohren und Kothaufen von benthischen Makroinvertebraten) gezeitigt (Reichardt, 1987 g und f).

Ob Biopolymeren-abbauende Enzyme in Sedimenten vornehmlich von der detritovoren Makrofauna oder von der Mikroflora produziert werden, erscheint wenig geklärt (Zottoli & Carriker, 1974, Poole & Wildish, 1979, Stuart et al., 1985). Nur relativ selten ist belegt, daß Makrozoobenthos solche Enzyme synthetisiert (Foulds & Mann, 1979, McHenry et al., 1979, Seiderer et al.,

1984). Andererseits zeichnen sich bioturbate Strukturen (Wohngangwandungen) nicht nur als Orte erhöhter Enzymaktivität aus (Reichardt, 1987 g und f), sondern sind auch durch maximale Abundanzen Enzym-produzierender Bakterien gekennzeichnet (Reichardt, 1987 c).

Da extrazelluläre Enzymaktivitäten auch von der Korngrößen-Verteilung im Sediment abhängen (Reichardt, 1987 a), erhebt sich die Frage nach den Auswirkungen der Tier-spezifischen Partikel-Selektion. Die meisten Detritovoren reichern selektiv kleinere Partikel an (Taghon, 1982). Gangwände (a) und Kothaufen (b) von Arenicola marina lassen nur eine geringfügige Verengung (a) bzw. Spreizung (b) des Korngrößenspektrums erkennen (Reichardt, 1987 g). Entsprechend gering ist der Einfluß dieser Korngrößen-Verschiebungen auf extrazelluläre Enzymaktivitäten zu veranschlagen.

Bioturbation durch Arenicola marina schafft zwei Pole enzymatischer Aktivität im Sediment: Während die Aktivitätsgipfel alkalischer Phosphatasen und Sulfatasen gemeinsam mit verschiedenen mikrobiellen Aktivitäten in den Gangwandungen liegen, treten Skleroprotease-Maxima in den Kothaufen auf (Reichardt, 1987 g, Fig.6). Dieses Beispiel lehrt, daß sessile Infauna nicht nur Zentren enzymatischer Abbauaktivität unter der Sedimentoberfläche (in den Gangwandungen) schaffen, sondern umgekehrt auch die Sedimentoberfläche mit bestimmten Biokatalysatoren "versorgen" kann.

3.3.3 Temperaturfaktor: Kaltadaptation

Der größte Teil des Meeresbodens ist mit Temperaturen

unter 2 °C permanent kalt (Baross & Morita, 1978); dennoch war über Temperaturadaptationen extrazellulär-enzymatischer Umsetzungen des Detritus (POM) zu DOM in marinen Sedimenten nichts bekannt. Nach einer Hypothese von Godshalk & Wetzel (1977) ist dieser (enzymatische) Detritus-Aufschluß im Gegensatz zur Mineralisierung assimilierbarer, gelöster Substrate ein temperaturkontrollierter Prozeß. Das würde bedeuten, daß die Intensität des Partikel-Abbaus am Meeresboden minimal ist. Im Pelagial hat die Primärproduktion während einer Phytoplanktonblüte bei -1 bis +2 °C Wassertemperatur ein deutliches Übergewicht über mikrobielle Abbauprozesse (Pomeroy & Deibel, 1986). Demnach fehlt eine wirksame katabolische Temperaturkompensation in der kalten Wassersäule. Die Frage, ob im permanent kalten Benthos wirksamere "Strategien" des Energieflusses (Höpner-Petersen, 1984) und damit auch der Kaltadaptation anzutreffen sind, wurde in antarktischen Sedimenten untersucht. Für Messungen im Temperaturgradienten wurde Probenmaterial von der Oberflächenschicht eingesetzt, da hier der intensivste Kohlenstoffumsatz zu erwarten war (Reimers & Suess, 1983; - Reichardt, 1987 c und e; siehe auch Abschnitt 3.4.1).

Temperaturoptima POM-lösender Enzyme (Skleroproteasen und Chitinasen) in Extrakten antarktischer Sedimente lagen zwischen 40 und 55 °C (Reichardt, 1987e, Fig.2 und 3). Im Vergleich mit Sedimenten der Kieler Bucht bedeutet dieses keine Kaltadaptation gegenüber temporär kalten Sedimenten der gemäßigten Klimazone, obwohl sich die antarktische Benthosfauna (DeVries, 1977) und Bakterienflora (Reichardt, 1987c, siehe Abschnitt 3.1.4.) durch stenotherme Kaltadaptation ihres Wachstums auszeichnen. Wie Untersuchungen an psychrophilen antarktischen Isolaten zeigen, liegen die Aktivitätsoptima Detritus-abbauender Enzyme (wie

Skleroproteasen) jenseits des Wachstumstemperatur-Bereichs dieser Bakterien (z.B. Reichardt, 1987 c, Fig.3).

Die mikrobiologische Literatur enthält nur wenige Angaben über die Temperaturcharakteristik extrazellulärer Biopolymeren-abbauender Enzymaktivitäten (McDonald, 1963, Weimer & Morita, 1974, Helmke & Weyland, 1986). Während Kaltadaptation bei extrazellulären Makromolekül-spaltenden Bakterien-Enzymen nicht belegt ist, sind intrazelluläre katabolische Funktionen bei psychrophilen Bakterien durchaus kaltadaptiert (siehe Abschnitt 3.4.1). In gewissem Umfange gilt dieses auch für Hydrolasen, die (wie alkalische Phosphatasen) als Zelloberflächen-gebunden gelten (Kobori et al., 1984). Die verglichen mit Skleroprotease- und Chitinase-Aktivitäten etwas niedrigeren Temperaturoptima für alkalische Phosphatase und Sulfatase im antarktischen Sediment stimmen darin überein (Reichardt, 1987 e).

Temperaturadaptation auf dem Enzymaktivitäts-Niveau ist vor allem in Stoffwechselwegen, die der Energiegewinnung dienen, bekannt; sie beschreibt nur die auffälligste von mehreren Möglichkeiten, temperaturabhängige Rückgänge im Stoffumsatz zu kompensieren (Hazel & Prosser, 1974, Somero, 1978). Gibt es daher Hinweise auf alternative Strategien der Kaltadaptation, die von der Lage der Aktivitäts-Temperatur-Optima unabhängig sind?

Kaltadaptation auf der Enzym-Affinitäts-Ebene (Hochachka & Somero, 1973) spielt in den untersuchten antarktischen Sedimenten keine wesentliche Rolle (Reichardt, 1987 c). Dagegen deuten Kulturversuche mit psychrophilen Antarktis-Bakterien darauf hin, daß die Synthese bestimmter Biopolymeren-spaltender Enzyme im unteren

Wachstumstemperaturbereich erhöht sein kann (Tabelle 3.3.1-1).

Ferner hat sich am Beispiel Protein-, Chitin-, und Cellulose-zersetzender Bakterien aus bioturbierten antarktischen Sedimenten gezeigt, daß Kaltadaptation von Wachstum und Abbauaktivität sich auch gegenläufig verhalten können (Reichardt, 1987 c, Fig.2). Polysaccharid-abbauende Isolate aus der Zoosphäre zeichnen sich trotz überwiegender psychrophiler Wachstumscharakteristik seltener durch eine psychrophile Aktivitätscharakteristik aus als psychrophile Isolate aus der Umgebung. Dagegen zeigen proteolytische Psychrophile bis auf wenige Ausnahmen auch eine psychrophile Aktivitätscharakteristik. Obwohl erst etwa zehn der insgesamt 605 Isolate zu einschlägigen Kulturexperimenten herangezogen werden konnten, dürfte Kaltadaptation auf der Ebene der Enzym-Synthese (und nicht der Enzym-Aktivität) als eigentliche Ursache der ermittelten psychrophilen Aktivitätscharakteristik in Frage kommen.

Tabelle 3.3.1-1

Enzym-Aktivitäten eines antarktischen "Sedimentbakteriums" (Flavobacterium-Cytophaga-Gruppe, Stamm ANT 540) in Bacto-Pepton-Kultur bei 0°C und 15°C, als spezifische Aktivität (Einheiten/ h . mg Protein).

Kultur bei:	Proteingehalt (mg/l)	Enzymaktivitäten		
		Protease	Sulfatase	Chitobiase
0 °C	673	11.1 ±1.6	51.6 ±4.5	103 ±14.6
15 °C	430	9.1 ±3.6	30.0 ±16	125 ±2.3

Möglicherweise ist Kaltadaptation der Synthese Detritus-abbauender Enzyme nicht auf permanent kalte Ökosysteme und kalt-stenotherme Organismen beschränkt. So weisen zum Beispiel detritovore Fische gemäßigter Breiten bei niederen Temperaturen einen erhöhten Aktivitätsspiegel (wahrscheinlich mikrobieller) Cellulasen auf (Moerland, 1985).

3.4. KATABOLISMUS II. MIKROHETEROTROPH (INTRAZELLULÄRER) ABBAU UND MINERALISIERUNG VON DOM

Definitionen für partikuläre organische Substanz (POM) und gelöste organische Substanz (DOM) orientieren sich rein pragmatisch an der Ausschlußgrenze bestimmter Membranfilter (0.22 oder 0.45 μm , - Strickland & Parsons, 1972). DOM enthält die heterotroph direkt assimilierbaren Kohlenstoff- und Energiequellen. Deren Konzentration liegt in aquatischen Ökosystemen gewöhnlich um eine Zehnerpotenz unter der Konzentration partikulärer organischer Substanz (Parsons et al., 1963). Obwohl in der Regel POM zu DOM umgesetzt wird (s.o.), können bestimmte Prozesse diese Reaktion auch umkehren (Menzel, 1966, Jensen & Søndergaard, 1982). In Sedimenten kommt noch hinzu, daß die meisten anorganischen Partikel, vor allem aber Ton und Silt, mit einem Film organischer Substanzen überzogen sind. Als Hauptursache hierfür wird die Ingestion von Sediment durch detritovore Infauna angenommen (Johnson, 1974).

Entsprechend der Verweildauer sedimentierender Partikel in der Wassersäule vermindert sich auch die Menge und Abbaubarkeit dieser potentiellen DOM-Quelle im Sediment. Jährliche Sedimentationsraten von 40-200 g C pro m^2 in Küstengewässern und 0.04-2.1 g C m^{-2} in der Tiefsee

(Stephens et al., 1967, Zeitzschel et al., 1965; Rowe & Gardner, 1979, Wiebe et al., 1976) beschreiben die Größenordnung dieses Eintrags. Bereits in der Wassersäule ist nur ein Teil der DOM leicht assimilierbar und mineralisierbar (Degens & Mopper, 1976). Im Sediment schrumpft dieser Anteil leicht verwertbarer DOM noch weiter durch Sorptions- oder Komplexbildungsprozesse (Mopper, 1980, Christensen & Blackburn, 1980, Gordon & Millero, 1985, Henrichs & Doyle, 1986). Gewöhnlich bleibt die labile, leicht verwertbare DOM-Fraktion auf die obersten Zentimeter des Sediments beschränkt, während die Gesamt-DOM-Fraktion mit der Sedimenttiefe weiter zunimmt (Seki, 1968, Balba & Nedwell, 1982, Nedwell, 1987).

Konzentrationsprofile der Verteilung organischer Substanz oder ihrer Abbauprodukte ermöglichen die Berechnung eines diagenetischen Modells, das den Kohlenstoff-Fluß im Sediment beschreibt (Billen, 1982, Henrichs & Farrington, 1984). Diese indirekte Methode ist so genau wie das zugrunde liegende Modell. Direktmessungen werden dagegen meist mit Radioisotopen-Substraten durchgeführt, um vor allem über einzelne Teilprozesse Aufschluß zu erhalten. Erstmals von Parsons & Strickland (1962) beschrieben, ist das "relative heterotrophe Potential" eine weit verbreitete Methode, um Inkorporation und Mineralisierung (zu CO_2) definierter Substrate in Wasser und Sedimenten zu erfassen (Reichardt, 1978).

Um echte Stoffumsatzraten messen zu können, müßte die verfügbare in situ Konzentration der untersuchten Kohlenstoffverbindung bekannt, eine gleichmäßige Verteilung des Isotopen-markierten Testsubstrats in allen intra- und extrazellulären "Pools" gewährleistet sein und die Randbedingungen für die Reaktion in situ

durch die Manipulation unberührt bleiben. Diese Voraussetzungen sind vielfach, besonders aber in Sedimenten, nicht erfüllbar (Christensen & Blackburn, 1980, King & Klug, 1982, King & Berman, 1984).

Eigene Messungen der relativen heterotrophen Aktivität basieren auf der Inkorporation in makromolekulare Pools (Baross et.al., 1975, Ramsay, 1976) und der Mineralisierung (CO_2 -Freisetzung aus) Glucose und Acetat. Als dominierender Baustein in Detritus-Polysacchariden und als oft häufigstes Monosaccharid im Sediment-Porenwasser (Mopper et al., 1980) stellt Glucose ein repräsentatives Testsubstrat dar, um die Intensität heterotropher Assimilations- und Mineralisierungsprozesse zu beschreiben. Zugleich dient ^{14}C -markierte Glucose dazu, Stoffwechselwege und kinetische Regulationsprozesse in Bakterien-Kulturen zu analysieren (Reichardt und Morita, 1982 a). Das meist parallel eingesetzte Acetat nimmt eine zentrale Rolle im DOM-Stoffumsatz anaerober Sedimente ein (z.B. Ansbæk & Blackburn, 1980).

3.4.1 Temperaturabhängigkeit des heterotrophen Potentials

Sorokin (1971) hatte die Hypothese aufgestellt, daß durch die niedrigen Temperaturen des Antarktischen Ozeans der mikrobielle Umsatz von DOM stark eingeschränkt ist. Beträchtliche DOM-Mengen würden daher mit dem Tiefenwasser in niedere Breiten verfrachtet und in Auftriebsgebieten der Tropen die bakterielle Produktion stimulieren. Erst kürzlich wurde berichtet, daß mikroheterotrophe Prozesse sogar im kalten Pelagial des Nord-Atlantik während des Auftretens von Phytoplanktonblüten erheblich blockiert sind (Pomeroy & Deibel, 1986). Argumente für die Annahme eines solchen

Mangels an Kaltadaptation beim mikrobiellen DOM-Umsatz wurden bisher stets aus Pelagialuntersuchungen bezogen. Daher erschien es überfällig, diesen auch produktionsbiologisch wichtigen Teilprozeß des Kohlenstoff-Umsatzes im Benthos zu untersuchen. *antarktischen Phytoplankton (Hertz & Kuhn-Hansen, 1982).*

Nach eigenen Untersuchungen an Sedimenten des Antarktischen Ozeans besitzt die Mineralisierung von Glucose ihr Temperatur-Optimum ($\sim 20^{\circ}\text{C}$) im Bereich des Wachstumstemperatur-Optimums extrem kaltadaptierter (psychrophiler) Bakterien (Reichardt, 1987 e, Fig.6). In diesen Temperaturbereich fallen auch die Optima der am stärksten kalt-adaptierten bakteriellen Dehydrogenasen (Takada et al., 1981). Vom Grad der Kaltadaptation mikrobieller Dehydrogenasen wiederum hängt die Effizienz des DOM-Umsatzes und Abbaus ab. Denn die den Mineralisierungsprozessen vorausgehende Assimilation von DOM würde nicht als Geschwindigkeits-bestimmender Schritt in Frage kommen, da ihre Temperaturoptima niedriger, z.T. sogar noch unterhalb des Wachstumstemperaturoptimums psychrophiler Bakterien liegen (Morita et al., 1977, Hodson et al., 1981). *ein relativ konstanter Unterschied zu bestehen. So liegt in*

Im übrigen wirken Temperaturkompensationsmechanismen, wie schon beim POM-Abbau erwähnt, nicht auf einer einzigen Regulationsebene. So macht der Einsatz von C-Positions-markierter Glucose (Hamilton & Austin, 1967) gewisse Aussagen über die Beteiligung einzelner Stoffwechselwege am Mineralisierungsgeschehen möglich. Nach entsprechenden Versuchen mit antarktischen Sedimenten scheint die Vermutung von Rüger (1984) zuzutreffen, daß fermentative Stoffwechselwege in Biotopen mit einer überwiegend psychrophilen Bakterienflora oft bevorzugt werden (Reichardt, 1987 e). *Untersuchungen im Panamabecken, wo Mineralisierungsraten*

Der gegenläufige, CO_2 -verbrauchende Prozeß der

chemoautotrophen CO_2 -Dunkelfixierung verläuft erst auf einem etwas niedrigeren Temperatur-Niveau (meist nahe 10°C) optimal (Reichardt, 1987 e, Fig.7). Noch tiefere Temperaturoptima (nahe 0°C) kennzeichnen die photosynthetische CO_2 -Fixierung des arktischen und antarktischen Phytoplanktons (Neori & Holm-Hansen, 1982, Li et al., 1984). Berücksichtigt man außerdem noch, daß für die heterotrophe Assimilation organischen Kohlenstoffs durch antarktische Bakterien ebenfalls recht niedrige Temperaturoptima ($0-5^\circ\text{C}$) berichtet wurden (Hodson et al., 1981), so zeigen alle diese anabolischen Kohlenstoffumsetzungen eine stärkere Kaltadaptation als der katabolische Prozeß der Mineralisierung zu CO_2 .

Doch wäre es falsch, aus dieser Differenz den Schluß zu ziehen, daß die Kohlenstoff-Remineralisierung in permanent kalten Sedimenten wegen unzureichender Temperaturkompensation blockiert wäre. Vielmehr scheint im Grad der Kaltadaptation anabolischer (assimilatorischer) und katabolischer (dissimilatorischer) Prozesse global ein relativ konstanter Unterschied zu bestehen. So liegt in Winterproben aus einem temporär kalten Sediment (Kieler Bucht) das Temperaturoptimum für Glucose-Mineralisierung immer noch um 10°C über dem in antarktischen Sedimenten ermittelten Temperaturbereich. Diese relative Kaltadaptation auf der Mineralisierungsebene findet auch in der hohen Abundanz zymogener psychrophiler Bakterien im antarktischen Sediment ihren Ausdruck (Abschnitt 3.1.4).

Daß auch permanent kalte Sedimente zu enormen Abbauleistungen befähigt sind, zeigten kürzlich Untersuchungen im Panamabecken, wo Mineralisierungsraten von $180 \text{ mM C m}^{-2}\text{Jahr}^{-1}$ im Tiefseebenthos gemessen worden

sind (Cole et al., 1987). Selbst die bei Tiefsee-Studien bislang meist in Rechnung gestellte Hemmwirkung des hydrostatischen Druckes (z.B. : Jannasch & Wirsen, 1982) auf mikrobielle Prozesse scheint nach neueren Erkenntnissen nicht immer gerechtfertigt zu sein (Cahet & Sibuet, 1986).

Glucose wird nicht nur von Prokaryonten, sondern auch von Eukaryonten einschließlich der Metazoen mineralisiert (z.B. Lopez et al., 1979, Manahan & Richardson, 1983, Montagna, 1984). Da Bakterien sich aber meist durch eine höhere Substrat-Affinität von der Meiofauna unterscheiden (Montana, 1984), gelingt es, die Messungen mit Hilfe niedriger Testsubstratkonzentrationen weitgehend auf Mikroheterotrophe zu begrenzen.

Temperaturoptima der Glucose-Mineralisierung (Reichardt, 1987 e) und hohe Abundanzen kaltstenothermer (psychrophiler) Bakterien in antarktischen Sedimenten (Reichardt, 1987 c) lassen annehmen, daß die psychrophile Mikroflora eine entscheidende Rolle beim DOM-Umsatz im permanent kalten Meeresboden spielt. Bisherige Untersuchungen wiesen den psychrophilen Bakterien aber eher eine Außenseiter-Rolle zu. Zumindest die zymogene, an plötzliche Schübe gelöster Nährstoffe angepaßte Bakterienflora permanent kalter Biotope wurde für weitgehend "eurytherm" (psychrotroph) gehalten (Baross & Morita, 1978). Es liegt daher nahe, die Temperaturcharakteristik der Glucose-Verwertung eines psychrotrophen Bakteriums zu einem Vergleich heranzuziehen (Reichardt & Morita, 1982 c).

3.4.2 Temperaturcharakteristik eines "psychrotrophen" (kalt-eurythermen) "Sediment-Bakteriums"

Cytophaga johnsonae, (Stamm C21) ist ein psychrotrophes Isolat aus einem Binnengewässer (Reichardt, 1974). Dieses gleitende Bakterium ist nur mäßig halotolerant (bis zu 15 ‰) und bildet mit anderen Chitin-abbauenden, meist stärker halotoleranten Stämmen aus einem Ästuar eine taxonomische Einheit (Reichardt et al., 1983, siehe Abschnitt 3.2.2).

Wachstums-Temperaturcharakteristik und Kaltadaptation des Hexose-Stoffwechsels von "C21" hängen jeweils von der Temperaturadaptation ab, die etwa ein bis zwei Generationszeiten beansprucht (Reichardt & Morita, 1982 a, b und c). Temperatur-Gradienten-Versuche mit einheitlichem Impfmateriale sprechen für eine hohe metabolische Flexibilität (Reichardt & Morita, 1982 c).

Die Mineralisierung von Glucose zu CO_2 verläuft bei kaltadaptierten Kulturen im Bereich des Wachstums-Temperatur-Maximums ($\sim 30^\circ\text{C}$) optimal (Reichardt & Morita, 1982 c, Fig.1 und 2). Dieses trifft ebenfalls für die Inkorporation von Glucose in Makromoleküle zu (Fig.3). Temperaturoptima der Glucose-Verwertung im temporär kalten Sediment ($\sim 2^\circ\text{C}$) der Kieler Bucht stimmen mit diesen Daten gut überein. Daß in diesem Biotop die psychrotrophen Bakterien dominieren, muß einfach angenommen werden, da die Abundanz dieser Gruppe selbst im permanent kalten Tiefsee-Benthal der Norwegischen See die der Psychrophilen übertrifft (Norkrans & Stehn, 1978). Seitdem Morita (1975) strenge Kriterien zur Unterscheidung von Psychrophilen und Psychrotrophen eingeführt hat, mangelt es oft an verwertbaren Freilanddaten über die Abundanzen dieser Gruppen. Keine Ausnahme macht hierbei die Kieler Förde

(Hafen), aus der vor 100 Jahren die ersten "psychrophil" genannten Bakterien (Horowitz-Wlassowa & Grinberg, 1933) isoliert worden sind (Fischer, 1887, Forster, 1888). In nicht-temperaturadaptierten Kulturen unterliegen Mineralisierung und Inkorporation von Glucose einer "overshoot"-Reaktion. Solche Auswirkungen einer Stoffwechsel-Überregulation sind überall dort zu erwarten, wo sich ein Stoffwechsel-regulierender Milieufaktor plötzlich ändert (Reichardt & Morita, 1982 c).

Der psychrotrophe Cytophaga-Stamm ist auch in dem Sinne "eurytherm, daß er in Abhängigkeit von der Wachstumstemperatur verschiedene Stoffwechselwege bevorzugt. So überwiegt im unteren Temperaturbereich (unabhängig von der Substratkonzentration) der Embden-Meyerhof-Stoffwechselweg (Glykolyse, - Reichardt & Morita, 1982 c, Fig.4). Ein weiteres Indiz für temperaturabhängige Umschaltmechanismen liefern enzymkinetische Parameter für Transport, Inkorporation und Respiration von Glucose (l.c., Tabelle 2). Ähnliche Mehrphasenkinetiken sind auch bei Freiland-Untersuchungen im marinen Bakterienplankton nachgewiesen (Azam & Hodson, 1981). In Hungerkulturenversuchen, die an Cytophaga Temperaturabhängigkeit von Stoffwechselwegen im Glucose-Katabolismus ist auch bei psychrotrophen Vertretern anderer Bakterien-Taxa bekannt (Olsen & Jezeski, 1963, Lynch et al., 1975, Lynch & Franklin, 1978). Die Dominanz psychrotropher Bakterien im marinen Milieu (Baross & Morita, 1978) läßt vermuten, daß jenes hohe Maß an metabolischer Flexibilität diesen Bakterien überall dort einen Konkurrenzvorteil einräumt, wo Schwankungen von Temperatur und Substratgehalt ausgeprägt sind. Selbst in antarktischen Sedimenten

nehmen sie noch einen beträchtlichen Anteil an der kaltadaptierten Mikroflora zymogener Bakterien ein (Reichardt, 1987 c). Physiologisch betrachtet liegen die Konkurrenzvorteile im extrem kalten Milieu nicht zwangsläufig auf der Seite der kalt-stenothermen (psychrophilen), sondern gelegentlich auch bei den kalteurythermen (psychrotrophen) Bakterien (Harder & Veldkamp, 1971). Ferner ist auch im Antarktischen Ozean mit einem ständigen Eintrag kalteurythermer Bakterien durch Warmblüter (Wale, Robben und Pinguine) oder terrestrische Einschwemmungen zu rechnen.

3.4.3 Überlebensstrategien eines "zymogenen Sediment-Bakteriums"

Die Umgebung detritovorer Benthostiere bietet zymogenen (d.h., an hohe Substratkonzentrationen angepaßten) Bakterien eine ökologische Nische. Hier sind sie präsent, wenn der Spiegel gelöster organischer Nährstoffe im Sediment plötzlich steigt. Überlebensstrategien, die es diesen zymogenen (auch: "copiotrophen") Bakterien ermöglichen, Substrat-arme Perioden zu überdauern, sind bei begeißelten marinen Bakterien bereits eingehend untersucht worden (Morita, 1985). In Hungerkulturversuchen, die an Cytophaga johnsonae bei verschiedenen Temperaturen durchgeführt wurden, hat sich erstmals gezeigt, daß in der Gruppe der gleitenden Bakterien, die hier als typisch benthisch apostrophiert wurden (s.o.), ganz ähnliche Überlebensmechanismen anzutreffen sind (Reichardt & Morita, 1982 b). Diese Reinkulturstudie an einem psychrotrophen und zymogenen gleitenden Bakterium könnte auch als ein Modellfall gewertet werden, um das Überleben einer repräsentativen Bakteriengruppe in bioturbaten Sedimentstrukturen zu beschreiben.

Überlebensfähige Hungerstadien treten in zwei von der Temperatur abhängigen Formen auf: Im Bereich des Wachstumstemperatur-Optimums setzt eine Abrundung zu coccoiden Formen ein. Diese weisen eine gewisse Analogie zu den Überlebensstadien mariner Vibrio species auf (Amy et al., 1983, Amy & Morita, 1983). Dagegen bilden sich bei suboptimalen (Standort-typischen) Temperaturen verkürzte Stäbchen, die keine Schleimhülle mehr besitzen (Reichardt & Morita, 1982 b, Fig.2F).

Im Vergleich zu exponentiell wachsenden Zellen sind die Überlebensstadien wesentlich besser an geringe Substrat-Konzentrationen angepaßt. Dieses wurde an einem Anstieg der Substrat-Affinitäten ($1/k_M$) für verschiedene Stufen der Glucose-Verwertung deutlich (Reichardt & Morita, 1982 b, Tabelle 2). Ähnliche Fähigkeiten, von einer Art "r-Strategie" auf "k-Strategie" (z.B. Jannasch, 1974) umzusteigen, besitzen vor allem Vibrio species (z.B. Morita, 1985), die oft mit mariner Makrofauna vergesellschaftet sind (Sochard, 1979, Deming et al., 1981). Wie bereits erwähnt, waren auch Cytophaga-artige gleitende Bakterien durch ihre Anreicherung in der Zoosphäre (Wohnröhren und Faeces von Arenicola marina) aufgefallen (Abschnitt 3.1.2). Freilanduntersuchungen im nordfriesischen Wattenmeer belegten schließlich, daß Wohnröhren von Arenicola marina Orte intensivsten Umsatzes gelöster organischer Stoffe sind (Abschnitt 3.4.4).

3.4.4 Einfluß der Infauna

Benthische Makrofauna speist ihre unmittelbare Umgebung (Zoosphäre) auf zwei Wegen mit gelösten potentiellen Nährstoffen für Mikroheterotrophe. Erstens fördern Freßverhalten und Verdauungsprozesse den Aufschluß von

Nahrungspartikeln und damit auch die Freisetzung gelöster Stoffe (Kraeuter, 1976, Hargrave, 1976, Fenchel & Jörgensen, 1977, Taylor et al., 1985). Zweitens werden verschiedene Stoffwechselprodukte ausgeschieden, unter denen osmoregulatorisch wirkende Stoffe wie Alkylamine (King et al., 1983, King, 1984, Sörensen & Glob, 1987), "Opine" (Gäde, 1980, Dion, 1986) und Aminosäuren (Haberfield et al., 1975) am bekanntesten sind.

Betrachtet man die Wohnröhren von Arenicola marina als eine Art Reaktorsystem, durch das laufend abbaufähige organische Substanz transportiert wird, so verwundert es nicht, daß die relativen Raten der mikroheterotrophen Inkorporation und Mineralisierung von Glucose und Acetat hier im Vergleich zu anderen Sedimentbereichen erheblich erhöht sind (Reichardt, 1987 g, Fig. 4 und 5). Diese relativen Unterschiede wurden eher noch unterbewertet, da mit einem Isotopen-Verdünnungseffekt durch relativ höhere in situ Konzentrationen des Testsubstrates in den Gangwandungen zu rechnen ist.

Diese kleinskalige Freiland-Analyse bestätigt den engen Zusammenhang zwischen der Häufigkeit bioturbater Strukturen und dem heterotrophen Potential, wie er schon aus ähnlichen Messungen an Sedimentkernen tiefer gelegener Proben-Stationen im Antarktischen Ozean und in der Norwegischen See zu folgern war. Nach vergleichenden Untersuchungen an flachen Sublitoral-Sedimenten verdoppelte sich der Glucose-Umsatz (Assimilation und Mineralisierung) nach dem jahreszeitlichen Einsetzen der Bioturbationsaktivität (Hines, 1982). Am gleichen Standort stimulierte Bioturbation durch Polychaeten und Bivalvia auch anaerobe Abbauprozesse (Sulfatreduktion) und erhöhte den Umsatz an Nährsalzen (NH_4^+ , PO_4^{3-}) auf das 3-5-fache (Hines & Jones, 1985). Infauna-Wohngänge sind schon länger als CO_2 -Quellen bekannt. So betrug die

CO₂-Freisetzung aus Gängen des Krebses Uca bis zu 90 % der in einem Salzmarsh-Sediment gemessenen Respiration (Montague, 1982).

3.4.5 "Kurzgeschlossener" Kreislauf des CO₂

Das Mineralisierungsprodukt CO₂ kann als Substrat anabolischer Assimilations-Reaktionen wieder in (mikrobielle) Biomasse eingeschleust werden. Außerdem herrscht gerade an der Redoxpotential-Sprungschicht der Röhrenwandungen ständig ein hohes Angebot an Elektronendonatoren für chemolithotrophe, CO₂-assimilierende Prozesse. Hieraus folgt, daß die Voraussetzungen für einen kurzgeschlossenen Kreislauf des CO₂ im Bereich der Röhrenwandungen gegeben sind (Reichardt, 1987 b).

Eine Bilanz über die Decarboxylierung und Re-Assimilation des CO₂ scheitert allerdings an methodischen Schwierigkeiten, die einander gegenläufigen Prozesse getrennt für die Milieubedingungen in situ zu quantifizieren. Zwar ist es möglich, CO₂-Fixierungsraten einzelner Sedimentbereiche in situ zu erfassen (s.u.), doch hängt die Messung der Mineralisierungsraten von der ungeklärten Verfügbarkeit des ¹⁴C-Substrates in situ (Griffith et al., 1977, Jones & Simon, 1984) und seinem höchstens schätzbaren Anteil an der den Mikroheterotrophen zugänglichen DOM in situ (Henrichs & Doyle, 1986, Nedwell, 1987) ab.

Ein Schlüsselenzym der quantitativ wichtigsten CO₂-Fixierungsreaktionen (Rubisco) besitzt mit einer Halbsättigungskonstanten $k_M = 20 \mu\text{M}$ (pH 8.2; 25 °C in vitro) eine sehr geringe Affinität zum CO₂ (Lorimer et al., 1977). Für Bakterien-Rubisco aus Rhodospirillum

rubrum wurde sogar ein in vitro- k_M -Wert von 1.4 mM CO_2 gemessen (Schloss et al., 1979). Noch höhere k_M -Werte (4-30 mM) entstammten der älteren Literatur (Siegel et al., 1972) und mögen zu hoch liegen (Lorimer et al., 1977). Es bleibt ungewiß, ob CO_2 -liefernde Mineralisierungsprozesse bei einer durchschnittlichen CO_2 -Konzentration im Seewasser von 2.1 - 2.5 mM (Park, 1969) als treibende Kraft in Frage kommen. Direktbestimmungen der CO_2 -Konzentration ($\Sigma^{12}\text{CO}_2$) in einer Salzmarsch liefern deutliche tagesrhythmische Schwankungen, deren Amplitude bis zu etwa 30% der maximalen Poolgröße beträgt (Johnson et al., 1981). Als CO_2 -verbrauchender Prozeß wird im wesentlichen chemosynthetische CO_2 -Fixierung vermutet.

3.5. ANABOLISMUS: CO_2 -ASSIMILATION

Etwa 1/10 des im Weltozean enthaltenen CO_2 ($129 \times 10^{18}\text{g}$) werden jährlich durch Photosynthese im Pelagial gebunden (Ryther, 1966, Morita et al., 1974). Photosynthetische CO_2 -Fixierung findet aber auch im euphotischen Sediment statt. Hier werden die Produktionsraten des darüber schwebenden Planktons oft noch übertroffen (z.B.: Cadee & Hegeman, 1974, Varela & Penas, 1985). Daneben wird CO_2 auch nicht-photosynthetisch assimiliert. Dieser selten weiter aufgegliederte, heterotrophe und chemoautotrophe Prozesse umfassende Dunkelfixierungs-Anteil kann in Flachwasser-Sedimenten z.B. 13-27 % der Photosyntheserate betragen (Nienhuis & DeBree, 1984).

Während wenig über die chemosynthetische CO_2 -Fixierung im aphotischen Pelagial und Benthos bekannt ist, wird die potentielle Wichtigkeit dieses Prozesses im marinen Energie- und Kohlenstoff-Fluß des Öfteren hervorgehoben. Vor allem erschien es untersuchenswert, "bis zu welchem Grade autochthone Primärnahrung" auf dem abysalen Meeresboden von chemosynthetischen, autotrophen Bakterien erzeugt wird" (Ekman, 1953). Seither hat man chemosynthetische, auf Schwefeloxydation beruhende Prozesse in einigen ökologischen Nischen des aphotischen Pelagials eingehender erforscht (Sorokin, 1972, Tuttle & Jannasch, 1979, Jannasch & Mottl, 1985). Demgegenüber sind Informationen über chemoautotrophe CO_2 -Fixierung am Meeresboden immer noch äußerst spärlich und vage geblieben, obwohl gerade die relativ stabilen Redoxgradienten im diffusionsärmeren Sedimentmilieu günstige Lebensbedingungen für chemoautotrophe Bakterien erwarten lassen. Im benthischen Bereich werden in der Regel CO_2 -Dunkelfixierungsraten deshalb miterfaßt, weil man sie zur Korrektur benthischer Photosynthese-Raten benötigt. Diese wiederum haben Benthosökologen immer wieder vor methodische Probleme gestellt (Revsbech & Jörgensen, 1981).

3.5.1 Stoffwechselwege und Freiland-Methoden

Nicht-photosynthetische CO_2 -Fixierung wird seit Einführung der ^{14}C -Primärproduktionsmessung durch Steemann-Nielsen (1952) über eine Dunkelinkubation der Proben mit $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ bestimmt, soweit man nicht auf Inhibitoren heterotropher Teilprozesse (z.B. DCMU) zurückgreift (Legendre, et al., 1983). Grundsätzlich können heterotrophe und chemoautotrophe Prozesse an der Licht-unabhängigen CO_2 -Assimilation beteiligt sein.

Heterotrophe CO_2 -Fixierung ist nicht nur in der Sediment-Mikroflora, sondern auch im marinen Makrobenthos verbreitet (Hammen & Osborne, 1959, Hammen & Lum, 1964; Quayle, 1961). Als treibende Kraft dieses Prozesses wirken "anaplerotische" Reaktionen in zentralen, Katabolismus und Anabolismus verknüpfenden Stoffwechselwegen (Kornberg, 1966). Empirischen Befunden zufolge wurde der Anteil (R) heterotropher CO_2 -Fixierung an der bakteriellen Gesamt-Kohlenstoff-Assimilation auf konstante 4-6 % beziffert (Sorokin, 1966, Kusnetzov und Romanenko, 1966). Dieser Wert hätte durch Subtraktion von der Dunkelfixierungs-Rate zur Chemosynthese-Rate führen sollen.

In anderen Untersuchungen erscheint dieser Anteil jedoch gemessen an sonstigen Parametern zu hoch (Jordan & Likens, 1980) oder schwankt zwischen 0.4 und 30 % (Overbeck & Daley, 1973, Overbeck, 1979). Heinänen und Salonen (1984) arbeiteten mit Bakterien-Kulturen und fanden eine Schwankungsbreite von $R = 0.2-2\%$, aber eine relativ konstante Beziehung zwischen heterotropher CO_2 -Fixierung und Respiration. In Kurzzeit-Versuchen inkorporierten steady state-Zellen eines marinen Bakteriums CO_2 proportional zu ihrer Wachstumsrate (Li, 1982). Letztlich spiegeln die CO_2 -Fixierungs-Raten heterotropher Bakterien die Umsatzintensität des Tricarbonsäure-Zyklus wider (Overbeck, 1984). Zahlreiche Untersuchungen haben schließlich gezeigt, daß Aktivitäten anaplerotischer Enzyme des Tricarbonsäure-Zyklus wie Pyruvat-Carboxylase und Phosphoenolpyruvat-Carboxylase einer vielseitigen Regulation durch intrazelluläre Metabolite unterliegen (z.B. Kornberg, 1966, Bushell & Bull, 1981, Overbeck, 1984). Als ein Maß für heterotrophe Dunkelfixierungs-Aktivität in natürlichem Probenmaterial erschienen Enzym-Assays daher wenig erfolgversprechend.

Für den chemoautotrophen Anteil der CO_2 -Dunkelfixierung sind überwiegend die gleichen Schlüsselenzyme des Calvin-Zyklus verantwortlich wie für die photosynthetische CO_2 -Fixierung, nämlich Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase (Rubisco) und Phosphoenolpyruvat-Carboxylase (PEPC)- (Fuchs & Stupperich, 1983, Codd, 1984). In Enzymtests mit marinem Plankton erweisen sich die Aktivitäten jener Schlüsselenzyme nur als ein unzureichendes Maß für die in vivo-Photosynthese; stattdessen spiegeln sie vor allem den physiologischen Zustand des Phytoplanktons wider. Im Gegensatz zu PEPC zeigt Rubisco eine positive Korrelation mit der Photosynthese-Rate. PEPC spielt nur bei den geringen Grundraten der Photosynthese eine quantitative Rolle, während Rubisco Anstiege der Photosynthese-Kapazität anzeigt (Glover & Morris, 1979).

Bei eigenen Versuchen, die chemoautotrophe CO_2 -Fixierung im Sediment zu messen, wurde Rubisco ebenfalls eine überragende Rolle unterstellt. Dieses war zumindest für aerobe Prozesse berechtigt, an denen vor allem S-Oxydierer und Nitrifizierer beteiligt sind (Codd, 1984). Alternative Stoffwechselwege der chemoautotrophen CO_2 -Fixierung sind bei verschiedenen anaeroben Bakterien bekannt: Acetogene und methanogene Bakterien benutzen einen nicht-zyklischen Acetyl-Co~A-Stoffwechselweg (Fuchs, 1986, Wood et al., 1986). Gleiches gilt für die Gruppe der Sulfat-reduzierenden chemolithoautotrophen Bakterien (Jansen et al., 1984, Fuchs, 1986).

Da eine spezifische Hemmung der verschiedenen heterotrophen Teilprozesse der CO_2 -Dunkelfixierung nicht zu erreichen war, wurde umgekehrt versucht, die Rubisco-abhängige chemoautotrophe CO_2 -Fixierung im Sediment mit Hilfe eines Inhibitors zu erfassen (Reichardt, 1987 b).

Während der Substrat-analoge Inhibitor 2-Carboxy-di-Ribitol-1,5-diphosphat unter den gewählten ökologischen Testbedingungen ungeeignet war, lieferte Jodacetamid (IAM) in Tests mit Mikrophytobenthos-Proben Ergebnisse, die eine realistische Bestimmung Rubisco-abhängiger chemoautotropher CO_2 -Dunkelfixierung im Sediment versprechen. Inhibitorkonzentrationen von 15 mM hemmen die (leicht meßbare und gleichfalls Rubisco-abhängige) photosynthetische Hell-Fixierung vollständig. Es bleibt eine "Restaktivität" erhalten, die mit 6.3 % der Gesamt- CO_2 -Fixierung im Erwartungsbereich für heterotrophe Assimilationsanteile (Overbeck & Daley, 1973, Kusnetzov & Romanenko, 1966) liegt (Abb.3.5.1-1).

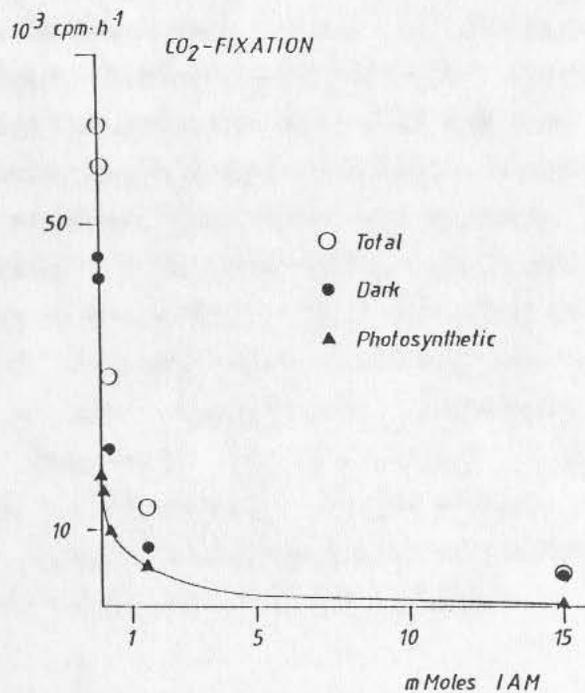


Abb. 3.5.1.-1

Einfluß von Iodacetamid (IAM) auf Dunkel- und Hellfixierungsraten von CO_2 in einem euphotischen Litoralsediment (Lagune)

Die Möglichkeiten, bestimmte chemoautotrophe "Teil"-Prozesse im Sediment durch spezifische Inhibitoren nachzuweisen, sind sehr beschränkt. Allein bei der Nitrifikation (Ammonium-Oxydation) sind etliche Anwendungsbeispiele für 2-Chloro-6-trichloromethyl-Pyridin ("Nitrapyrin") bekannt. Diese sind hinsichtlich der Spezifität dieses Inhibitors, seines Sorptionsverhaltens und seiner Anwendungsmöglichkeiten im Sedimentmilieu kritisch beurteilt worden (Boon, 1986). Nach eigenen Versuchen mit feinsandigen Ostsee-Sedimenten liegt die optimale Hemmstoff-Konzentration während einstündiger CO_2 -Fixierungs-Messungen bei $5\text{-}50 \text{ mg l}^{-1}$.

Für den in vielen marinen Sedimenten wichtigen Prozeß der chemoautotrophen Schwefel-Oxydation existieren keine spezifischen Inhibitoren. Aktivierungstests unter Zusatz einschlägiger Elektronendonatoren liefern zumindest eine qualitative Aussage über die Präsenz einer leicht aktivierbaren Schwefeloxydantenflora (Kepkay & Novitsky, 1980). In eigenen Versuchen erwies sich Thiosulfat in Übereinstimmung mit Literaturangaben (Tuttle & Jannasch, 1977, Kepkay & Novitsky, 1980) als stärkster Aktivator. Jedoch hängt die Aktivator-Wirkung von der endogenen Konzentration des reduzierten Schwefels (Thiosulfat, Sulfid) im Sediment ab (Reichardt, 1986a, Fig.6).- Grundlegende methodische Einzelheiten und Probleme benthischer CO_2 -Fixierungs-Messungen sind von Revsbech et al. (1981) kritisch erörtert worden.

3.5.2 CO_2 -Fixierung in aphotischen, bioturbaten Sedimenten

In Kernen aphotischer Sedimente aus dem Antarktischen

Ozean sowie aus der Norwegischen See wurde die vertikale Verteilung von (IAM-hemmbaren) Dunkelfixierungsraten untersucht (siehe auch Reichardt, 1987 b). Meist stimmten diese Profile weitgehend mit denen anderer Kohlenstoffumsatzparameter überein. Diese wiederum spiegeln auch die Intensität und Tiefe der Bioturbation. (Abb. 3.5.2.-1).

An bestimmten Stationen des Vöring-Plateaus (Norwegische See) erscheinen die Profile invers, d.h., mit Maxima in 9-10 cm Sedimenttiefe und darunter (Abb. 3.5.2.2). Diese Tiefenmaxima sind mit dem Vorkommen großer Makrofauna (Echiuriden und Enteropneusten) korreliert. In der Schleim-haltigen Auskleidung der Röhrenwandungen dieser Sedimentbewohner wurden jedoch nur unterdurchschnittliche CO_2 -Fixierungsraten gemessen. Es liegt nahe, hier auf einen Einfluß antibakterieller Sekrete wie Dibrom-Phenol zu schließen (King et al., 1986). Im Gegensatz hierzu weisen die oxydierten Wandungen von Polychaeten-Röhren in antarktischen Sedimentproben doppelt so hohe Dunkelfixierungsraten wie das umgebende reduzierte Sediment auf (Abb. 3.5.2-1).

Messungen der CO_2 -Fixierung in Gegenwart des Nitrifikations-Inhibitors Nitrapyrin oder mit 1 - 40 mM Natriumthiosulfat als potentielllem Aktivator (Elektronendonator) zeigten oft deutliche Hemm- bzw. Aktivierungs-Effekte. Diese lassen auf eine hohe Beteiligung nitrifizierender Bakterien an der CO_2 -Fixierung in Sedimenten des Vöring-Plateaus schließen. Andererseits sind Hemmwirkungen von Nitrapyrin in Sedimenten schwer zu steuern (Boon, 1986). Eine Quantifizierung erscheint daher fragwürdig.

IAM-korrigierte CO_2 -Dunkelfixierungsrate in Sedimenten (a) und unter Berücksichtigung der durch den Nitrifikationsprozess erscheinenden Sauerstoffproduktion (b) sowie in der Norwegischen See (c) und in der antarktischen See (d). Anteil-schwarz markiert, Anteil-schwarz markiert.

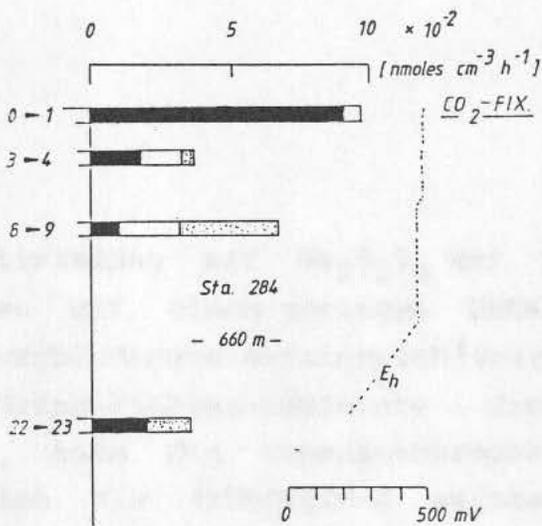
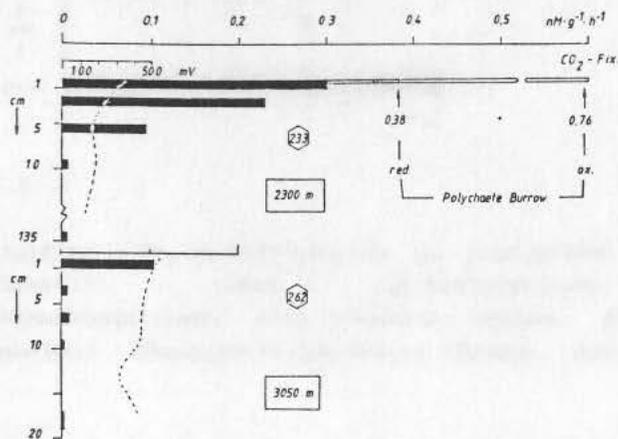
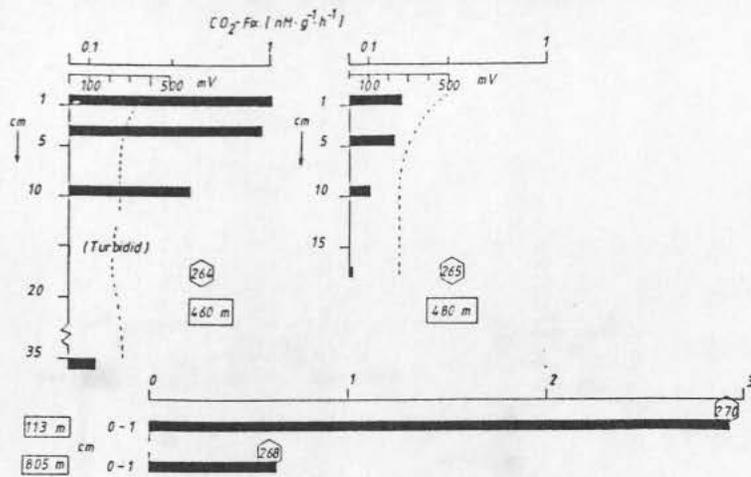


Abb. 3.5.2.1 (a-c)

IAM-korrigierte CO_2 -Dunkelfixierung bei 0°C in antarktischen Sedimenten (a); und unter Berücksichtigung der stärker oxydiert erscheinenden Gangwandungen von Polychaeten auf Station 233 (b) sowie in der Norwegischen See (c). Nitrapyrin-hemmbarer Anteil=schwarz markiert, Aktivierung durch Thiosulfat punktiert.

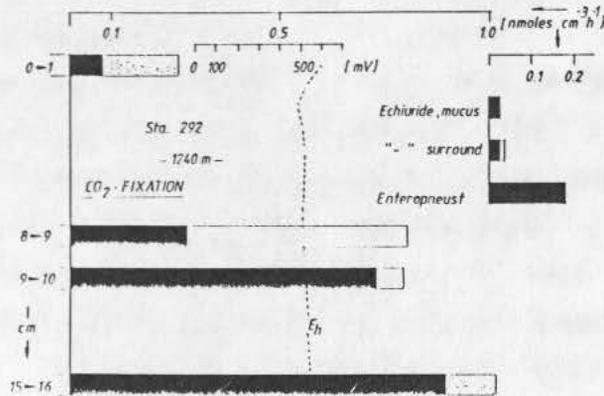


Abb. 3.5.2.-2

IAM-korrigierte CO_2 -Dunkelfixierung in bioturbatem Sediment (Vertikalprofil) unter Berücksichtigung von Oberflächenschleimfilmen dort lebender Infauna (Echiuriden, Enteropneusten). Norwegische See, Vöring Plateau. Symbole wie in 3.5.2-1.

Eine Aktivierung mit $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ war nur in oxydierten Sedimenten mit einem geringen Gehalt an reduzierten Schwefelverbindungen erfolgreich (Reichardt, 1986a, Fig.6). Da die Vöring-Plateau-Sedimente diese Voraussetzung erfüllen, kann die chemoautotrophe S-Oxydation hier tatsächlich als unbedeutend angesehen werden. Unter diesen Bedingungen kommen nur noch Nitrifizierer und Methylotrrophe CO_2 -Fixierer in Frage. Beide Gruppen sind durch Nitrapyrin hemmbar (Topp & Knowles, 1982). Sie können daher als die wahrscheinlichsten Urheber der CO_2 -Fixierungs-Maxima in tieferen Sedimentschichten betrachtet werden.

Im antarktischen Tiefensediment erreicht die IAM-hemmbarere CO_2 -Fixierung sogar die Größenordnung der Sedimentations-abhängigen Zufuhr organischer Kohlenstoffs in das Benthos, wenn die Meßdaten auf ein Jahr extrapoliert werden (Reichardt, 1987 b, Tabelle 1). Die autochthone de novo-Synthese organischer Substanz erweist sich unter diesen Bedingungen also als ein entscheidender Faktor im Kohlenstoff- und Energie-Fluß aphotischer Benthosregionen. Da dieser Prozeß im Bereich bioturbater Strukturen intensiviert ist, wurde eine positive Rückkopplung zwischen Makrofauna und (möglicherweise fakultativ) chemoautotrophen Bakterien in ihrer Umgebung vermutet. Untersuchungen leichter zugänglicher bioturbater Strukturen in Litoralsedimenten sollten nähere Aufschlüsse bringen.

3.5.3 CO_2 -Dunkelfixierung in euphotischen Litoralsedimenten

Aus der Notwendigkeit heraus, ausreichend Probenmaterial für Parallelversuche und weitere Testparameter zu erhalten, wurden drei verschiedene, leicht zugängliche Litoral-Stationen in Nord- und Ostsee bearbeitet. Als zusätzliches, CO_2 assimilierendes Kompartiment war nunmehr das Mikrophytobenthos zu berücksichtigen, das in der Ostseelagune teilweise als ein stabil geschichtetes Farbstreifen-Sandwatt (Anaganostides & Schwabe, 1966) vorlag, während es im Nordseewatt lockere, im Gezeitenrhythmus aufgewirbelte Schichten bildete (Taylor (1964).

Das untersuchte Lagunensediment bei Stein besteht wenige mm unter der oxydierten Oberfläche aus Sulfid-reichen Schichten, die von Wohngängen des Polychaeten Nereis diversicolor (und des Krebses Corophium volutator)

durchzogen sind (Reichardt, 1986 a, Fig.1). Die Wohngangwände des Polychaeten führen bis in maximal 1 mm Tiefe Sauerstoff (l.c., Fig.2). CO_2 -Dunkelfixierungs-Raten in vivo besitzen ein Minimum in der Oberflächenschicht des Mikrophytobenthos, während die innerste, bereits Sauerstoff-freie Wandschicht der Wohngänge etwa dreifach höhere Werte aufweist. Rubisco-Aktivitäten, die die Summe photo- und chemoautotropher Reaktionspotentiale repräsentieren, zeigen keine großen Unterschiede zwischen den untersuchten Sediment-Bereichen an (l.c., Fig.3).

In Aktivierungsversuchen mit verschiedenen Elektronendonatoren chemoautotropher Prozesse (Fe^{2+} , NO_2^- , NH_4^+ , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$, S^{2-}) gelang es, Schwefel ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$)-oxydierende chemoautotrophe Mikroorganismen in den Gangwandungen zu stimulieren. Diese Stimulation erscheint plausibel. So haben Yingst & Rhoads (1980) postuliert, daß durch den steilen Redoxpotential-Gradienten in Wohngangwandungen eine ständige "Versorgung" aerober chemoautotroph lebender Schwefeloxydierer mit Elektronendonatoren gewährleistet sei. Allerdings weckte eine Feinschicht-Analyse aufeinanderfolgender 1.5 mm dicker Wandschichten Zweifel daran, daß die für die CO_2 -Dunkelfixierung hauptverantwortliche Bakterienflora aerobe Nischen besetzt (vgl. "A3" in Fig.2 und 3, l.c.). Nach Biomarker-Analysen für S-oxydierende und S-reduzierende Bakterien waren in den Gangwandungen (1.5 mm Gesamt-Dicke) und dem reduzierten Sediment keine signifikanten Biomasse-Unterschiede erkennbar (Reichardt, 1987 f, Abschnitt 3.1.5).

Nach Untersuchungen im Nordseewatt ist die IAM-hemmbarere CO_2 -Dunkelfixierung in den Gangwandungen von Arenicola marina etwa gleich hoch wie im reduzierten umgebenden Sediment, allerdings auch deutlich höher als an der Sedimentoberfläche (Reichardt, 1987g, Fig.2). Nach

diesen Ergebnissen erscheint es unumgänglich, bisherige Vorstellungen von einer Stimulierung aerober chemoautotropher Schwefeloxydierer in Infauna-Wohngängen (Yingst & Rhoads, 1980) erheblich einzuschränken. Im Gegensatz zur CO₂-Fixierung in Hafenschlick (Kepkay & Novitsky, 1980) wirkt ferner eine anaerobe Inkubation (von Proben aus Nereis-Gangwänden) nicht hemmend, sondern stimulierend (Reichardt, 1986 a, Fig.7). Da, gemessen an der Thiosulfat-Aktivierung, in beiden Fällen offenbar physiologisch ähnliche Populationen als CO₂-Fixierer vorherrschten, überrascht diese Abweichung.

Solche grundlegenden Unterschiede sind momentan schwer zu erklären, zumal über CO₂-Dunkelfixierung in Röhrenwandungen mariner Infauna keine weiteren Untersuchungen bekannt sind. Berücksichtigt man aber die Lebensansprüche der verschiedenen in marinen Sedimenten zu erwartenden Gruppen S-oxydierender Bakterien (Kelly & Kuenen, 1984, Kuenen et al., 1985), so würden gerade die anaeroben Bereiche der untersuchten Sedimente (einschließlich mikro-oxischer Röhrenwandschichten) als Nischen verschiedener anaerober S-Oxydierer in Frage kommen.

Dieses würde vor allem auf die folgenden Gruppen zutreffen:

1. Fakultativ chemolithoautotrophe Beggiatoa species (Nelson et al., 1986);
2. Denitrifizierende chemoautotrophe S-Oxydierer wie z.B. Thiomicrospira denitrificans (Timmer ten Hoor, 1975) oder Thiosphaera pantotropa (Robertson & Kuenen, 1983);
3. Chemolithotroph wachsende photoautotrophe Schwefelbakterien, die im Farbstreifensandwatt verbreitet sind (De Wit & van Gemerden, 1987);
- und 4. Syntrophe "consortia" eines Sulfat-reduzierenden und eines S-oxydierenden Bakteriums (Biebl & Pfennig, 1978, Jörgensen, 1982). Da die

Wandungen der untersuchten Polychaetenröhren ein hohes Nährstoffangebot für heterotrophe und mixotrophe Bakterien bereithalten, ist es allerdings fraglich, in welchem Maße fakultativ chemolithoautotrophe CO₂-Fixierer in diesem Milieu eine Repression ihrer CO₂-fixierenden Calvin-Zyklus-Enzyme verhindern können (Matin, 1978, Kuenen et al., 1985).

3.5.4 Ökologische Wertungen

Mit einer Betrachtung CO₂-fixierender, anabolischer Prozesse treten zunehmend auch produktionsbiologische Gesichtspunkte in den Vordergrund. Im Gegensatz zur hypothetischen mikrobiellen Schleife ("microbial loop") in rein heterotrophen Nahrungsketten-Abschnitten steht die CO₂-Dunkelfixierung für eine Rückführung mineralisierten Kohlenstoffs in organische Substanz. Sie beschreibt gleichsam den Wendepunkt im Kohlenstoffkreislauf. Ob sie auch einen Wendepunkt im Energiefluß markiert, hängt von der jeweiligen Energiequelle der CO₂-Assimilation ab (s.u.).

Produktion von Bakterien-Biomasse an sich bietet noch keine Gewähr für deren Konsumtion in einer Nahrungskette. Zwar spielt Bakterien-grazing im Benthos (z.B. Newell, 1965, Gerlach, 1978) wie auch im Plankton (z.B. Fenchel, 1984, Caron, 1987, Sherr & Sherr, 1987) eine sehr wichtige Rolle. Gleichzeitig zeigen aber neuere Untersuchungen, daß die Ausnutzung von Bakterien-Biomasse durch "grazer" weder in benthischen (z.B. Kemp, 1986) noch in planktischen Nahrungsnetzen (z.B. Ducklow et al., 1986) zwangsläufig stets eine universelle Schlüsselrolle spielen muß.

Was die Rückführung remineralisierten Kohlenstoffs in Biomasse anbetrifft, so mehren sich auch im planktischen Bereich die Anzeichen für stellenweise hohe Abundanzen chemolithotropher CO₂-fixierender Bakterien. Karl et al., (1984 a) berichten über ein Produktionsmaximum dieser Bakterien im aphotischen Mesopelagial. Offenbar bilden sedimentierende, teilweise reduzierte Partikel in der Wassersäule eine bislang unterschätzte Quelle von Elektronendonatoren für chemolithotrophe und methylotherme Bakterien (Oremland, 1979, Sieburth et al., 1987). Folglich wäre die Rolle nicht-photosynthetischer CO₂-Fixierung im Pelagial nicht von vornherein als unbedeutend abzutun. Karl & Knauer (1984 b) ziehen aus CO₂-Fixierungsexperimenten an Sedimentfallen-Material sogar den Schluß, daß mesopelagische Sauerstoffminimum-Schichten nicht Verbraucher, sondern "Netto-Experteure" (chemolithotroph produzierter) organischer Substanz sein könnten.

Gemessen an der relativen Anreicherung des schweren ¹³C-Isotops in benthischen Makroinvertebraten würden Benthos-Nahrungsketten im allgemeinen die maximale Länge von 5-6 Stufen (mit ca. 1.5 ‰ Anreicherung von ¹³C pro Nahrungskettenstufe) erreichen (Mills et al., 1984). Drastisch verkürzt erscheinen benthische Nahrungsketten aber nur in den wenigen isolierten Nischen des Meeresbodens (submarine Thermalquellen), wo obligat chemolithoautotrophe Bakterien an die Stelle pflanzlicher Nahrungsquellen treten können (Jannasch & Mottl, 1985, Ruby et al., 1987). In einem anderen benthischen Lebensraum, in dem potentiell chemoautotrophe Bakterien (Beggiatoa) vorherrschen, bleibt wegen unvollständiger Isotopen-Fraktionierungsdaten unklar, inwieweit benthische Nahrungsketten durch chemosynthetische Primärproduktion verkürzt werden (Spies & DeMarais, 1983). So ist es erst

in Ausnahmefällen gelungen, die trophische Rolle der Sedimentbakterienflora mit Hilfe der ^{13}C -Analytik zu beschreiben. 5 ^{13}C -Werte von -23.9 bis - 21.6 für die organische Substanz in einem Schelfsediment (Tan & Strain, 1979, Mills, 1984) kennzeichnen die Nahrung der detritovoren Makrofauna, lassen aber noch keine Rückschlüsse auf die Trophiestufen der pauschal erfaßten, heterogenen Bakterienflora zu.

Aus bakterienphysiologischer Sicht würde vor allem die Konzentration an Bakterien-verfügbare organischer Substanz die chemolithoautotrophe (chemosynthetische) CO_2 -Fixierung im Meeresboden regulieren (Matin, 1978, Kelly & Kuenen, 1984). Selbst in ausgesprochenen Nischen für obligat Chemolithoautotrophe wie im Bereich der submarinen Thermalquellen sind auch fakultativ chemoautotrophe und mixotrophe Schwefeloxydierer verbreitet (Jannasch & Mottl, 1985). Langfristig werden chemosynthetische Prozesse jedoch durch die bakterielle Re-Mineralisierung organischer Substanz stimuliert. Denn mit fortschreitender Sauerstoffzehrung werden zunehmend Elektronendonatoren für obligat und fakultativ chemolithoautotrophe und chemolithoheterotrophe Bakterien freigesetzt. So wäre es nur folgerichtig, wenn katabolische (CO_2 -produzierende) und anabolische (CO_2 -verbrauchende) Prozesse in reduzierten Sedimenten eng miteinander verzahnt wären (Kepkay & Novitsky, 1980).

Die Infauna hat mehrere Möglichkeiten, in die Steuerung chemolithoautotropher Prozesse einzugreifen: Einerseits erschließt und transportiert sie reduzierte Sedimentschichten, die reich an potentiellen Elektronendonatoren sind, oder sie produziert selbst solche (NH_4^+). Andererseits dämpft sie die chemoautotrophe CO_2 -Fixierung auf der Stufe der Bakterien (bei den fakultativ chemoautotrophen) oder auf

der Stufe ihrer Enzyme (über Rubisco-Repression) durch den Eintrag organischer Substanz. In den Wandungen der Polychaeten-Wohnröhren sind katabolische und anabolische Prozesse besonders eng verzahnt und ist der CO_2 -Umsatz wohl weitgehend kurzgeschlossen. In diesem durch ein Fließgleichgewicht zwischen hetero- und chemoautotrophen Bakterien beherrschten Umfeld ist ein wichtiges Kristallisationszentrum für "kleine" (durch Mikro- und Meiofauna bereicherte) Nahrungsketten ("small food webs": Kuipers et al., 1981) zu vermuten (Reichardt, 1987 b, Fig.1 und 2).

3.5.5 Ein "semantisches" Problem (Prigogine, 1978):

Systemökologisch ist die CO_2 -Fixierung nur schwer einzuordnen. Nur in Ausnahmefällen stammen die als Energiequelle und Elektronendonatoren fungierenden, reduzierten anorganischen Verbindungen aus lichtunabhängigen Ressourcen (submarine Thermalquellen). Daher herrscht die Ansicht vor, daß chemosynthetische CO_2 -Fixierung in der Regel nicht von einer dem Sonnenlicht ebenbürtigen Primär-Energie getrieben wird (vgl. Parsons et al., 1985). Chemosynthese im aphotischen Meeresboden wäre demnach kein von der Zufuhr allochthoner organischer Substanz unabhängiger Prozeß. Vielmehr würde sie durch die lichtabhängige Primärproduktion in euphotischen Schichten erst in Gang gehalten.

Andererseits ist Chemoautotrophie wohl nicht als ein Folgeprozeß pflanzlicher Photosynthese entstanden, im Meer also nicht erst durch die Primärproduktion der Algen ermöglicht worden, (s.u.). In Anbetracht des Pools an potentiellen anorganischen Energieträgern für die Chemosynthese in der Biosphäre und ihres Vorrats in der

Erdkruste ist es schwer vorstellbar, daß chemoautotrophe Prozesse in marinen Ökosystemen allenthalben in ökologisch relevanten Zeiträumen zum Erliegen kämen, wenn die photosynthetische Energiequelle plötzlich versiegen würde. Wenn die Voraussetzungen für Chemosynthese im Meeresboden aber erst nach längeren (geologischen) Zeiträumen entfallen könnten, so wäre es sinnvoll, evolutionistische Gesichtspunkte mitzuberücksichtigen.

Als Lösungshilfe bietet sich ein (erst neuerdings in der Ökologie favorisiertes) Modell an, das sich an biogeophysikalischen Ungleichgewichten als Grundlage dissipativer Strukturen orientiert (Prigogine, 1978). Diese Modellvorstellung korrigiert das alte Darwin'sche Evolutionskonzept und erweitert es um den Aspekt der Co-Evolution von Organismen und Umwelt (Rich, 1984b). Dadurch werden auch die erdgeschichtlich älteren Prokaryonten bei Extrapolationen in die erdgeschichtliche Vergangenheit oder Zukunft gebührend berücksichtigt.

Spekulationen über die Evolution des Ribulosediphosphat-Zyklus zeigen, daß die ersten Kohlenstoff-autotrophen Organismen Anaerobier waren, für deren Biosynthese die stark reduzierende Uratmosphäre mit einer Vielzahl potentieller Elektronendonatoren die erforderliche Reduktionskraft stellte (Quayle & Ferenci, 1978). Wahrscheinlich existierte der Acetyl-Co~A-Weg anaerober methanogener, acidogener und Schwefel-reduzierender Chemoautotropher früher als der Calvin-Zyklus bei Photoautotrophen und aeroben Chemoautotrophen (vgl. Wood et al., 1986,; Ohmoto & Felder, 1987). Erst die im Präkambrium aufkommende Photolyse des Wassers zu Sauerstoff ermöglichte eine "oxygene" Photosynthese. Daraufhin nahm die Oxydation der Biosphäre rasch zu (von

Redoxpotential-Werten um -400 mV auf +800 mV) und ebnete schließlich den Weg für Atmungskettenphosphorylierungen und aerobe Chemosynthese (Gochlerner, 1978, Rich, 1984 a und b). Global betrachtet, hat die oxygene Photosynthese einerseits die Konzentration molekularen Sauerstoffs erhöht (Rich, 1984a) und damit die Oxydation potentieller Energieträger der Chemosynthese gefördert. Andererseits entstand durch die photosynthetisch produzierte organische Substanz ein neuer Energiepool, dessen aerober Abbau wiederum reduzierte, Chemosynthese-günstige Milieubedingungen schuf.

Wenn diese Darstellung auch sehr verkürzt und spekulativ ist, zeigt sie doch die Schwierigkeiten, Chemosynthese auf der Zeitachse der Evolution als einen der Photosynthese (zumal der aeroben) untergeordneten Prozeß zu begreifen. Das ist nicht verwunderlich, wenn man unterstellt, daß die präkambrische Evolution der Prokaryonten den einschlägigen von Darwin geprägten Vorstellungen widerspricht. Denn die traditionelle Evolutionstheorie leugnet eine Co-Evolution von Organismen und Umwelt, für die die enorme Erweiterung der biologischen Elektronentransport-Spanne durch die "Erfindung" der oxydativen Phosphorylierung mit ihren thermodynamischen Konsequenzen im Präkambrium ein so eindrucksvolles Beispiel liefert (Rich, 1984 a).

Mißverständnisse über die ökologische Rolle der Chemosynthese mögen daher rühren, daß dissipative, durch ein thermodynamisches Ungleichgewicht zwischen internen und externen Teilsystemen gekennzeichnete Strukturen (Prigogine, 1978) nur von innen her statt systemgerecht auch von außen betrachtet werden (Rich, 1984). So entspricht es der Lehrmeinung, daß die meisten anorganischen Substrate chemosynthetischer Bakterien letztlich aus photosynthetisch produzierter organischer

Substanz stammen (Parsons et al., 1985). Andererseits ist diese Aussage weder durch direkte Messungen belegt worden noch entspricht ihr Denkanatz neueren Konzeptionen der Ökosystemanalyse, welche vor allem die lange Zeit arg vernachlässigten Prokaryonten und biogeochemischen Stoff-Kreisläufe mit einbeziehen (Rich, 1984 a und b).

4. ZUSAMMENFASSUNG

Ausgangspunkt der hier dargestellten Untersuchungen war die Hypothese, daß der benthische Energiefluß in höheren geographischen Breiten aufgrund der extrem saisonalen Sedimentation organischen Kohlenstoffs eine besondere Qualität besitzt (Höpner-Petersen, 1984). Um "Strategien" der (biologischen) Adaptation an ein permanent und extrem kaltes Milieu und an periodische Schwankungen in der Verfügbarkeit organischer Kohlenstoff-Quellen aufzuspüren, wurden biochemische Umsetzungen des Kohlenstoffs in marinen Sedimenten unter zwei entscheidenden Aspekten betrachtet. Erstens wurde nach "Strategien" geforscht, mit denen das Makrozoobenthos (d.h., die Infauna als produktionsbiologisches Endglied Standort-gebundener Nahrungsketten) den benthischen Energiefluß für den eigenen Bedarf optimieren könnte. Zweitens wurde nach Mechanismen gesucht, die geeignet wären, die Effizienz des Umsatzes Detritus-bürtigen Kohlenstoffs im permanent kalten Benthos zu erhöhen. In beiden Fällen läuft die Fragestellung auf den Nachweis von "Gegenmechanismen" hinaus, die verhindern könnten, daß ein zu hoher Anteil der periodischen Kohlenstoff- und Energiezufuhr an einem unzureichend adaptierten Benthos vorbeigeleitet und im Meeresboden "endgelagert" wird. Der methodische Ansatz

ist biogeochemisch-mikrobiologisch bestimmt. Er stützt sich überwiegend auf holistische Analysen von Sedimentkernen aus polaren und subpolaren Meeresböden. Um ökophysiologische Mechanismen zu verifizieren, wird aber auch auf der reduktionistischen Ebene von Kulturversuchen experimentiert.

Makrozoobenthos ist in diesen Untersuchungen durch verschiedene Vertreter der detritivoren Infauna repräsentiert, deren Nahrung u.a. aus Sediment-Bakterien besteht. Makrophyten-Detritus wurde in hoher Konzentration in antarktischen Tiefsee-Sedimenten nachgewiesen, die von einer Polychaeten-reichen Infauna bis in 10 cm Tiefe durchwühlt waren. Da Makrophyten-Detritus-abhängige Nahrungsketten in diesen Breiten noch unbekannt sind, wurden "Konditionierungs"-Experimente mit künstlich hergestellten Braun- und Makroalgen-Fragmenten bei in situ Temperaturen unternommen. Der hierbei untersuchte Prozeß der bakteriellen Besiedelung und biogeochemischen Umformung der Algenfragmente zu einer bevorzugten Nahrungsquelle detritivorer Makrofauna verläuft ähnlich und trotz der niedrigeren Temperatur nicht weniger effizient, als es vom Litoralgürtel gemäßiger Klimazonen her bekannt ist.

Nachweismöglichkeiten für etwaige Wechselwirkungen zwischen Detritus-konsumierender Infauna und Mikroflora ergeben sich aus dem Umstand, daß verschiedene Einflußsphären deutlich zu unterscheiden sind. Das als "Zoosphäre" apostrophierte mikrobielle Anreicherungs- und Abbaumilieu im näheren Einflußbereich der benthischen Invertebraten besteht aus "epizoischem" Aufwuchs auf den Tier-Oberflächen und den "perizoischen" Kompartimenten bioturbater Strukturen wie Wohngang-Wandungen und Exkrementen.

Abundanz- und Biomasse von Bakterien in der Zoosphäre lassen in einigen Fällen darauf schließen, daß sich bestimmte Gruppen heterotropher Bakterien unter dem Einfluß mariner Infauna gegenüber dem Bioturbationsfreien Sediment anreichern. Ein Beispiel hierfür liefern insbesondere Polysaccharid-abbauende Psychrophile in bioturbierten antarktischen Meeresböden. Auch in Litoralsedimenten der Ost- und Nordsee erreichen heterotrophe Bakterien, die zum Abbau von Struktur-Biopolymeren befähigt sind, in den Wohngangwandungen von Nereis diversicolor und Arenicola marina maximale Abundanzen. Andere Bakterien, darunter chemolithotrophe Thiosulfat-Oxydierer, zeigen in den Gangwandungen von Nereis diversicolor keine signifikante Anreicherung, obwohl in diesem Teil der Zoosphäre maximale Thiosulfat-stimulierbare CO₂-Dunkelfixierungsraten gemessen werden.

Auch wenn Keimzahlbestimmungen für bestimmte Bakteriengruppen durch gruppenspezifische Biomarker-Analysen ergänzt wurden, fanden sich ebenfalls keine Hinweise auf eine Anreicherung S-oxydierender Bakterienbiomasse (Phospholipid-Fettsäuren Cyl9:0, OH-19:0, Mel8:1w6, 17:1w8c) in den Gangwänden. Weitere Biomarker-Analysen zeigen, daß die mikroheterotrophe Biomasse (Bakterien und Mikrofauna) trotz des steilen Redoxgradienten in den Gangwänden und im umgebenden reduzierten Sediment ziemlich gleichmäßig verteilt ist.

Dennoch scheint die Bruttoproduktion bakterieller Biomasse in Polychaetengang-Wandungen um ein Vielfaches höher zu sein als im umgebenden, von den Tieren beeinflussten Sediment. Extrem hohe Konzentrationen des Prokaryonten-Speicherstoffs Polyhydroxy- β -buttersäure weisen auf intensives grazing an den Gangwandungen von Nereis hin. Ebenso zeigen stark erhöhte Raten für die Inkorporation von Thymidin in Bakterien-DNA eine hohe

Bakterienproduktion in Röhrenwandungen von Arenicola marina an. Insgesamt vermitteln diese Untersuchungen den Eindruck, daß Polychaeten-Röhren bakterielle gardening-Zentren beherbergen können, die wiederum eine Grundlage für benthische Nahrungsketten unter der Sedimentoberfläche bilden. Allerdings kann gardening "peri"- oder epizoischer Bakterien durch benthische Infauna wohl auch stattfinden, ohne daß gleich eine Ernährungsstrategie erkennbar wäre, wie Unterschiede in den Pigmentspektren von Faeces und Aufwuchsmikroflora bei antarktischen Echiuriden zeigen.

Während gardening und andere ökophysiologische Anpassungen der Makrofauna an das Leben im Benthos schon lange im Mittelpunkt des Interesses stehen, müßten entsprechende Kriterien für Benthos-Bakterien erst aufgestellt werden. Sie erscheinen jedoch wichtig, um für Kulturversuche zur Klärung ökophysiologischer Zusammenhänge möglichst repräsentative Vertreter Makrofauna-beeinflußter Sedimente auswählen zu können. Angehörige der im Benthos verbreiteten heterogenen Gruppe gleitender Bakterien erscheinen hierfür gut geeignet. Cytophagen, die sich durch ein hohes Abbaupotential für Struktur-Biopolymere auszeichnen, sind auch in den Gangwänden von Arenicola marina verbreitet.

Eine numerisch-taxonomische Analyse Chitin-abbauender Bakterien in einem Ästuar (Wasser und Sediment), die auch weitere ökophysiologisch wichtige Kriterien enthält, belegt die Existenz von zwei Hauptgruppen chitinolytischer Cytophaga-artiger Bakterien (CLB) in marinen oder marin beeinflussten Biotopen. Diese unterschieden sich u.a. in ihrer Abhängigkeit von einer organischen Stickstoffquelle ($N_{org.}$) für Wachstum und optimalen Chitin-Abbau. Als $N_{org.}$ -bedürftig erwiesen

sich neben einer halophilen CLB-Untergruppe u.a. auch marine Vibrio spp., die im übrigen häufig mit Makrofauna assoziiert sind. Wegen der oftmals hohen DOM-Konzentrationen in der Zoosphäre kann es für den mikrobiellen Abbau von Detritus entscheidend sein, ob der Chitin-Abbau durch organischen Stickstoff gehemmt oder stimuliert wird.

Infolge der Lebenstätigkeit benthischer Infauna sind hohe Konzentrationen organischer Bakterien-Substrate oft fleckenhaft in der "Zoosphäre" angereichert, wo sie das Wachstum "copiotropher" (zymogener) Bakterien stimulieren können. Ein gleitendes Bakterium aus der "CLB"-Gruppe zeigt ähnliche Anpassungen an wechselnde Substratmilieus wie Vertreter einer oft epizoischen, nicht-gleitenden Bakterien-Gruppe (Vibrio spp.), deren Überlebensstrategien bereits länger bereits sind.

Das enzymatische Potential von Sedimentextrakten, partikuläre organische Substanz zu gelöster organischer Substanz umzusetzen, wurde mit Hilfe Reaktivfarbstoffmarkierter partikulärer Testsubstrate ermittelt. Räumliche und zeitliche Verteilungsmuster für Skleroproteasen und Polysaccharasen in Sedimenten der Kieler Bucht deuten auf unterschiedliche Regulationsmechanismen hin. In schlickigem, Makrobenthos-armem Sediment liegt der Enzymaktivitätsspiegel erheblich niedriger als in einem feinsandigen, Makrofauna-reichen Sediment. Laborexperimente belegen, daß Sorption zellfreier Enzyme an Sedimentpartikel zu drastischen Aktivitätsminderungen führt. Mechanische und biochemische Wirkungen der Bioturbation können solche Sorptionseffekte abschwächen. An bioturbaten Strukturen wie den Wandungen von Polychaeten-Röhren sind die Aktivitäten POM-lösender Enzyme und die Abundanzen bakterieller Enzymproduzenten

erhöht. Bioturbation durch Arenicola marina im Sandwatt bewirkt, daß die Aktivitätsgipfel verschiedener hydrolytischer Enzyme teils unterhalb, teils oberhalb der Sedimentoberfläche liegen.

Aus Messungen der mikroheterotrophen Aktivität in Litoralsedimenten geht hervor, daß die Wandungen von Polychaeten-Röhren auch Zentren maximalen Glucose- und Acetat-Umsatzes sind. Auch in Schichtungsprofilen aphotischer Sedimente sind die Hauptgipfel der heterotrophen Aktivität an die bioturbirte Schicht gebunden. Eine hohe Mineralisierungsaktivität in den bioturbaten Strukturen schafft die Voraussetzungen für eine Re-Assimilation des freigesetzten CO_2 durch chemoautotrophe und heterotrophe Prozesse.

Ein erhöhtes Angebot anorganischer Elektronendonatoren in den steilen Redoxpotential-Sprungschichten von Wurmröhrenwandungen begünstigt die chemolithoheterotrophe CO_2 -Fixierung. Mit Jodacetamid (IAM) als Inhibitor werden Ribulose-1,5-bisphosphat-carboxylase (Rubisco)-abhängige Prozesse gehemmt, um den Anteil Rubisco-unabhängiger (meist heterotropher) CO_2 -Fixierung im Sediment abzuschätzen und als Korrekturgröße zu verwenden. Thiosulfat spielt eine Hauptrolle als Aktivator chemoautotropher CO_2 -Fixierung in Litoralsedimenten und auch in einigen Senken des Antarktischen Ozeans. Dagegen sind Tiefenmaxima (in ca. 10 cm Tiefe) in Sedimenten der Norwegischen See (Vöring-Plateau) in unmittelbarer Umgebung einer Echiuriden- und Enteropneusten-Fauna wahrscheinlich durch Nitrifikation zu erklären.

In aphotischen Sedimenten größerer Wassertiefen lassen hohe CO_2 -Fixierungsraten in der Zoosphäre auf Rückkopplungseffekte zwischen Makrofauna und

Sedimentbakterien schließen. In Litoralsedimenten, die stärker reduziert sind, fixieren die tieferen, von Polychaeten-Röhren durchzogenen Sedimentschichten mehr CO_2 (im Dunkeln) als die Sedimentoberfläche. Aus verschiedenen Gesichtspunkten ist zu vermuten, daß für die chemoautotrophe CO_2 -Fixierung in diesen Litoralsedimenten hauptsächlich mikroaerophile und anaerobe Bakterien verantwortlich sind.

Durch das Zusammenwirken verschiedener chemoauto- und heterotropher Prozesse der CO_2 -Fixierung wird der Kohlenstoff-Kreislauf an Orten erhöhter Mineralisierungsaktivität (bioturbate Strukturen) "kurzgeschlossen". Zwischen der O_2 -zehrenden Mineralisierung organischer Substanz und der Verfügbarkeit anorganischer Elektronendonatoren für die Chemosynthese in vielen Bauten der Infauna ist unschwer ein ursächlicher Zusammenhang zu konstruieren. Andererseits bleiben die ursprünglichen Quellen chemosynthetischer Energie vielfach unbekannt.

Die Primärsynthese organischer Substanz durch IAM-hemmbarere CO_2 -Dunkelfixierung kann in einigen bioturbaten Tiefsee-Sedimenten sogar mit der (über ein Jahr integrierten) Zufuhr organischer Partikel aus der Wassersäule gleichziehen.

Eine positive Rückkopplung zwischen Benthosfauna und Bakterien ist im permanent kalten Meeresboden um so erfolgreicher, je stärker die Sedimentbakterien in der Zoosphäre kälteadaptiert sind. Während ökologische Daten über kaltstenotherme (psychrophile) Bakterien noch spärlich sind, ist deren hohe Abundanz in antarktischen Sedimenten bemerkenswert; zumal, wenn es sich um zymogene, d.h., an hohe Substratkonzentrationen angepaßte, Bakterien handelt. Makrobenthos ist in einigen

Fällen eng mit solchen Bakterien vergesellschaftet. Kaltadaptation des Wachstums und der Abbauaktivität verlaufen nicht immer gleichsinnig. Während die Temperaturoptima einiger Detritus-abbauender Enzyme in antarktischen Sedimenten keine Kaltadaptation erkennen lassen, werden diese Enzyme in Kulturversuchen mit psychrophilen Isolaten verstärkt bei tiefen (0°C) produziert. Temperaturkompensation verläuft hier nicht auf der Aktivitäts-Ebene, sondern auf dem Niveau der Enzymsynthese und der Produktion enzymatisch aktiver Bakterien-Biomasse.

Trotz der hohen Abundanz psychrophiler Bakterien spielen auch psychrotrophe, (d.h., kalt-eurytherme) Bakterien eine wichtige Rolle im permanent kalten Sediment. Kulturversuche mit einem psychrotrophen Cytophaga johnsonae-Stamm belegen eine mehrphasige Kinetik der Glucose-Verwertung in Abhängigkeit von der Temperatur, die auf wechselnder Dominanz verschiedener Stoffwechselwege beruht. Gewisse Anhaltspunkte für eine ähnliche Bevorzugung des Embden-Meyerhof-Stoffwechselwegs bei tieferen Temperaturen liefern auch radiorespirometrische Untersuchungen antarktischer Sedimente. Wiederum sollte eine solche Übereinstimmung zwischen einem holistischen und einem reduktionistischen Ansatz auch nicht überbewertet werden.

Glucose-Mineralisierung als Modellfall für den Abbau gelöster organischer Substanz zeigt im antarktischen Meeresboden mit Temperaturoptima um 20°C (d.h., im Wachstumtemperaturmaximum psychrophiler Bakterien) ein Maximum an Kaltadaptation. Wie ein Vergleich mit temporär kalten Sedimenten lehrt, scheinen sich die Temperaturoptima katabolischer und anabolischer Prozesse global um einen relativ konstanten Wert zu unterscheiden.

Insgesamt betrachtet, haben groß- und kleinskalig angelegte Sedimentanalysen die Annahme einer überwiegend positiven Rückkopplung zwischen detritivorem Makrozoobenthos und Bakterien-Flora bestätigt. Auswirkungen auf biogeochemische Schlüsselprozesse des Kohlenstoffumsatzes sind nachweisbar. Im Gegensatz zur Wassersäule bieten Sedimente günstige Voraussetzungen für zeitlich und räumlich relativ stabile Mikrohabitate. In dem häufig erneuerten Substratmilieu der Zoosphäre liegen Orte maximaler biogeochemischer Aktivität, die in den Auf- und Abbau organischer Substanz eingreifen. An der Regulation dieser Aktivitäten sind Sorptionsprozesse maßgeblich beteiligt. Schließlich gewähren erst Kulturexperimente einen Einblick in einzelne Mechanismen ökophysiologischer Anpassung im permanent kalten Benthos, wo der Pegel leicht abbaubarer Bakterien-Substrate durch den Einfluß der Makrofauna enorm ansteigen kann.

Zitierte Literatur

- Abbanat, D.R., E.R. Leadbetter, W. Godchaux & A. Escher (1986), Sulpholipids are molecular determinants of gliding motility. *Nature* 324, 367-369.
- Aller, R.C. (1983), The importance of the diffusive permeability of animal burrow linings in determining marine sediment chemistry. *J.Mar. Res.* 41, 299-322.
- Aller, R.C. & J.Y. Yingst (1978), Biogeochemistry of tube dwellings: a study of the sedentary polychaete Amphitrite ornata (Leidy). *J. Mar. Res.* 36, 201-254.
- Aller, R. C., J.Y. Yingst & W.J. Ullman (1983), Comparative biogeochemistry of water in interstitial Onuphis (polychaeta) and Upogebia (crustacea) burrows: temporal patterns and causes. *J. Mar. Res.* 41, 571-604.
- Aller, R.C. & J.Y. Yingst (1985), Effects of the marine deposit-feeders Heteromastus filiformis (Polychaeta), Macoma balthica (Bivalvia), and Tellina texana (Bivalvia) on averaged sedimentary solute transport, reaction rates, and microbial distributions. *J. Mar. Res.* 43, 615-645.
- Amy, P.S. & R.Y. Morita (1983), Starvation-survival patterns of sixteen freshly isolated open-ocean bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 45, 1109-1115.

- Amy, P.S., C. Pauling, & R.Y. Morita (1983), Starvation survival process of a marine vibrio. *Appl. Environ. Microbiol.* 45, 1041-1048.
- Anagnostidis, K. & G.H. Schwabe (1966), Über artenreiche Bestände von Cyanophyten und Bacteriophyten in einem Farbstreifensandwatt sowie über das Auftreten Gomontiella-artig deformierter Oscillatoria-Trichome. *Nova Hedwigia* 11, 417-440.
- Ansbaek, K. & T.H. Blackburn (1980), A method for analysis of acetate turnover in a coastal marine sediment. *Microb. Ecol.* 5, 253-264.
- Ashworth, R.B. & M.J. Cormier (1967), Isolation of 2,6-dibromophenol from the marine hemichordate, Balanoglossus biminiensis. *Science* 155, 1558-1559.
- Azam, F. & R.E. Hodson (1981), Multiphasic kinetics for D-glucose uptake by assemblages of natural marine bacteria. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 6, 213-222.
- Baier, C.R. (1935), Studien zur Hydrobakteriologie stehender Binnengewässer. *Arch. Hydrobiol.* 5, 183-264.
- Balba, M.T. & D.B. Nedwell (1982), Microbial metabolism of acetate, propionate and butyrate in anoxic sediments from Colne Point salt marsh, Essex, UK. *J. Gen. Microbiol.* 128, 1415-1422.

- Banse, K. (1974), On the role of bacterioplankton in the tropical ocean. *Mar. Biol.* 24, 1-5.
- Baross, J.A., F.J. Hanus, R.P. Griffiths, & R.Y. Morita (1975), Nature of incorporated ^{14}C -labeled material retained by sulfuric acid fixed bacteria in pure cultures and in natural aquatic populations. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 32, 1876-1879.
- Baross, J.A. & R.Y. Morita (1978), Microbial life at low temperatures: ecological aspects. In: D.J. Kushner (ed.), *Microbial life in extreme environments*. Academic Pr., London, S.9-71.
- Berg, B., B. von Hofsten & G. Petterson (1972b), Electron microscopic observations of the degradation of cellulose fibres by Cellvibrio fulvus and Sporocytophaga myxococcoides. *J. Appl. Bact.* 35, 215-219.
- Berg, B., B. von Hofsten & G. Petterson (1972a), Growth and cellulase formation by Cellvibrio fulvus. *J. Appl. Bact.* 35, 201-214.
- Berg, H.C. (1975a), How bacteria swim. *Scientific American* 233, 36-44.
- Berg, H.C. (1975b), Bacterial behaviour. *Nature* 254, 389-392.
- Berkeley, R.C.W., J.M. Lynch, J. Melling, P.R. Rutter & B. Vincent (1980), *Microbial adhesion to surfaces*. 559 S., Ellis Horwood Ltd. Publ., Chichester.

- Biebl, H. & N.P. Pfennig (1978), Growth yields of green sulfur bacteria in mixed culture with sulfur and sulfate reducing bacteria. Arch. Microbiol. 117, 9-16.
- Billen, G. (1982), Modelling the processes of organic matter degradation and nutrients recycling in sedimentary systems. In: D.B. Nedwell & C.M. Brown (eds.), Sediment Microbiology, Academic Pr., London, S. 15-52.
- Boaden, P.J.S. (1980), Meiofaunal thiobios and the "Arenicola negation": a case not proven. Mar. Biol. 58, 25-29.
- Bobbie, R.J. & D.C. White (1980), Characterization of benthic microbial community structure by high resolution gas chromatography of fatty acid methyl esters. Appl. Environ. Microbiol. 39, 1212-1222.
- Boon, J.J., J.W. DeLeeuw, G.J. van de Hoek, & J.H. Vosjan (1977), Significance and taxonomic value of iso- and ante-iso monoenoic fatty acids and branched β -hydroxy acids in Desulfovibrio desulfuricans. J. Bact. 129, 1183-1191.
- Boon, P.I. (1986), Assessment of two techniques for measuring nitrification rates in aerated slurries of seagrass-bed sediments. J. Microbiol. Meth. 6, 1-12.
- Boyle, P.J. & R. Mitchell (1978), Absence of microorganisms in Crustacean digestive tracts. Science 200, 1157-1159.

- Brassell, S.C. & G. Eglinton (1984), Lipid indicators of microbial activity in marine sediments. In: J.Hobbie & P.J. LeB. Williams (eds.), Heterotrophic activity in the sea, Academic Pr., London, S.105-136.
- Burchard, R.P. (1981), Gliding motility of prokaryotes: Ultrastructure, physiology, and genetics. *Ann.Rev. Microbiol.* 35, 497-529.
- Burns, R.G. (1977), Soil enzymology, *Sci. Prog. Oxford* 64, 275-285.
- Bushell, M.E. & A.T.Bull (1981), Anaplerotic metabolism of Aspergillus nidulans and its effect on biomass synthesis in carbon limited chemostats. *Arch. Microbiol.* 128, 282-287.
- Cadee, G.C. & J. Hegeman (1974), Primary production of the benthic microflora living on intertidal flats in the Dutch Wadden sea. *Neth. J. Sea Res.* 8, 260-291.
- Cahet, G. & M.Sibuet (1986), Activite biologique en domaine profond: transformations biochimiques in situ de composes organiques marquis en carbone-14 al interface eau-sediment par 2000 m de profondeur dans le golfe de Gascogne. *Mar. Biol.* 90, 307-315.
- Caron, D.A. (1985), Grazing of attached bacteria by heterotrophic microflagellates. *Microb. Ecol.* 13, 203-218.

- Cavanaugh, C.M. (1983), Symbiotic chemoautotrophic bacteria in marine invertebrates from sulfide-rich habitats. *Nature* 302, 58-61.
- Cavanaugh, C.M., S.L. Gardiner, M.C. Jones, H.W. Jannasch, & J.B. Waterbury (1981), Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm Riftia pachyptila Jones: Possible chemoautotrophic symbionts. *Science* 213, 340-342.
- Cavanaugh, C.M., P.R. Levering, J.S. Maki, R. Mitchell, & M.E. Lidstrom (1987), Symbiosis of methylotrophic bacteria and deep-sea mussels. *Nature* 325, 346-348.
- Childress, J.J., C.R. Fischer, J.M. Brooks, M.C. Kennicutt, R. Bidigare & A.E. Anderson (1985). *Science* 232, 1306-1308.
- Christensen, D. & T.H. Blackburn (1980), Turnover of tracer (^{14}C , ^3H -labelled) alanine in inshore marine sediments. *Mar. Biol.* 58, 97-103.
- Christison, J. & S.M. Martin (1971), Isolation and preliminary characterization of an extracellular protease of Cytophaga sp. *Can. J. Microbiol.* 17, 1207-1216.
- Chua, K.E. & R.O. Brinkhurst (1973), Bacteria as potential nutritional resources for three sympatric species of tubificid oligochaetes. In: L.H. Stevenson & R.R. Colwell (eds.), *Estuarine Microbial Ecology*, Univ. South Carolina Press. S.513-517.

Codd, G.A. (1984), Aspects of carbon dioxide assimilation by autotrophic prokaryotes. In: G.A. Codd (ed.), Aspects of Microbial Metabolism and Ecology, Academic Press, London. S. 129-173.

Verlag, Westermann Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

Cole, J.J., S. Honjo, & J. Erez (1987), Benthic decomposition of organic matter at a deep-water site in the Panama basin. *Nature* 327, 703-704.

Verlag, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York.

Costerton, J.W. (1984), Direct ultrastructural examination of adherent bacterial populations in natural and pathogenic ecosystems. In: M.J. Klug & C.A. Reddy (eds.), Current Perspectives in Microbial Ecology, ASM, Washington, DC. S. 115-123.

Dale, N.G. (1974), Bacteria in intertidal sediments: Factors related to their distribution. *Limnol. & Oceanogr.* 19, 509-518.

Daly, J.M. (1973), Behavioural and secretory activity during tube construction by Platynereis dumerili (Aud.) and M. Edw. (Polychaeta: Nereidae). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 53, 521-529.

Verlag, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York.

Dando, P.R., A.J. Southward, E.C. Southward, N.B. Terwilliger & R.C. Terwilliger (1985), Sulphur-oxidising bacteria and hemoglobin in gills of the bivalve mollusc Myrtea spinifera. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 23, 85-98.

Davis, B.B. (1972), Antarctic benthos. *Adv. Mar. Biol.* 10, 1-216.

Darwin, C. (1882), Die Bildung der Ackererde durch die Thätigkeit der Würmer mit Beobachtungen über deren Lebensweise. (Aus dem Englischen übersetzt von J. Victor Carus). Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. 184 S.

Davidson, A.M. & J.C. Fry (1987), A mathematical model for the growth of bacterial microcolonies on marine sediment. *Microb.Ecol.* 13, 31-45.

Davies, J.M. & R. Payne (1984), Supply of organic matter to the sediment in the northern North Sea during a spring phytoplankton bloom. *Mar. Biol.* 78, 315-324.

Dayton, P.K. & J.S. Oliver (1977), Antarctic soft-bottom benthos in oligotrophic and eutrophic environments. *Science* 197, 55-58.

Defretin, R. (1971), The tubes of Polychaete Annelids. In: M. Florin & E.H. Stoltz (eds.), *Comprehensive Biogeochemistry*, Amsterdam. S. 713-747.

Degens, E.T. & K. Mopper (1976), Factors controlling the distribution and early diagenesis of organic material in marine sediments. In: J.P. Riley & R. Chester (eds.), *Chemical Oceanography*, Academic Press, London. S. 59-113.

Dell, R.K. (1972), Antarctic benthos. *Adv. Mar. Biol.* 10, 1-216.

- Deming, J.W., P.S. Tabor, & R.R. Colwell (1981), Barophilic growth of bacteria from intestinal tracts of deep-sea invertebrates. *Microb. Ecol.* 7, 85-94.
- Deming, J.W. & R.R. Colwell (1982), Barophilic bacteria associated with digestive tracts of abyssal holothurians. *Appl. Environ. Microbiol.* 44, 1222-1230.
- De Vries, A.L. (1977), The physiology of cold adaptation in polar marine poikilotherms. In: M.J. Dunbar (ed.), *Polar Oceans*. Antarctic Institute of North America. S.409-422.
- De Wit, R. & H. van Gernerden (1987), Chemolithotrophic growth of the phototrophic sulfur bacterium *Thiocapsa roseopersicina*. *FEMS Microbiol.Ecol.* 45, 117-126.
- Dieckmann, G., W. Reichardt, & K. Zielinski (1985), Growth and production of the seaweed *Himantothallus grandifolius* at King George Island. In: W.R. Siegfried, P.R. Condy, & R.M. Laws (eds.): *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 104-108.
- Dion, P. (1986). Utilization of octopine by marine bacteria isolated from molluscs. *Can. J. Microbiol.* 32, 959-963.
- Ducklow, H.W., D.A. Purdee, P. LeB. Williams & J.M.Davies (1986), Bacterioplankton: A sink for carbon in a coastal marine plankton community. *Science* 232, 865-867.

- Ehrlich, H. (198), The position of bacteria and their products in food webs. In: E.R. Leadbetter & J.S. Poindexter (eds.) Bacteria in Nature 1, 199-219.
- Ekman, S. (1953), Zoogeography of the sea. Sidgwick & Jackson Ltd., S.273.
- Engasser, J.M. & C. Horvath (1974a), Inhibition of bound enzymes I. Antienergistic interaction of chemical and diffusional inhibition. Biochemistry 13, 3845-3849.
- Engasser, J.M. & C. Horvath (1974b), Inhibition of bound enzymes II. Characterization of product inhibition and accumulation. Biochemistry 13, 3849-3854.
- Erwin, J.A. (1973), Lipids and biomembranes of eukaryotic microorganisms. Academic Press, New York & London.
- Feeney, P. (1976), Plant apparency and chemical defence. In: J.W. Wallace & R.L. Mansell (eds.), Biochemical Interaction between Plants and Insects. Vol. 10, 1-40, Plenum Press, New York.
- Felbeck, H., G. Liebezeit, R. Dawson, & O. Giere (1983), CO₂ fixation in tissues of marine oligochaetes (Phallodrilus leukodermatus and Phallodrilus planus) containing symbiotic chemoautotrophic bacteria. Mar. Biol. 75, 187-191.

- Fenchel, T. (1970), Studies on the decomposition of organic detritus derived from turtle grass Thalassia testudinum. Limnol. & Oceanogr. 15, 14-20.
- Fenchel, T. (1984), Suspended marine bacteria as a food source. In: M.J.R. Fasham (ed.), Flows of Energy and Materials in Marine Ecosystems. Theory and Praxis. Plenum Press, New York, S.301-315.
- Fenchel, T.M. & B. Jørgensen (1977), Detritus food chains of aquatic ecosystems: The role of bacteria. Adv. Microb. Ecol. 1, 1-58.
- Fenchel, T. & T.H. Blackburn (1979), Bacteria and mineral cycling. Academic Press, London. 225 S.
- Filip, Z. (1979), Wechselwirkungen von Mikroorganismen und Tonmineralien. Eine Übersicht. Z. Pfl.-Ern. Dg. Bodenk. 142, 375-386.
- Findlay, R.H. & D.C. White (1983), Polymeric β -hydroxy alkanooates from environmental samples and Bacillus megaterium. Appl. Environ. Microbiol. 45, 71-78.
- Findlay, S.E.G, J.L. Meyer & R.T. Edwards (1984), Measuring bacterial production via rate of incorporation of (^3H)thymidine into DNA. J. Microbiol. Meth. 2, 57-72.
- Fuchs, G. & E. Stupperich (1983), CO_2 fixation pathways in bacteria. Physiol. Veg. 21, 843-851.

- Fischer, Dr. (1888), Bakterienwachstum bei 0 °C sowie über das Photographiren von Kulturen leuchtender Bakterien in ihrem eigenen Lichte. Zbl. Bakt. Parasitenkde. 4, 89-92.
- Fletcher, M. & S. McEldowney (1984), Microbial attachment to nonbiological surfaces. In: M.J. Klug & C.A. Reddy (eds.), Current Perspectives in Microbial Ecology, ASM, Washington, D.C., S. 124-129.
- Foulds, J.B. & K.H. Mann (1979), Cellulose digestion in Mysis stenolepis and its ecological implications. Limnol. & Oceanogr. 23, 760-766.
- Forster, J. (1987), Über einige Eigenschaften leuchtender Bakterien. Zbl. Bakt. Parasitenkde. 2, 337-340.
- Fry, J.C. (1982), Interactions between bacteria and benthic invertebrates. In: D.B. Nedwell & C.M. Brown (eds.), Sediment Microbiology, Academic Press, London. S.171-201.
- Fütterer, D (ed.), 1984. Die Expedition Antarktis II mit FS Polarstern 1983/84. Berichte zur Polarforschung 18.
- Fuchs, G. (1986), CO₂ fixation in acetogenic bacteria: Variations on a theme. FEMS Microbiology Reviews 39, 181-213.
- Fuchs, G. & E. Stupperich (1983), CO₂ fixation pathways in bacteria. Physiol. Veg. 21, 845-854.

- Gäde, G. (1980), Biological role of octopine formation in marine mollusks. *Mar. Biol. Lett.* 1, 121-135.
- Gaill, F., D. Desbruyeres & D. Prieur (1987), Bacterial communities associated with "Pompei Worms" from the East Pacific rise hydrothermal vents: SEM, TEM observations. *Microb. Ecol.* 13, 129-139.
- Gallardo, V.A. (1978), Large benthic microbial communities in sulphide biota under Peru-Chile subsurface countercurrent. *Nature* 268, 331-332.
- Gerlach, S.A. (1978), Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia* 33, 55-69.
- Gerlach, S.A. (1987), Bericht über die 119. Fahrt des Forschungsschiffs "Poseidon" zum Vöring-Plateau, Norwegische See (16. Juli bis 1. August 1985). In: Gerlach, S.A., F. Theilen & F. Werner (eds.), *Berichte aus dem Sonderforschungsbereich 313. "Sedimentation im Europäischen Nordmeer"*. Nr. 5., Univ. Kiel, 94 S.
- Giere, O. & C. Langheld (1987), Structural organisation, transfer and biological fate of endosymbiotic bacteria in gutless oligochaetes. *Mar. Biol.* 93, 641-650.
- Glover, H.E. & J. Morris (1979), Photosynthetic carboxylating enzymes in marine phytoplankton. *Limnol. & Oceanogr.* 24, 510-519.

Gochlerner, G.B. (1978), Free oxygen and evolutionary progress. J. Theor. Biol. 75, 467-486.

Godchaux, W. & E.R. Leadbetter (1983), Unusual sulfonolipids are characteristic of the Cytophaga-Flexibacter-group. J. Bact. 153, 1238-1246.

Godinho-Orlandi, M.J.L. & J.G. Jones (1981a), Filamentous bacteria in sediments of lakes of different degrees of enrichment. J. Gen. Microbiol. 123, 81-90.

Godinho-Orlandi, M.J.L. & J.G. Jones (1981b), The distribution of some genera of filamentous bacteria in littoral and profundal lake sediments. J. Gen. Microbiol. 123, 91-101.

Godshalk, G.L. & R.G. Wetzel (1977), Decomposition of macrophytes and the metabolism of organic matter in sediments. In: H.L. Golterman (ed.), Interactions between sediments and freshwater. Junk Publ., The Hague. S. 258-264.

Goerke, H. (1971), Nahrungsfiltration von Nereis diversicolor O.F. Müller (Nereidae, Polychaeta). Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 12, 49-58.

Gophen, M., B.Z. Cavari, & T. Berman (1974), Zooplankton feeding on differentially labeled algae and bacteria. Nature 247, 393-394.

147-158.

Haberfield, E.C., L.W. Haas, & C.S. Hammen (1975), Early ammonia release by a polychaete Nereis virens and a crab Carcinus maenas in diluted sea water. *Comp. Biochem. Physiol.* 52A, 501-503.

Hagen, P., E.T. Reese, & O. A. Stamm (1966), Zur Reaktion von Reaktivfarbstoffen mit Cellulose IV. Enzymatische Hydrolyse reaktiv gefärbter Cellulose. *Helvet. Chim. Acta* 49, 2278-2287.

Haines, E.B. & R. B. Hanson (1979), Experimental degradation of detritus made from the salt marsh plants Spartina alterniflora L., and Juncus roemeriana Scheele. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 40, 27-40

Halcrow, K. (1971), Cellulase activity in Gammarus oceanicus Segerstrale (Amphipoda). *Crustaceana* 20, 121-124.

Hamilton, R.D. & K.E. Austin (1967), Assay of relative heterotrophic potential in the sea: The use of specifically labelled glucose. *Can. J. Microbiol.* 13, 1165-1173.

Hammen, C.S. & S. L. Lum (1964), Carbon dioxide fixation in marine invertebrates: Quantitative relations. *Nature* 201, 416-417.

Hanson, R.B. (1982), Organic nitrogen and caloric content of detritus. II. Microbial biomass and activity. *Estuarine Coast. Shelf Sci.* 14, 325-336.

- Harder, W. & H. Veldkamp (1971), Competition of marine psychrophilic bacteria at low temperatures. *Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. Serol.* 37, 51-63.
- Hargrave, B. T. (1970), The effect of a deposit-feeding amphipod on the metabolism of benthic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 15, 21-30.
- Hargrave, B.T. (1976), The central role of invertebrate faeces in sediment decomposition. In. J.M. Anderson & A. Mac Fadyen (eds.), *The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in decomposition Processes*. Blackwell, Oxford. S. 301-321.
- Harwood, J.L. & N. J. Russell (1984), *Lipids in plants and microbes*. Allen & Unwin, London. 162 S.
- Haska, G. (1975), Influence of clay minerals on sorption of bacteriolytic enzymes. *Microb. Ecol.* 1, 234-245.
- Hayes, P.R. (1963), Studies on marine flavobacteria. *J. Gen. Microbiol.* 30, 1-19
- Hazel, J. & C. L. Prosser (1974), Molecular mechanisms of temperature compensation in poikilotherms. *Physiol. Rev.* 54, 620-677.
- Heinänen, A. & K. Salonen (1984), Inorganic carbon dark uptake as a measure of heterotrophic activity. *Arch Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 19, 37-41.

Helmke, E. & H. Weyland (1986), Effect of hydrostatic pressure and temperature on the activity and synthesis of chitinases of Antarctic Ocean bacteria. *Mar. Biol.* 91, 1-7

Hempel, G. (1985), Die Expedition Antarktis III mit FS "Polarstern" 1984/85. *Berichte zur Polarforschung* 25.

Henrichs, S. M. & A. P. Doyle (1986), Decomposition of ^{14}C -labelled organic substances in marine sediments. *Limnol. & Oceanogr.* 30, 765-778.

Henrichs, S. M. & J. W. Farrington (1984), Peru upwelling region sediments near 15°S . I. Remineralization and accumulation of organic matter. *Limnol. & Oceanogr.* 29, 1-19.

Hensen, V. (1877), Die Thätigkeit des Regenwurms (*Lumbricus terrestris* L.) für die Fruchtbarkeit des Erdbodens. *Z. wiss. Zool.* 28, 354-364.

Herbert, D. P.J. Phipps & R.E. Strange (1971), Chemical analysis of microbial cells. In: J. R. Norris & D. W. Ribbons (eds.), *Methods in Microbiology* 5B, 209-344.

Herndl, G. J., B. Velimirov, & R. E. Krauss (1985), Heterotrophic nutrition and control of bacterial density in the coelenteron of the giant sea anemone *Stoichactis giganteum*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 22, 101-105.

Methods for the study of marine benthos. *IBP Handbook* 15, 2. Auflage. Blackwell Sci. Publ., Oxford.



Hines, M. E. & G. E. Jones (1985), Microbial biogeochemistry and bioturbation in the sediments of Great Bay, New Hampshire. Estuarine Coast. Shelf Sci. 20, 729-742.

Hines, M. E., W. H. Orem, W. B. Lyons & G.E. Jones (1982), Microbial activity and bioturbation-induced oscillations in pore water chemistry of estuarine sediments in spring. Nature 299, 433-435.

Hochachka, P.W. & G.N. Somero (1973), Strategies of biochemical adaptation. W.B. Saunders Co., Philadelphia. S. 179-270.

Hodson, R. E., F. Azam, A. F. Carlucci, J. A. Fuhrman, D. M. Karl & O. Holm-Hansen (1981), Microbial uptake of dissolved organic matter in McMurdo Sound, Antarctica. Mar. Biol. 61, 89-94.

Höpner-Petersen, G. (1984), Energy flow in comparable aquatic ecosystems from different climatic zones. Rapp. P. V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer 183, 119-125.

Hofmann, D. K., R. Neumann & K. Henne (1978), Strobilation, budding and initiation of scyphistoma morphogenesis in the rhizostome Cassiopeia andromeda (Cnidaria: Scyphozoa). Mar. Biol. 47, 161-176.

Holme, N. & A. D. Mc Intyre (1984), Methods for the study of marine benthos. IBP Handbook 16, 2.Auflage. Blackwell Sci. Publ., Oxford.

- Hoppe, H.G. (1983), Significance of exoenzymatic activities in the ecology of brackish water: measurements by means of methylumbelliferyl-substrates. Mar. Ecol. Progr. Ser. 11, 299-308.
- Horowitz-Wlassowa, L. M. & L. D. Grinberg (1933), Zur Frage über psychrophile Mikroben. Zbl. Bakt. II. Abt. 89, 54-62.
- Hylleberg, J. (1975), Selective feeding by Abarenicola vagabunda and a concept of gardening in lug worms. Ophelia 14, 113-137.
- Hylleberg, J. & K. Henriksen (1980), The central role of bioturbation in sediment mineralization and element recycling. Ophelia Suppl. 1, 1-16.
- Imhoff, I.F. & H.G. Trüper (1976), Marine sponges as habitats of anaerobic phototrophic bacteria. Microb. Ecol. 3, 1-9.
- Jacobsen, T.R. & F. Azam (1984), Role of bacteria in copepod fecal pellet decomposition: colonization, growth rates and mineralization. Bull. Mar. Sci. 35, 495-502.
- Jannasch, H.W. (1974), Steady state and the chemostat in ecology. Comment. Limnol. & Oceanogr. 19, 716-720.
- Jannasch, H.W. & M.J. Mottl (1985), Geomicrobiology of deep-sea hydrothermal vents. Science 299, 717-725.

- Jannasch, H.W. & C. O Wirsen (1982), Microbial activities in undecompressed and decompressed deep-sea seawater samples. *Appl. Environ. Microbiol.* 43, 1116-1124.
- Jansen, K., R.K. Thauer, F. Widdel, & G. Fuchs (1984), Carbon assimilation in sulfate-reducing bacteria. Formate, carbon dioxide, carbon monoxide, and acetate assimilation by *Desulfovibrio baarsii*. *Arch. Microbiol.* 138, 257-262.
- Jensen, L.M. & M. Søndergaard (1982), Abiotic formation of particles from extracellular organic carbon released by phytoplankton. *Microb. Ecol.* 8, 47-54.
- Johnson, K.M., C.M. Burney & J. McN. Sieburth (1981), Enigmatic marine ecosystem metabolism measured by direct diel ΣCO_2 and O_2 flux in conjunction with DOC release and uptake. *Mar. Biol.* 65, 49-60.
- Johnson, R.G. (1974), Particulate organic matter at the sediment water interface in coastal environments. *J. Mar. Res.* 32, 313-330.
- Jones, G.W. (1984), Mechanisms of attachment of bacteria to animal cells. In: M.J. Klug & C.A. Reddy (eds.), *Current perspectives in microbial ecology*. S.136-143.
- Jørgensen, B.B. (1983), Proteinaceous bacterial adhesins and their receptors. *Crit. Rev. Microbiol.* 10, 229-260.

Jones, J.G. & B.M. Simon (1984), Measure of microbial turnover of carbon in anoxic freshwater sediments: cautionary comments. *J. Microbiol. Meth.* 3, 47-55.

Jones, J.G. & B.M. Simon (1986), Nutritional strategy of a benthic filamentous bacterium. *Microb. Ecol.* 12, 323-330.

Jones, O.T.G. (1963 a), Magnesium 2,4-divinylphaeoporphyrin a₅ monomethylester, a protochlorophyll-like pigment produced by Rhodopseudomonas spheroides. *Biochem. J.* 89, 182-189.

Jones, O.T.G. (1963 b), The inhibition of bacteriochlorophyll biosynthesis in Rhodopseudomonas spheroides by 8-hydroxyquinoline. *Biochem. J.* 88, 335-343.

Jones, W.J., J.P. Guyot, & R.S. Wolfe (1984), Methanogenesis from sucrose by defined immobilized consortia. *Appl. Environ. Microbiol.* 47, 1-6.

Jordan, M.J. & G.E. Likens (1980), Measurement of planktonic bacterial production in an oligotrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 25, 719-732.

Jørgensen, B.B. (1977), The sulfur cycle of a coastal marine sediment (Limfjorden, Denmark). *Limnol. & Oceanogr.* 22, 814-832.

- Jørgensen, B.B. (1982), Ecology of the bacteria of the sulfur cycle with special reference to anoxic-oxic interface environments. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 298, 543-561.
- Jørgensen, B.B. & N.P. Revsbech (1985), Diffusive boundary layers and the oxygen uptake of sediments and detritus. *Limnol. & Oceanogr.* 30, 111-122.
- Juniper, S.K. & R.O. Brinkhurst (1986), Water-column dark CO₂ fixation and bacterial-mat growth in intermittently anoxic Saanich Inlet, British Columbia. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 33, 41-50.
- Kanazawa, S. & Z. Filip (1986), Distribution of microorganisms, total biomass, and enzyme activities in different particles of brown soil. *Microb. Ecol.* 12, 205-215.
- Karl, D.M., G.A. Knauer, J.H. Martin & B.B. Ward (1984a), Bacterial chemolithotrophy in the ocean is associated with sinking particles. *Nature* 309, 54-56.
- Karl, D.M. & G.A. Knauer (1984b), Detritus-microbe interactions in the marine pelagic environment: selected results from the Vertex experiment. *Bull. Mar. Sci.* 35, 550-565.
- Kauri, T. & D.J. Kushner (1985), Role of contact in bacterial degradation of cellulose. *FEMS Microb. Ecol.* 31, 301-306.

Kelly, D.P. & J.G. Kuenen (1984), Ecology of colourless sulphur bacteria. In: G.A. Codd (ed.), Aspects of microbial metabolism and ecology. S.211-240.

Kelly, J.R., V.M. Berounsky, S.W. Nixon & C.A. Oviatt (1985), Benthic pelagic coupling and nutrient cycling across an experimental eutrophication gradient. Mar. Ecol. Progr. Ser. 26, 207-219.

Kelly, J.R. & S.W. Nixon (1984), Experimental studies of the effect of organic deposition on the metabolism of a coastal marine bottom community. Mar. Ecol. Progr. Ser. 17, 157-169.

Kemp, P.F. (1986), Direct uptake of detrital carbon by the deposit-feeding polychaete Euzonus mucronata (Treadwell). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 99, 49-61.

Kemp, P.A. (1987), Potential impact on bacteria of grazing by a macrofaunal deposit-feeder, and the fate of bacterial production. Mar. Ecol. Progr. Ser. 36, 151-161.

Kepkay, P.E. & J.A. Novitsky (1980), Microbial control of organic carbon in marine sediments: coupled chemoautotrophy and heterotrophy. Mar. Biol. 55, 261-266.

Kirne, Q. (1979), Marine Ecology, 1. Springer-Verlag, New York.

8. 321-345.
- Kerger, B.D., P.D. Nichols, C.P. Antworth, W. Sand, E. Bock, J.C. Cox, T.A. Langworthy & D.C. White (1986), Signature fatty acids in the polar lipids of acid producing Thiobacillus spp.: methoxy, cyclopropyl, alpha-hydroxy-cyclopropyl and branched and normal monoenoic fatty acids. FEMS Microb. Ecol. 38, 67-77.
- 1166-1172.
- King, G.M. (1984), Metabolism of trimethylamine, choline, and glycine betaine by sulfate-reducing and methanogenic bacteria in marine sediments. Appl. Environ. Microbiol. 48, 719-725. Microbiol. Ecology 11, 9-24.
- King, G.M. (1986), Inhibition of microbial activity in marine sediments by a bromophenol from a hemichordate. Nature 323, 257-259.
- to the Amphipoda and the Polychaeta. Int. J. Zool.
- King, G.M. & T. Berman (1984), Potential effects of isotopic dilution on apparent respiration in ^{14}C heterotrophy experiments. Mar. Ecol. Progr. Ser. 19, 175-180. Sullivan & S. Shitka (1984), Heat-labile alkaline phosphatase from Antarctic
- King, G.M. & M.J. Klug (1982), Glucose metabolism in sediments of a eutrophic lake: Tracer analysis of uptake and product formation. Appl. Environ. Microbiol. 44, 1308-1317. Wang (1982), Biodegradation and carbon flow based on
- King, G.M., M.J. Klug & D.R. Lovely (1983), Metabolism of acetate, methanol, and methylated amines in intertidal sediments of Lowes Cove, Maine. Appl. Environ. Microbiol. 45, 1848-1853. Wang (1982),
- their role in
- Kinne, O. (1970), Temperature, In: O. Kinne (ed.) Marine Ecology 1, Wiley Interscience, London.

S. 321-345.

Kirchman, D.L., L. Mazella, R. Mitchell & R.S. Alberte (1980), Bacterial epiphytes on Zostera marina surfaces. Biol. Bull. 159, 461-462.

Kjelleberg, S., B.A. Humphrey & K.C. Marshall (1982), Effect of interfaces on small starved marine bacteria. Appl. Environ. Microbiol. 43, 1166-1172.

Kjelleberg, S., K.C. Marshall & M. Hermansson (1985), Oligotrophic and copiotrophic marine bacteria- observations related to attachment. FEMS Microbiol. Ecology 31, 89-96.

Knox, G.A. & J.K. Lowry (1977), A comparison between the benthos of the southern ocean and the north polar ocean, with special reference to the Amphipoda and the Polychaeta. In: M.J. Dunbar (ed.), Polar Oceans. Arctic Inst. North America, S.423-462.

Kobori, H., C.W. Sullivan & H. Shizuya (1984), Heat-labile alkaline phosphatase from Antarctic bacteria: rapid 5'-end labeling of nucleic acids. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 81, 6691-6695

Koop, K., R.C. Newell & M.L. Lucas (1982), Biodegradation and carbon flow based on kelp (Ecklonia maxima) debris in a sandy beach. Mar. Ecol. Progr. Ser. 7, 315-326.

Kornberg, H.L. (1966), Anaplerotic sequences and their role in metabolism, Essays in Biochemistry 2, 1-31.

- components. *J. Microbiol. Meth.* 2, 77-89.
- Kraeuter, J.N. (1976), Biodeposition by salt-marsh invertebrates. *Mar. Biol.* 35, 215-223.
- Kuenen, J.G., L.A. Robertson & H. van Gemerden (1985), Microbial interactions among aerobic and anaerobic sulfur-oxidizing bacteria. *Adv. Microb. Ecol.* 8, 1-59.
- Kuipers, B.R., P.A.W.J. De Wilde & F. Creutzberg (1981), Energy flow in a tidal flat ecosystem. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 5, 215-221.
- Kusnetzov, S.J. & W.J. Romanenko (1966), Produktion der Biomasse heterotropher Bakterien und die Geschwindigkeit ihrer Vermehrung im Rybinsk-Stausee. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 16, 1493-1500.
- Lackland, D.T., E.H. Lin, D.E. Koehler, & T. Chrzanowski (1982), Cellulase activity as a measure of environmental perturbation in salt marsh ecosystems. *Bot. Mar.* 15, 143-148.
- Lampitt, R.S. (1985 a), Evidence for the seasonal deposition of detritus to the deep-sea floor and its subsequent resuspension. *Deep-Sea Res.* 32, 885-897.
- Lampitt, R. (1985 b), Fast living on the ocean floor. *New Scientist*: 28 Febr. 1985
- Laux, D.C., E.F. Mc Sweegan & P.S. Cohen, (1984), Adhesion of enterotoxigenic Escherichia coli to immobilized intestinal mucosal preparations: a model for adhesion to mucosal surface

- components. *J. Microbiol. Meth.* 2, 27-39.
- Lee, J.L., A.T. Soldo, W. Reisser, M.J. Lee, K.W. Jeon & H.D. Görtz (1985), The extent of algal and bacterial endosymbioses in protozoa. *J. Protozool.* 32, No 391-403. *Current Perspectives in Microbial Ecology*, APS, Washington, D.C., 8.
- Legendre, L., S. Demers, C.M. Yentsch & C.S. Yentsch (1983), The ^{14}C method: patterns of dark CO_2 fixation and DCMU correction to replace the dark bottle. *Limnol. Oceanogr.* 28, 996-1003.
- Leisola, M. & M. Linko (1976), Determination of the solubilizing activity of a cellulase complex with dyed substrates. *Anal. Biochem.* 70, 592-599.
- Levinton, J.S. & T.S. Bianchi (1981), Nutrition and food limitation of deposit-feeders. I. The role of microbes in the growth of mud snails (Hydrobiidae). *J.Mar. Res.* 39, 531-545.
- Levinton, J.S., T.S. Bianchi & S. Stewart (1984), What is the role of particulate organic matter in the benthic invertebrate nutrition? *Bull. Mar. Sci.* 35, 270-282.
- Li, W.K.W. (1982), Estimating heterotrophic bacterial productivity by inorganic radiocarbon uptake: importance of establishing time courses of uptake. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 8, 167-172.
- Li, W.K.W., J.C. Smith & T. Platt (1984), Temperature response of photosynthetic capacity and carboxylase activity in Arctic marine phytoplankton. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 17, 237-243.

- Linkins, A.E., J.M. Melillo & R.L. Sinsabaugh (1984), Factors affecting cellulase activity in terrestrial and aquatic ecosystems. In: M.J. Klug & C.A. Reddy (eds.), Current Perspectives in Microbial Ecology, ASM, Washington, D.C., S. 572-579.
- Logan, B. E. & J.R. Hunt (1987), Advantages to microbes of growth in permeable aggregates in marine systems. *Limnol. Oceanogr.* 32, 1034-1048.
- Lorimer, G.H., M.R. Badger & T.J. Andrews (1977), D-ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase. *Anal. Biochem.* 78, 66-75.
- Lynch, W.H. & M. Franklin (1978), Effect of temperature on the uptake of glucose, gluconate, and 2-keto-gluconate by Pseudomonas fluorescens. *Can. J. Microbiol.* 24, 56-62.
- Lynch, W.H., J. McLeod & M. Franklin (1975), Effect of temperature on the activity and synthesis of glucose-catabolizing enzymes in Pseudomonas fluorescens. *Can. J. Microbiol.* 21, 1560-1572.
- Manahan, D.T. & K. Richardson (1983), Competition studies on the uptake of dissolved organic nutrients by bivalve larvae (Mytilus edulis) and marine bacteria. *Mar. Biol.* 75, 241-247.
- Mann, K.H. (1973), Seaweeds: their productivity and strategy for growth. *Science* 182, 975-981.

Marshall, K.C., R. Stout & R. Mitchell (1971), Mechanism of the initial events in the sorption of marine bacteria to surfaces. *J. Gen. Microbiol.* 68, 337-348.

Mayer-Rell

Mason, C.A., G. Hamer & J.D. Bryers (1986), The death and lysis of microorganisms in environmental processes. *FEMS Microbiol. Reviews* 39, 373-401.

Mayer-Rell

Martin, A. (1978), Organic nutrition of chemolithotrophic bacteria. *Ann. Rev. Microbiol.* 32, 433-468.

Sediments

Mc Donald, J.J., C. Quadling, & A.K. Chambers (1963), Proteolytic activity of some cold-tolerant bacteria from Arctic sediments. *Can. J. Microbiol.* 9, 303-315.

Canada

Mc Henery, J.G., T.H. Birkbeck & J.A. Allen (1979), The occurrence of lysozyme in marine bivalves. *Comp. Biochem. Physiol.* 63 B, 25-28.

Noorland

Meadows, P.S. (1986), Biological activity and seabed sediment structure. *Nature* 323, 207

See

Meadows, P.S. & J.G. Anderson (1966), Microorganisms attached to marine and freshwater sand grains. *Nature* 212, 1059-1060.

microbes

Meadows, P. S. & J. Tait (1985), Bioturbation and microbiology at the sediment-water interface in deep-sea sediments. In: P.E. Gibbs (ed.), *Proc. 19th EMBS*, Plymouth, S.191-200.

Kennedy (ed)

Pross, New York, 1974.

Menzel, D.W. (1966), Bubbling of seawater and the production of organic particles: a reevaluation. *Deep-Sea Res.* 13, 963-966.

Interface *Est. Coast. Shelf Sci.* 1, 1-10.

Meyer-Reil, L.A. (1983), Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow water station in the Western Kiel Bight. *Mar. Biol.* 77, 247-256.

Waters. *Mar. Chem.* 19, 1-10.

Meyer-Reil, L.A. (1987), Seasonal and spatial distribution of extracellular enzymatic activities and microbial incorporation of dissolved organic substrates in marine sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 53, 1748-1755.

emphasis on marine sediments. *Mar. Chem.* 19, 1-10.

Mills, E.L., K. Pittman & F.C. Tan (1984), Food-web structure on the Scotian Shelf, eastern Canada: a study using ^{13}C as a food-chain tracer. *Rapp. P. V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer* 183, 111-118.

(1974), Potential significance of... *Mar. Chem.* 19, 1-10.

Moerland, T.S. (1985), Cellulase activity in natural and temperature acclimated populations of Fundulus heteroclitus. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 26, 305-308.

Montagna, P.A. (1984), Competition for dissolved glucose between meiobenthos and sediment microbes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 76, 177-190.

Montague, C.L. (1982), The influence of fiddler crab burrows and burrowing on metabolic processes in salt marsh sediments. In: V.S. Kennedy (ed.), *Estuarine Comparisons*, Academic

- Press, New York, S. 283-301.
- Mopper, K. (1980), Carbohydrates in the marine environment: Recent developments. In: R. Daumas (ed.), Biogeochemie de la Matiere Organique a l'Interface Eau Sediment Marin, CNRS, Paris. S.35.45.
- Mopper, K. R. Dawson, G. Liebezeit & V. Ittekkot (1980), The monosaccharide spectra of natural waters. *Mar. Chem.* 10, 55-66.
- Morita, R.Y. (1975), Psychrophilic bacteria. *Bact. Rev.* 39, 144-167.
- Morita, R.Y. (1985), Starvation and miniaturization of heterotrophs, with special emphasis on maintenance of the starved viable state. In: M. Fletcher & G.D. Floodgate (eds.), *Bacteria in their Natural Environments*, Academic Press, London. S.111-130.
- Morita, R.Y., G.G. Geesey & T.D. Goodrich (1974), Potential microbial contribution to the carbon dioxide system in the sea. In: R.R. Colwell & R.Y. Morita (eds.), *Effect of the Ocean Environment on Microbial Activities*, Univ. Park Press, Baltimore. S. 386-391.
- Morita, R.Y., R.P. Griffiths & S.S. Hayasaka (1977), Heterotrophic activity of microorganisms in Antarctic waters. In: G.A. Llano (ed.), *Adaptations within Antarctic Ecosystems*. Gulf Publ., Houston. S. 99-113.

Morrison, D.S.J. & D.C. White (1980), Effects of grazing by Gammaridean Amphipods on the microbiota of allochthonous detritus. Appl. Environ. Microbiol. 40, 659-671.

Microbiol. 52, 779-811.

Müller, W.E.G., R.K. Zahn, B. Kurelec, C. Lucu, J. Müller & G. Uhlenbruck (1981), Lectin, a possible basis for symbiosis between bacteria and sponges. J. Bact. 145, 548-558.

Nedwell, D.B. (1987), Distribution and pool sizes of microbially available carbon in sediment measured by a microbiological assay.

FEMS Microb. Ecol. 45, 47-52.

25-45.

Nedwell, D.B., S. Hall, A. Anderson, A.F. Hagström & E.B. Lindström (1983), Seasonal changes in the distribution and exchange of inorganic nitrogen between sediment and water in the North Baltic (Gulf of Bothnia). Estuarine Coast. Mar. Sci. 17, 169-179.

Nelson, D.C. & H. W. Jannasch (1983), Chemoautotrophic growth of marine Beggiatoa in sulfide gradient cultures. Arch. Microbiol. 136, 262-269.

Nelson, D.C., N.P. Revsbech & B.B. Jørgensen (1986 a), Microoxic-anoxic niche of Beggiatoa spp.: Microelectrode survey of marine and freshwater strains. Appl. Environ. Microbiol. 52, 161-168.

Nelson, D.C., B.B. Jørgensen & N.P. Revsbech (1986 b), Growth pattern and yield of a chemoautotrophic Beggiatoa sp. in oxygen-sulfide microgradients. Appl. Environ. Microbiol. 52, 225-233.

Norkrans, B. & B.C. Stein (1979), *Journal of Marine Research*, 37, 1-14.

Neori, A.S. & O. Holm-Hansen (1982), Effect of temperature on rate of photosynthesis in Antarctic phytoplankton. Polar Biol. 1, 33-38.

Ohmoto, H. & R.P. Faldut (1977), *Journal of Marine Research*, 35, 1-14.

Newell, R. (1965), The role of detritus in the nutrition of two marine deposit-feeders, the prosobranch Hydrobia ulvae and the bivalve Macoma balthica. Proc. Zool. Soc. Lond. 144, 25-45.

Newell, R.C. & M.I. Lucas (1981), The qualitative significance of dissolved and particulate organic matter released during fragmentation of kelp in coastal waters. Kieler Meeresforsch. Sonderh. 5, 336-369.

Nichols, P., B.K. Stulp, J.G. Jones & D.C. White (in press), Comparison of fatty acid content and DNA homolgy of the filamentous gliding bacteria Vitreoscilla, Flexibacter, Filibacter.

Nickels, J.S., J.D. King & D.C. White (1979), Poly- β -hydroxybutyrate accumulation as a measure of unbalanced growth of the estuarine detrital microbiota. Appl. Environ. Microbiol. 37, 459-465.

Nienhuis, P.H. & B.H.H. De Bree (1984), Carbon fixation and chlorophyll in bottom sediments of brackish Lake Grevelingen, The Netherlands. *Neth. J. Sea Res.* 18, 337-359.

Norkrans, B. & B.O. Stehn (1978), Sediment bacteria in the deep Norwegian Sea. *Mar. Biol.* 47, 201-209.

Ohmoto, H. & R.P. Felder (1987), Bacterial activity in the warmer sulphate bearing Archean oceans. *Nature* 328, 244-246.

Ohwada, K., P.S. Tabor & R.R. Colwell (1980), Species composition and barotolerance of gut microflora of deep-sea benthic macrofauna collected at various depths in the Atlantic Ocean. *Appl. Environ. Microbiol.* 40, 746-755.

Olah, J. (1972), Leaching, colonization and stabilization during detritus formation. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 29 Suppl., 107-127.

Olsen, R.H. & J.J. Jezeski (1963), Some effects of carbon source, aeration, and temperature on growth of a psychrophilic strain of Pseudomonas fluorescens. *J. Bact.* 86, 429-433.

Oremland, R.S. (1979), Methanogenic activity in plankton samples and fish intestines: a mechanism for situ methanogenesis in oceanic surface waters. *Limnol. & Oceanogr.* 24, 1136-1141.

Ott, J., G. Rieger, R. Rieger & F. Enderes (1982), New mouthless interstitial worms from the sulfide system: symbiosis with prokaryotes. *Marine Ecology* 3, 313-333.

Overbeck, J. (1979), Dark CO₂ uptake - biochemical background and its relevance to in situ bacterial production. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 12, 38-47.

Overbeck, J. (1984), Application of TCA cycle metabolism for growth estimates of heterotrophic bacterioplankton. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 19, 23-36.

Overbeck, J. & R.J. Daley (1973), Some precautionary comments on the Romanenko technique for estimating heterotrophic bacterial production. *Bull. Ecol. Res. Comm.* 12, 342-344.

Pace, M.L., G.A. Knauer, D.M. Karl & J.H. Martin (1987), Primary production, new production and vertical flux in the eastern Pacific Ocean. *Nature* 325, 803-804.

Park, P. K. (1969), Oceanic CO₂ system: An evaluation of ten methods of investigation. *Limnol. & Oceanogr.* 14, 179-186.

Parsons, T.R. & J.D.H. Strickland (1962), On the production of particulate organic carbon by heterotrophic processes in sea water. *Deep-Sea Res.* 8, 211-222.

- Parsons, T.R. (1963), Suspended organic matter in seawater. In: M. Sears (ed.), Progress in Oceanography, Pergamon Press, Oxford, S.205-239.
- Parsons, T.R., M. Takahashi & B. Hargrave (1985), Biological oceanographic processes. Pergamon Press, Oxford, 330 S.
- Peinert, R., A. Saure, P. Stegmann, C. Stienen, H. Hardt & V. Smetacek (1982), Dynamics of primary production and sedimentation in a coastal ecosystem. Neth. J. Sea Res. 16, 276-289.
- Pistole, T.G. (1981), Interaction of bacteria and fungi with lectins and lectin-like substances. Ann. Rev. Microbiol. 35, 85-112.
- Poincelot, R.P. & P.R. Day (1972), Simple dye release assay for determining cellulolytic activity of fungi. Appl. Microbiol. 23, 875-879.
- Pomeroy, L.R. & D. Deibel (1986), Temperature regulation of bacterial activity during the spring bloom in New Foundland coastal waters. Science 233, 359-361.
- Poole, N.J. & D.J. Wildish (1979), Polysaccharide degradation in estuaries. In: R.C.W. Berkeley, G.W. Gooday & D.C. Ellwood (eds.), Microbial Polysaccharides and Polysaccharases. Academic Press, London. S. 399-416.

- Postgate, J.R. & J.R. Hunter (1964), Accelerated death of *Aerobacter aerogenes* starved in the presence of growth limiting substrates. *J. Gen. Microbiol.* 34, 459-473.
- Povoledo, D. (1972), Some model experiments on detritus formation and on some possible functions of suspended and deposited lake organic matter. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 29, Suppl., 485-523.
- Preer, J.R., L.B. Preer & A. Jurand (1974), Kappa and other endosymbionts in *Paramecium aurelia*. *Bact. Rev.* 38, 113-163.
- Prieur, D. (1981), Experimental studies of trophic relationships between marine bacteria and bivalve molluscs. *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* 5, 376-383.
- Prigogine, I. (1978), Time, structure and fluctuations. *Science* 201, 777-785.
- Pringle, J.H. & M. Fletcher (1983), Influence of substratum wettability on attachment of freshwater bacteria to solid surfaces. *Appl. Environ. Microbiol.* 45, 811-817.
- Purcell, E.M. (1977), Life at low Reynolds numbers. *Amer. J. Physics* 45, 3-11.
- Quayle, J.K. (1961), Metabolism of Cl compounds in autotrophic and heterotrophic microorganisms. *Ann. Rev. Microbiol.* 15, 119-152.

- Ramsay, A.J. (1976), The effect of acidification on measurement of microbial uptake of radioactive glucose in freshwater. *Limnol. & Oceanogr.* 21, 922-926.
- Reese, D.T. (1977), Degradation of polymeric carbohydrates by microbial enzymes. In: F.A. Loewus & B.C. Runeckles (eds.), *The Structure, Biosynthesis and Biodegradation of Wood*, Plenum Press, New York. S. 311-367.
- Reichardt, W. (1974), Zur Ökophysiologie einiger Gewässerbakterien aus der Flavobacterium-Cytophaga-Gruppe. *Zbl. Bakt. Hyg. I. Abt. Orig. A* 227, 85-93.
- Reichardt, W. (1978), Einführung in die Methoden der Gewässermikrobiologie. G. Fischer Verlag, Stuttgart & New York, 250 S.
- Reichardt, W. & R.Y. Morita (1982 a), Temperature characteristics of psychrotrophic and psychrophilic bacteria. *J. Gen. Microbiol.* 128, 565-568.
- Reichardt, W. & R.Y. Morita (1982 b), Survival stages of a psychrotrophic Cytophaga johnsonae strain. *Can. J. Microbiol.* 28, 841-850.
- Reichardt, W. & R.Y. Morita (1982 c), Influence of temperature adaptation on glucose metabolism in a psychrotrophic strain of Cytophaga johnsonae. *Appl. Environ. Microbiol.* 44, 1282-1288.

Reichardt, W., B. Gunn & R.R. Colwell (1983), Ecology and taxonomy of chitinoclastic Cytophaga and related chitin-degrading bacteria isolated from an estuary. *Microb. Ecol.* 9, 273-294.

Reichardt, W. (1987 e), Differential temperature effects on the efficiency of carbon pathways in
Reichardt, W. & G. Dieckmann (1985), Kinetics and trophic role of bacterial degradation of macroalgae in Antarctic coastal waters. In: W.R. Siegfried, P.R. Condy & R.M. Laws (eds.), *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*, Springer Verlag, Berlin, S. 115-122.

Reichardt, W. (1986 a), Polychaete tube walls as zoned microhabitats for marine bacteria. *IFREMER Actes Colloques* 3, 415-425.
In Oktober 1987>.

Reichardt, W. (1986 b), Enzymatic potential for decomposition of detrital biopolymers in sediments from Kiel Bay. *Ophelia* 26, 369-384.

Reichardt, W. (1987 a), Measurement of enzymatic solubilization of P.O.M. in marine sediments by using dye release techniques. *Arch. Hydrobiol. Adv. Limnol.* <in press>.

Reichardt, W. (1987 b), Carbon dioxide dark fixation in marine sediments and its implications for benthic energy flow concepts. *Proceedings* 21 European Marine Biology Symposium (1986) <in press>.

Reichardt, W. (1987 c), Impact of the Antarctic benthic fauna on the enrichment of biopolymer degrading bacteria. *Microb. Ecol.* 15 <in

- press>. *Mar. Chem.* 11, 141-158.
- Reichardt, W. (1987 d), Burial of Antarctic macroalgal debris in bioturbated deep-sea sediments. *Deep-Sea Res.* 34, 1761-1770
- Reichardt, W. (1987 e), Differential temperature effects on the efficiency of carbon pathways in Antarctic marine benthos. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 40, 127-135.
- Reise, K. (1985), Tidal flat ecology. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 15, 1-10.
- Reichardt, W. (1987 f), Microbiological aspects of bioturbation. *Proceedings 22 European Marine Biology Symposium (1987)* <in press>.
- Reichardt, W. (1987 g), Impact by Arenicola marina on microbiological parameters in intertidal sediments. <Manuskript eingereicht im Oktober 1987>.
- Rheinheimer, G. (1974), Aquatic dinoflagellates. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1, 1-10.
- Reichenbach, H. (1981), Taxonomy of the gliding bacteria. *Ann. Rev. Microbiol.* 35, 339-364.
- Rhoads, D.C. (1974), Organism-sediment interactions. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1, 1-10.
- Reichenbach, H. & M. Dworkin (1981), The order Cytophagales (with addenda on the genera Herpetosiphon, Saprospira, and Flexithrix). In: M.P. Starr, H. Stolp, H.G. Trüper, A. Balows & H.G. Schlegel (eds.), *The Prokaryotes I*, S. 356-379. Springer Verlag, Berlin.
- Reichardt, W. (1987 h), Burial of Antarctic macroalgal debris in bioturbated deep-sea sediments. *Deep-Sea Res.* 34, 1761-1770.
- Reichenbach, H. & O.B. Weeks (1981), The Flavobacterium-Cytophaga-group. Verlag Chemie, Weinheim. 217 S.
- Reimers, C.E. & E. Suess (1983), The partitioning of organic carbon fluxes and sedimentary organic matter decomposition rates in the

- ocean. Mar. Chem. 13, 141-168.
- Reise, K. (1979), Spatial configurations generated by motile benthic polychaetes. Helgol. wiss. Meeresunters. 32, 55-72.
- Reise, K. (1981), Gnathostomulida abundant alongside polychaete burrows. Mar. Ecol. Progr. Ser. 6, 329-333.
- Reise, K. (1985), Tidal flat ecology. Ecological Studies 54. Springer Verlag, Berlin.
- Revsbech, N.P. & B.B. Jørgensen (1981), Primary production of microalgae in sediments measured by oxygen microprofile $H^{14}CO_3$ -fixation, and oxygen exchange methods. Limnol. & Oceanogr. 26, 717-730.
- Rheinheimer, G. (1974), Aquatic microbiology. J. Wiley & Sons, London. 184 S.
- Rhoads, D.C. (1974), Organism-sediment relations on the muddy sea floor. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 12, 263-300.
- Rhoads, D.C. & D.K. Young (1970), The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. J. Mar. Res. 28, 150-177.
- Rice, A.L., D.S.M. Billett, J. Fry, A.W.G. John, R.S. Lampitt, R.F.C. Mantoura & R.J. Morris (1986), Seasonal deposition of phytodetritus to the deep-sea floor. Proc. Roy. Soc. Edinburgh 88 B, 265-279.

Rice, G.D.L. P. (1986), Early diagenesis in biadvective sediments: relationships between the diagenesis of beryllium-7 sediment reworking rates and the abundance of conveyor-belt deposit-feeders. *J.Mar. Res.* 44, 149-184.

Rowe, G.T., S. Smith, E. Falkowski, P. Wilding, P.H. Rich, The P.H. (1984 a), Trophic-detrital interactions: vestiges of ecosystem evolution. *Am. Nat.* 123, 20-29.

Rich, P.H. (1984 b), Trophic vs. detrital energetics: Is detritus productive? *Bull. Mar. Sci.* 35, 312-317.

Rinderknecht, H., P. Wilding & B. Haverback (1967), A new method for the determination of α -amylase. *Experientia* 23, 805.

Rinderknecht, H., M.C. Geokas, P. Silverman & B.J. Haverback (1968), A new ultrasensitive method for the determination of proteolytic activity. *Clin. Chim. Acta* 21, 197-203.

Robertson, L.A. & J.G. Kuenen (1983), Thiosphaera pantotropha gen. nov. sp. nov., a facultatively anaerobic, facultatively autotrophic sulfur bacterium. *J. Gen. Microbiol.* 129, 2847-2855.

Rowe, G.R. & W.D. Gardner (1979), Sedimentation rates in the slope water of the northwest Atlantic Ocean measured directly with sediment traps. *J. Mar. Res.* 37, 581-600.

- Sediments. *ASTM*. Philadelphia, PA, 1974.
- Rowe, G.T., P.T. Palloni & S.G. Horner (1974), Benthic biomass estimates from the northwestern Atlantic Ocean and the northern Gulf of Mexico. *Deep-Sea Res.* 21, 641-650.
- Norton, C.D. (1976). *Microbiology of Marine Sediments*. Academic Press, New York.
- Rowe, G.T., S. Smith, P. Falkowski, T. Whitley, R. Theroux, W. Phoel & H. Ducklow (1986), Do continental shelves export organic matter? *Nature* 324, 559-561.
- Ruby, E.G., H.W. Jannasch & W. G. Deuser (1987), Fractionation of stable carbon isotopes during chemoautotrophic growth of sulfur-oxidizing bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 53, 1940-1943.
- Rüger, H.J. (1984), Temperature effects on respiratory electron transport system (ETS) in psychrophilic and mesophilic marine bacteria. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 20, 29-40.
- Ruseska, I., J. Robbins, E.S. Lashen & J.W. Costerton (1982), Biocide testing against corrosion causing oil field bacteria helps control plugging. *Oil Gas J.* 80, 253-264.
- Ryther, J.H. (1966), Photosynthesis and fish production in the sea. *Science* 166, 72-76.
- Scheraga, M., M. Meskill & C.D. Litchfield (1979), Analysis of methods for the quantitative recovery of bacteria sorbed onto marine sediments. In: C.D. Litchfield & P.L. Seyfried (eds.), *Methodology for Biomass Determinations and Microbial Activities in*

- Sediments. ASTM, Philadelphia. S. 21-39.
- Schlegel, H.G. (1985), Allgemeine Mikrobiologie. G. Thieme Verlag, Stuttgart. 6. Auflage, 571 S.
- Schloss, J.V., E.F. Phares, M.V. Long, J.L. Norton, C.D. Stringer & F.C. Hartman (1979), Isolation, characterization and crystallization of ribulose biphosphate carboxylase from autotrophically grown Rhodospirillum rubrum. J. Bact. 137, 490-501.
- Schmaljohann, R. & H.J. Flügel (1987), Methane-oxidizing bacteria in Pogonophora. Sarsia, 72, 91-98.
- Schwartz, J.R., A.A. Yayanos & R.R. Colwell (1976), Metabolic activities of the intestinal microflora of a deep-sea invertebrate. Appl. Environ. Microbiol. 31, 46-48.
- Schweimanns, M. & H. Felbeck (1985), Significance of the occurrence of chemoautotrophic bacterial endosymbionts in lucinid clams from Bermuda. Mar. Ecol. Progr. Ser. 24, 113-120.
- Schwinghamer, P. (1983), Generating ecological hypotheses from biomass spectra using causal analysis: a benthic example. Mar. Ecol. Progr. Ser. 13, 151-166.
- Seiderer, L.J., C.L. Davis, F.T. Robb & R.C. Newell (1984), Utilisation of bacteria as nitrogen resource by kelp-bed mussel Chloromytilus meridionalis. Mar. Ecol. Progr. Ser. 15, 109-116.

- Seki, H., J. Skelding & T.R. Parsons (1968), Observations on the decomposition of a marine sediment. *Limnol. & Oceanogr.* 13, 440-448.
- Seyfried, P.L. & A.R.G. Owen (1979), Evaluation of the most probable number technique for the enumeration of the fecal coliforms and Pseudomonas aeruginosa in sediment. In: C.D. Litchfield & P.L. Seyfried (eds.), *Methodology for Biomass Determinations and Microbial Activities in Sediments*, ASTM, Philadelphia. S. 52-63.
- Sieburth, J. McN. & A.S. Dietz (1974), Biodeterioration in the sea and its inhibition. In: R.R. Colwell & R.Y. Morita (eds.), *Effect of the Ocean Environment on Microbial Activities*, Univ. Park Press, Baltimore. S. 318-326.
- Sieburth, J. McN., P.W. Johnson, M.A. Eberhardt, M.E. Sieracki, M. Lidstrom & D. Laux (1987), The first methane-oxidizing bacterium from the upper mixing layer of the deep ocean: Methylomonas pelagica sp. nov. *Current Microbiol.* 14, 285-293.
- Siegel, M.J., M. Wishnick & M.D. Lane (1972), Ribulose-1,5-diphosphate carboxylase. In: P.D. Boyer (ed.), *The Enzymes* Vol. 6, S. 169-192. Academic Press, New York.

- Skoldahl, G.H.R. & P. Wassmann (1986), Sedimentation of particulate organic matter and silicium during spring and summer in Lindaspollene, Western Norway. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 30, 49-63.
- Smetacek, V., K. von Bröckel, B. Zeitzschel & W. Zenk (1978), Sedimentation of particulate matter during a phytoplankton spring bloom in relation to the hydrographical regime. *Mar. Biol.* 47, 211-226.
- Smetacek, V. (1984), The supply of food to the benthos. In: M.J.R. Fasham (ed), *Flows of Energy in Marine Ecosystems. Theory and Praxis.* Plenum Press, New York. S.517-547.
- Smith, B.D., E.L. Cabot & R. E. Foreman (1985), Seaweed detritus versus benthic diatoms as important food resources for two dominant subtidal gastropods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 92, 143-156.
- Smith, G.A., P.D. Nichols & D.C. White (1986), Fatty acid composition and microbial activity of benthic marine sediment from Mc Murdo Sound, Antarctica. *FEMS Microbiol. Ecol.* 38, 219-231.
- Sochard, M.R., D.F. Wilson, B. Austin & R.R. Colwell (1979), Bacteria associated with the surface and gut of marine copepods. *Appl. Environ. Microbiol.* 37, 750-759.

Somero, G.N. (1978), Temperature adaptation of enzymes: biological optimization through structure-function compromises. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9, 1-29.

Someville, M. & G. Billen (1983), A method for determining exoproteolytic activity in natural waters. *Limnol & Oceanogr.* 28, 190-193.

Sørensen, J. & E. Glob (1987), Influence of benthic fauna on trimethyl amine concentrations in coastal marine sediments. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 39, 15-21.

Sorokin, Ju.J. (1966), On the carbon dioxide uptake during the cell synthesis by microorganisms. *Z. Allg. Mikrobiol.* 6, 69-73.
48, 852-855.

Sorokin, Ju.J. (1971), On the role of bacteria in the productivity of tropical oceanic waters. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 56, 1-48.
bacterial populations in estuarine water and sediments.

Sorokin, Ju.J. (1972), The bacterial population and the processes of hydrogen sulphide oxidation in the Black Sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 34, 423-454.

Southward, A.J., E.C. Southward, P.R. Dando, G.H. Rau, H. Felbeck & H. Flügel (1981), Bacterial symbionts and low $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in tissues of Pogonophora indicate unusual nutrition and metabolism. *Nature* 293, 616-620.

Seasonal changes in the digestive enzyme levels of the amphipod *Corophium volutator* (Pallas) in relation to diet. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 55,

243-256.

Spies, R.B. & D.J. Des Marais (1983), Natural isotope study of trophic enrichment of marine benthic communities by petroleum seepage. *Mar. Biol.* 73, 67-71.

Sundarraj, N. & J.V. Bhat (1973), Breakdown of Stamm, O. (1963), Zur Reaktion von Reaktivfarbstoffen mit Cellulose. II. Natur der Bindung. *Helvet. Chim. Acta* 46, 3008-3019.

Taghon, G.L. (1982), Optimal foraging by deposit- Steemann-Nielsen, E. (1952), The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 18, 117-140.

Temperature dependence and distribution of benthic Stephens, K., R.W. Sheldon & T.R. Parsons (1967), Seasonal variations in the availability of food for benthos in a coastal environment. *Ecology* 48, 852-855.

Tan, F.C. & P.N. Strain (1973), Organic carbon Stevenson, L.H., C.E. Millwood, & B.H. Hebel (1974), Aerobic, heterotrophic bacterial populations in estuarine water and sediments. In: R.R. Colwell & R.Y. Morita (eds.), *Effect of the Ocean Environment on Microbial Activities*. Univ. Park Press, Baltimore. S.268-285.

tidal benthic diatoms. *Wolgel. wiss. Meeresunters.* 10, 29-37.

Strickland, J.D.H. & T.R. Parsons (1972), A practical handbook of seawater analysis. *Bulletin* 167, Fish. Res. Bd. Can., Ottawa. 311-384.

Stuart, V., E.J.H. Head & K.H. Mann (1985), Seasonal changes in the digestive enzyme levels of the amphipod Corophium volutator (Pallas) in relation to diet. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 88,

243-256.

- Suess, E. (1980), Particulate organic carbon flux in the oceans - surface production and oxygen utilization. *Nature* 288, 260-263.
- Desulfovibrio desulfuricans*. *J. Gen. Microbiol.*
- Sundarraj, N. & J.V. Bhat (1972), Breakdown of chitin by *Cytophaga johnsonii*. *Arch. Mikrobiol.* 85, 159-167.
- Taghon, G.L. (1982), Optimal foraging by deposit-feeding invertebrates: roles of particle size and organic coating. *Oecologia* 52, 295-304.
- Takada, Y., N. Fukunaga & S. Sasaki (1981), Temperature dependence and distribution of NADH dehydrogenase in a psychrophilic bacterium, *Vibrio* sp. strain ABE-1. *J. Gen. Appl. Microbiol.* 27, 327-337.
- Tan, F.C. & P.M. Strain (1979), Organic carbon isotope ratios in recent sediments in the St. Lawrence estuary, and in the Gulf of St. Lawrence. *Estuarine Coast. Mar. Sci.* 8, 213-225.
- Taylor, W.R. (1964), Light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms. *Helgol. wiss. Meeresunters.* 10, 29-37.
- Taylor, D.L. (1973), Algal symbiosis of invertebrates. *Ann. Rev. Microbiol.* 27, 171-184.

Taylor, J. & R.J. Parkes (1983), The cellular fatty acids of the sulphate-reducing bacteria, Desulfobacter sp., Desulfobulbus sp. and Desulfovibrio desulfuricans. J. Gen. Microbiol. 129, 3303-3309.

Taylor, J. & R.J. Parkes (1985), Identifying different populations of sulphate-reducing bacteria within marine sediment systems, using fatty acid biomarkers. J. Gen. Microbiol. 131, 631-642.

Taylor, G.T., R. Itturiaga & C.W. Sullivan (1985), Interactions of bacterivorous grazers and heterotrophic bacteria with dissolved organic matter. Mar. Ecol. Progr. Ser. 23, 129-141.

Tenore, K.R., L. Cammen, S.E.G. Findlay & N. Phillips (1982), Perspectives of research on detritus: Do factors controlling the availability of detritus depend on its source? J. Mar. Res. 40, 473-490.

Tenore, K.R. & U.K. Gopalan (1974), Feeding efficiencies of the polychaete Nereis virens cultured on hard-clam tissue and oyster detritus. J. Fish. Res. Bd. Can. 31, 1675-1678.

Tenore, K.R., R.B. Hanson, J. Mc. Clain, A.E. Maccubbin & R.E. Hodson (1984), Changes in composition and nutritional value to a benthic deposit-feeder of decomposing detritus pools. Bull. Mar. Sci. 35, 299-311.

Thayer, G.W., D.W. Engel & W. Lacroix (1977), Seasonal distribution and changes in the nutritive quality of living, dead, and detrital fractions of Zostera marina. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 30, 109-127.

Varela, M. & E. Penas (1985), Primary production
Timmer-ten Hoor, A. (1975), A new type of thiosulfate oxidizing nitrate reducing microorganism: Thiomicrospira denitrificans sp. nov. Neth. J. Sea Res. 9, 344-350.

Verstraete, W., J.P. Voets & P. van Ieper
Topp, E. & R. Knowles (1982), Nitrapyrin inhibits the obligate methylotrophs Methylosinus trichosporium and Methylococcus capsulatus. FEMS Microbiol. Lett. 14, 47-49.

Vetter, R.D. (1985), Elemental sulfur
Troelsen, H. & B.B. Jørgensen (1982), Seasonal dynamics of elemental sulfur in two coastal sediments. Estuarine Coast. Shelf Sci. 15, 255-266.

Tuttle, J.H. & H.W. Jannasch (1977), Thiosulfate stimulation of microbial dark assimilation of carbon dioxide in shallow marine waters. Microb. Ecol. 4, 9-25.

Tuttle, J. & H.W. Jannasch (1979), Microbial dark assimilation of CO₂ in the Cariaco Trench. Limnol. Oceanogr. 24, 746-753.

Vance, J., C.M. Topham, S.L. Blayden & J. Tampion
(1980), Extracellular cellulase production by Sporocytophaga myxococcoides NCIB 8639. J. Gen. Microbiol. 117, 235-241.

Vance, J., S.O. Stanley & C.M. Brown (1982), The Loch Eil project: cellulose degrading bacteria in the sediments of Loch Eil and the Lynn of Lorne. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 56, 267-278.

Varela, M. & E. Penas (1985), Primary production of benthic microalgae in an intertidal sandflat of the Ria de Arosa, NW Spain. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 25, 111-119.

Verstraete, W., J.P. Voets & P. van Lancker (1976), Evaluation of some enzymatic methods to measure the bioactivity of aquatic environments. *Hydrobiologia* 49, 257-266.

Vetter, R.D. (1985), Elemental sulfur in the gills of the three species of clams containing chemoautotrophic symbiotic bacteria: a possible inorganic energy storage compound. *Mar. Biol.* 88, 33-42.

Wainwright, P.F. & K.H. Mann (1982), Effect of antimicrobial substances on the ability of the mysid shrimp Mysis stenolepis to digest cellulose. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 7, 309-313.

Waterbury, J.B., C.B. Calloway & R.D. Turner (1983), A cellulolytic nitrogen-fixing bacterium cultured from the gland of *Deshayes* in shipworms (*Bivalvia*: *Teredimidae*). *Science* 221, 1401-1403.

Wavre, M. & R.O. Brinkhurst (1971), Interactions between some tubificid oligochaetes and bacteria found in the sediments of Toronto Harbour, Ontario. J. Fish. Res. Bd. Can. 28, 335-341.

Wefer, G. & Tauchgruppe Kiel (1974), Topographie und Sedimente im "Hausgarten" des Sonderforschungsbereichs 95 der Universität Kiel (Eckernförder Bucht, Westliche Ostsee). *Meyniana* 26, 3-7.

Weimer, M.S. & R. Y. Morita (1974), Temperature and hydrostatic pressure effects on gelatinase of a Vibrio sp. and partially purified gelatinase. Z. Allg. Mikrobiol. 14, 719-725.

Weiner, R.M., A.M. Segall & R.R. Colwell (1985), Characterization of a marine bacterium associated with Crassostrea virginica (the eastern oyster). Appl. Environ. Microbiol. 49, 83-90.

Weise, W. & G. Rheinheimer (1979), Fluoreszenz-mikroskopische Untersuchungen über die Bakterienbesiedelung mariner Sandsedimente. Bot. Mar. 22, 99-106.

White, D.C., W.M. Davis, J.S. Nickels, J.D. King & R.J. Bobbie (1979 a), Determination of the sedimentary microbial biomass by extractable lipid phosphate. Oecologia 40, 51-62.

Wilkinson, C.R.

- sponges. Mar. Biol. 49, 161-185.
- White, D.C., R.J. Livingston, R.J. Bobbie & J.S. Nickels (1979, b) Effects of surface composition, water column chemistry, and the exposure on the composition of the detrital microflora and associated macrofauna in Apalachicola Bay, Florida. In: R.J. Livingston (ed.), Ecological Processes in Coastal and Marine Systems, Plenum Press, New York, S.83-116.
- White, D.C. (1983), Analysis of microorganisms in terms of quantity and activity in natural environments. In: J.H. Slater, R. Whittenbury & J.W.T. Wimpenny (eds.), Microbes and their Natural Environment, Cambridge Univ. Press, Cambridge. S. 37-66.
- White, D.C. (1985), Quantitative physical-chemical characterization of bacterial habitats. In: J. Poindexter & E. Leadbetter (eds.), Bacteria in Nature Vol. 2,, Plenum Press, New York. S. 177-203.
- Wiebe, P.H., S.H. Boyd & C. Winget (1976), Particulate matter sinking to the deep-sea floor at 2000 m in the Tongue of the Ocean, Bahamas, with a description of a new sedimentation trap. J. Mar. Res. 34, 341-354.
- Wiegel, J. & M. Dijkstra (1984), Clostridium thermocellum: adhesion and sporulation while adhered to cellulose and hemicellulose. Appl. Microbiol. Biotechnol. 20, 59-65.
- Wilkinson, C.R. (1978), Microbial associations in

- sponges. Mar. Biol. 49, 161-185.
- Wilkinson, C.R., M. Novak, B. Austin & R.R. Colwell (1981), Specificity of bacterial symbionts in Mediterranean and Great Barrier Reef sponges. Microb. Ecol. 7, 13-21.
- Wirsen, C.O. & H.W. Jannasch (1983), In situ studies on deep-sea amphipods and their intestinal microflora. Mar. Biol. 78, 69-73.
- Wood, A.P. & D.P. Kelly (1987), Methylo-trophic and autotrophic symbiotic bacteria from marine bivalves. Abstracts P25, 3rd European Marine Microbiology Symposium, Bangor, Wales.
- Wood, H.G., S.W. Ragsdale & E. Pezacka (1986), The acetyl~Co A pathway of autotrophic growth. FEMS Microbiol.Reviews 39, 345-362.
- Yayanos, A., A. Dietz & R. van Boxtel (1979), Isolation of a deep-sea barophilic bacterium and some of its growth characteristics. Science 205, 808-810.
- Yingst, J.Y. & D.C. Rhoads (1980), The role of bioturbation in the enhancement of bacterial growth rates in marine sediments. In: K.R. Tenore & B.C. Coull (eds.), Marine Benthic Dynamics, Univ. South Carolina Press, Columbia, S.C., S. 407-421.
- Zeitzschel, B. (1965), Zur Sedimentation von Seston. Eine produktionsbiologische Untersuchung von Sinkstoffen und Sedimentation der westlichen und mittleren Ostsee. Kieler Meeresforsch. 21, 55-80.

Zimmermann, R. & L.A. Meyer-Reil (1974), A new method for fluorescence staining of bacterial populations on membrane filters. *Kieler Meeresforsch.* 30, 24-27.

ZoBell, C.E. & C.B. Feltham (1937), Bacteria as food for certain marine invertebrates. *J. Mar. Res.* 8, 312-327.

Zola, H. (1967), Sugar phosphate polymers in polychaete tubes and in mineralized animal tissues. *Comp. Biochem. Physiol.* 21, 179-183.

Zottoli, R.A. & M. R. Carriker (1974), External release of protease by stationary burrow-dwelling polychaetes. *J. Mar. Res.* 32, 331-342.