

23. Sep. 1991

Z 802

Berichte
aus dem
Institut für Meereskunde
an der
Christian - Albrechts - Universität zu Kiel

Nr. 206

Die Bedeutung biogener Strukturen für den Sauerstofffluß ins Sediment

The significance of biogenic structures to oxygen flux into the sediment

DOI 10.3289/IFM-BER-206

von

Stefan Forster

1991



Kopien dieser Arbeit können bezogen werden von:
Institut für Meereskunde
Abteilung Meeresbotanik
Düsternbrooker Weg 20
2300 Kiel 1

ISSN 0341 - 8561

**Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch - Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Christian - Albrechts - Universität zu Kiel
vorgelegt von Stefan Forster, 1991**

Danksagung

Diese Arbeit wurde durch meine Beschäftigung im Rahmen des Projektes "Biomechanische Einwirkungen auf die Konzentration von Schad- und Nährstoffen im Meeressediment" (MFU 0559A1) des BMFT ermöglicht. In diesem Zusammenhang danke ich Herrn Dr. G. Graf und Prof. Dr. S. Gerlach, die vor allem während der Fertigstellung der Arbeit wertvolle Hilfen gaben.

Wolfgang Queisser war ein unersetzlicher Helfer für die praktische Arbeit sowie für Gespräche über wissenschaftliche und praktische Fragen. Ohne meine Kolleg/Inn/en Jarmila Kitlar und Michael Teucher wären einige Untersuchungen nicht so durchführbar gewesen, wie es uns im Team möglich war.

Das Arbeitsklima während der Ausfahrten wurde vor allem durch Ina, Jarmila, Sabine, Wiebke, Martin, Michael, Gerhard und Wolfgang und das Mitwirken der Mannschaften von FK "Littorina" und FS "Poseidon" so geprägt, daß die Schifffahrten eine Freude waren. Von etlichen DiskussionspartnerInnen und FreundInnen auf dem SFB-Flur habe ich außerdem Anregungen und Hilfen bis zur Fertigstellung der Arbeit erhalten. Volker Martens baute viele kleine und große Instrumente, die sehr nützlich waren.

Meine Familie hat mich trotz der zunehmenden zeitlichen Belastung ertragen können und war mir ein zu Hause. Insbesondere hat Marianne mich entlastet, wo immer es ihr möglich war.

Mein Dank gilt diesen und allen anderen Menschen, die zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben.



Inhalt

Dank	i
Inhalt	ii
Zusammenfassung	iv
Summary	v
1. Einleitung	1
2. Material und Methoden	3
2.1. Beschreibung der Stationen	3
2.2. Die Probengewinnung	4
2.3. Transport und Hälterung von Sedimentkernen und Tieren	6
2.4. Der Aufbau eines künstlichen Ganges	6
2.5. Methoden	7
2.5.1. Redoxpotential: das Potential der Platinelektrode	7
2.5.2. Sauerstoffmessung	10
2.5.3. Strömungsmessung	12
2.5.4. Bestimmung des Wassergehaltes	13
2.5.5. Bestimmung des amorphen Eisen(III)	14
3. Ergebnisse	16
3.1. Die Verteilung von Sauerstoff, Eisen(III), sowie Eh und Wassergehalt unter der Sedimentoberfläche	16
3.2. Der Vergleich von Eh-Messungen mit Redoxlanzen und mit Einstechsonden	20
3.3. Redoxveränderungen im Sediment: Oxidationsereignisse	23
3.4. Bedingungen im Bau von <u>Callianassa subterranea</u>	29
3.4.1. Lebendbeobachtungen	29
3.4.2. Strömung im Bau von <u>C. subterranea</u>	34
3.4.3. Sauerstoff in und an den Gängen von <u>C. subterranea</u>	39
3.4.4. Redoxveränderungen an den Gangwandungen von <u>C. subterranea</u>	44
3.4.5. Das Vorkommen von amorphem Fe(III) an den Gangwandungen	46
3.4.6. Zusammenfassung der Ergebnisse von <u>C. subterranea</u>	47
3.4.7. Simulation der Bedingungen mit einem "künstlichen Gang"	49
3.5. Die Bedingungen an den Röhren von <u>Janice conchilega</u>	51
3.5.1. Lebendbeobachtungen	51
3.5.2. Strömungsmessungen an Röhren von <u>L. conchilega</u>	52

3.5.3. Verteilung und Konzentrationsänderungen von O ₂ entlang der Röhren von <u>L. conchilega</u>	54
3.5.4. Zusammenfassung der Ergebnisse an <u>L. conchilega</u>	57
4. Diskussion	58
4.1. Theorie und Interpretation des Potentials der Platinelektrode (Eh)	58
4.2. Die Sediment-Wasser-Grenzschicht an der Sedimentoberfläche, ein vergleichsweise gleichförmiger Lebensraum	63
4.3. Die Sediment-Wasser-Grenzschicht an Gängen und Röhren der Makrofauna	69
4.4. Zusammenstellung der O ₂ -Flüsse an den Grenzflächen	77
5. Literaturangaben	85
Anhang	94

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde das Vorkommen von O₂ entlang der Gänge von Callianassa subterranea und Röhren von Lanice conchilega untersucht. Die Art des O₂-Eintrages ins umliegende Sediment wurde mit der Situation an der Sedimentoberfläche verglichen.

Callianassa subterranea baut im Sediment der Station Schlicksandgrund ein Gangsystem mit 1,6 m²·m⁻² sekundärer Oberfläche, das ständig erweitert wird. Die Hälfte der Gänge wird nicht belüftet. Lanice conchilega konstruiert eine Röhrenoberfläche von 0,37 m²·m⁻². Beide Arten zusammen stellen somit pro Quadratmeter Sedimentoberfläche knapp 1,2 m² zusätzliche Sediment-Wasser-Grenzfläche für den O₂-Fluß zur Verfügung.

Das artspezifische Zusammenwirken von räumlicher Struktur der Bauten und Lebensweise der Tiere als Motoren für den O₂-Eintrag durch die Gangwandungen hindurch konnte belegt werden.

Erstmals wurde die zeitliche Veränderung der O₂-Konzentration in der Gangwand von Lanice conchilega und Callianassa subterranea im Zusammenhang mit dem advektiven Transport von Wasser in die Bauten gemessen. Im Gegensatz zur Sedimentoberfläche wird die oxische Schicht an diesen biogenen Strukturen immer wieder neu aufgebaut, sie hat einen "pulsierenden" Charakter.

Im Einzelnen wurden folgende Werte gemessen:

C. subterranea pumpt während der so benannten Stagnationsphase (82% der Zeit) nur 3 min·h⁻¹. Die Pumprate beträgt 6 cm³·h⁻¹. Dort wo der Atemwasserstrom erzeugt wird steigt in dieser Zeit die O₂-Konzentration in den Gangwandung von 0% auf 80 ± 7% des überstehenden Wassers an. O₂ ist 19 ± 5 min lang im umliegenden Sediment nachweisbar. Dies entspricht etwa einem Drittel der Zeit während der Stagnationsphasen. In Irrigationsphasen (18% der Zeit) steigt die O₂-Konzentration in den durchgehenden Gängen des Baus auf 22%. Sauerstoff dringt dann etwa 0,3 mm weit in die Wandungen dieser tiefer im Sediment gelegenen Gänge ein, die während der Stagnationsphase anoxisch bleiben.

L. conchilega erzeugt Erhöhungen der O₂-Konzentration von 0% auf 20 ± 12%, die 3 bis 70 min andauern. O₂ ist bis zur tiefstgelegenen Stelle der Röhre in 5,5 cm Sedimenttiefe im umliegenden Sediment nachweisbar und tritt dort etwa die Hälfte der Zeit auf.

Von den gemessenen O₂-Flüssen ins Sediment werden 42% durch die Aktivitäten von C. subterranea und L. conchilega bewirkt. Der Anteil der Sedimentoberfläche ohne sichtbare biogene Strukturen am O₂-Fluß beträgt 58%. Die Summe der O₂-Flüsse beträgt 14,8 mmol O₂·m⁻²·d⁻¹ (Station Schlicksandgrund; 10°C).

Der O₂-Eintrag durch C. subterranea bis in 30 cm Sedimenttiefe erzeugt ständige

Veränderungen im Redoxpotential entlang der Gänge. Diese Eh-Änderungen sind, wie der O₂-Eintrag, in ihrer Größe an jedem Ort der Gangwandung verschieden. Redoxumschläge, von reduziert zu oxidiert und zurück, wurden bis zu 9 mal täglich gemessen.

Amorphes Fe(III) wurde an Bauten von C. subterranea mit derselben und höherer Konzentration (53 µmol Fe(III) gTG⁻¹) nachgewiesen als an der Sedimentoberfläche (24 µmol Fe(III) gTG⁻¹). Ein Mechanismus, der das Vorkommen an den Bauten mit "pulsierender" oxidischer Schicht erklären könnte, wurde vorgeschlagen.

Es wurde in der vorliegenden Arbeit gezeigt, daß Redoxsonden im Dauerbetrieb auf das Eindringen von O₂ ins anoxische Sediment reagieren. O₂ verursacht einen Anstieg des Redoxpotentials von Werten um -200 mV auf positive Eh-Werte. Solche Eh-Anstiege treten in Sedimentkernen von der Station Schlicksandgrund fast 7 mal häufiger auf als in Kernen der Station Schlickgrund.

Summary

The occurrence of oxygen was investigated along the burrow walls of Callianassa subterranea and Janice conchilega. The mechanism by which oxygen enters the surrounding sediment was compared to the situation at the sediment surface.

At the station "Schlicksandgrund" (German Bight) the burrow system constructed by C. subterranea (21 individuals per m²) has a sediment-water-interface (secondary surface) of 1.6 m² m⁻² and is constantly being expanded. L. conchilega constructs tubes of 0.37 m² m⁻² secondary surface. The two species together thus provide an extra 1.2 m² m⁻² additional sediment-water-interface.

It is shown that oxygen transport through the burrow walls is linked to spatial burrow structure and behaviour specific to each species. Oxygen concentration varying with time in accordance with advective water flow inside the burrow was measured for the first time in C. subterranea and L. conchilega. The oxygenated sediment layer around biogenic structures is repeatedly replenished. This "pulsing" character is in contrast to the steady-state situation at the sediment surface.

For 82% of the time, during the "stagnation" phase, C. subterranea pumps water at the rate of 6 cm³ h⁻¹ for 3 min each hour. When breathing, a current is generated which elevates the oxygen concentration in the adjacent burrow wall from 0 to 80 ± 7% of the overlying water. Oxygen remains detectable for a subsequent 19 ± 5 min in the surrounding sediment. This corresponds to a third of the time during "stagnation" phase when the surrounding sediment is anoxic. During the "irrigation" phase (18% of the time) the O₂-concentration inside the continuous parts of the burrow rises to 22%.

O₂ penetrates 0.3 mm into the adjacent sediment of these burrow parts situated deep in the sediment that are anoxic during "stagnation" phase.

Lanice conchilega produces increases in O₂-concentration from 0 to 20 ± 12% in pulses lasting between 3 and 70 minutes. Oxygen may be detected for half of the time in sediment close to the lower part of the U-shaped tube at a depth of 5.5 cm.

The sum of all O₂-fluxes at Schlicksandgrund station (at 10 °C) amounts to 14.8 mmol m⁻² d⁻¹. 42 % of this is due to the activity of L. conchilega and C. subterranea, whereby the sediment surface surrounding biogenic structures accounts for 58 % of the total O₂-flux.

Redox potential (Eh) along the burrows down to 30 cm sediment depth continuously changes due to the oxygen input by C. subterranea. Both the changes in O₂ and Eh are different at each location along the burrow. Redox changes between the reduced and oxidized state occur up to 9 times daily.

The concentration of amorphous Fe(III) along the burrow walls of C. subterranea was the same (24 μmol g TG⁻¹) or higher (53 μmol g TG⁻¹) than at the sediment surface. The reason for this accumulation of Fe(III) is being discussed.

It is demonstrated that the intrusion of oxygen into reduced sediment layers can be recorded by continuously-operating redox electrodes. Oxygen causes the Eh to rise from negative (-200 mV) to positive potentials. Such rises in Eh occur 7 times more frequently at Schlicksandgrund station (abundant in macrofauna) compared to Schlickgrund station (with little macrofauna).

1. Einleitung

Sauerstoff spielt unter den gelösten Stoffen im Seewasser als terminaler Elektronenakzeptor eine wichtige Rolle für die Atmung der Tiere und den Abbau organischer Substanzen. Während in Sedimenten, in denen Photosynthese möglich ist, ein bedeutender Teil des Sauerstoffs im Sediment selber erzeugt werden kann (Blackburn et al. 1975, Revsbech et al. 1986), stammt O_2 in Sedimenten, die im Dunkeln liegen, aus dem überstehenden Wasser. Dieser Umstand ermöglicht es, die O_2 -Aufnahme des Sedimentes als Ganzes an der Sedimentoberfläche zu messen (Pamatmat 1971a, Bowmann und Delfino 1980), obwohl die Meßmethoden an sich (Boynton et al. 1981, Forster 1985, Pamatmat 1988) kritisch hinterfragt werden müssen.

Der Sauerstoff, der für Reaktionen im Sediment zur Verfügung steht, muß durch Grenzflächen zwischen Sediment und Wasser hindurch transportiert werden. Die Sedimentoberfläche ist eine dieser Grenzflächen. Zusätzliche Grenzflächen werden durch Organismen erzeugt, die das Sediment durchwühlen oder Bauten darin konstruieren. Effekte dieser "sekundären" Oberflächen auf die Porenwasserprofile (Aller und Yingst 1985, Aller und Aller 1986) und den Fluß gelöster Stoffe über die Sediment-Wasser-Grenzfläche (Elderfield et al. 1981, Balzer 1984, Emerson et al. 1984) werden von vielen Autoren beschrieben. Dabei stehen die vertikalen Porenwasserprofile und die horizontale Grenzfläche, über die der Transport verläuft, im Vordergrund.

Röhren und Gänge der Makrofauna zeigen häufig einen "Halo" aus hellem, oxidiertem Sediment. Allgemein wird aus dieser Tatsache auf die fortdauernde Irrigation der Bauten mit O_2 -haltigem Oberflächenwasser durch ihre Bewohner geschlossen (Reise 1985). Die bewohnten Gänge der Makrofauna haben Einfluß auf den Chemismus des Sedimentes, in dem sie zum Beispiel die Bedingungen für Nitrifizierung und Denitrifikation verändern (Hylleberg und Henriksen 1980, Aller und Yingst 1985, Aller und Aller 1986, Hüttel 1988). Der gegenüber dem umliegenden, meist anoxischen Sediment veränderte Lebensraum ist für Meiofauna im höchsten Maße attraktiv (Reise 1981, Scherer 1984, Anderson und Tufail, 1986, Kristensen 1988).

Die Messung von Sauerstoff an den Gangwandungen von Makrofaunabauten wurde dagegen bisher kaum durchgeführt. Kristensen (1983, 1988, Kristensen et al. 1985) wies auf den engen Zusammenhang von O_2 -Konzentration in den Gängen verschiedener *Nereis*-Arten und deren Pumpaktivität hin. Scherer (1984) zeigte die geringe Eindringtiefe von O_2 am Schwanzschaft von *Arenicola marina*. An Kunstbauten konnten Meyers et al. (1988) die Reaktion der Meiofauna auf O_2 im Sediment um Bauten demonstrieren.

In dieser Arbeit wurde untersucht, wie O_2 durch die Bauten der Makrofauna ins

umliegende Sediment transportiert wird. Wert wurde darauf gelegt, den Zusammenhang von Biologie der Tiere, der Morphologie ihrer Bauten, Strömungen im Bau (advektiver Transport) und der Diffusion von O_2 in die Gangwandung zu erkennen. Wichtig war dabei die Frage, ob und in welchem Umfang die O_2 -Konzentration im Sediment nahe den Gängen schwankt, sich also im Gegensatz zur Sedimentoberfläche eventuell nicht in einem Gleichgewichtszustand befindet.

Im Rahmen des BMFT-Projektes "Biomechanische Einwirkungen auf die Konzentration von Schad- und Nährstoffen im Meeressediment" wurde mit einer Hälterungsanlage für Sedimentkerne eine Anlage zur kontinuierlichen Messung des Redoxpotentials aufgebaut. Mit dieser Methode wurde die Aufzeichnung des zeitlichen Verlaufs der Redoxveränderungen im Sediment möglich.

2. Material und Methoden

2.1. Beschreibung der Stationen

Das Untersuchungsmaterial wurde überwiegend von der regelmäßig angelaufenen Station "Schlicksandgrund" (54°01'N, 07°49'E) beschafft. Sie liegt südsüdwestlich von Helgoland bei 35 m Wassertiefe (Abb.1). Das Sediment besteht aus Feinsand (52 Gew.-% 150-250 µm) mit einem hohen Anteil an Schlick (20% ≤ 63 µm). Hohe Besiedlungsdichte und Biomasse zeichnen diese Station aus (Stripp 1969). Einer Zuordnung zur *Nucula-nitidosa*-Gemeinschaft, wie sie von Salzwedel et al. (1985) vorgenommen wurde, entspricht die vorgefundene Makrofauna (Kitlar 1991). Intensiv behandelt wurde aus geologischer Sicht die Wühltätigkeit der Organismen in dieser Region (Reineck et al. 1968, Dörjes 1976).

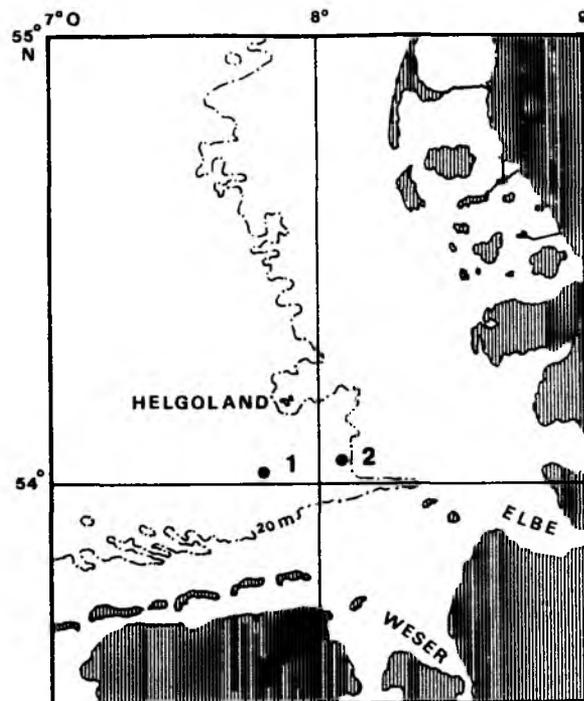


Abb.1: Seegebiet der südlichen Deutschen Bucht. Eingezeichnet die Positionen der Stationen "Schlicksandgrund" (1) und "Schlickgrund" (2), sowie die 20 m-Tiefenlinie.

Weitaus weniger dicht besiedelt ist die Station "Schlickgrund" (54°03'N, 08°09'E), von der nur in wenigen Fällen Proben für die Redoxmessungen gewonnen wurden. Bei dieser Station handelt es sich um ein Depositionsgebiet (22 m Wassertiefe), zu dem durch Tidenrestströme und die vorherrschende Strömung gegen den Uhrzeigersinn aus der gesamten südlichen Deutschen Bucht Schlick herangetragen wird (Eisma und Irion 1988), sodaß der Anteil von Partikeln ≤ 63 µm bei ~60 % liegt (I. Bandler, pers. Mitteilung). Die Besiedelung mit Makrofauna ist deutlich geringer (Kitlar 1991). Sie variiert zudem, denn hier tritt gelegentlich Schwefelwasserstoff bis zur Sedimentoberfläche hin auf (Rachor 1977, Westerhagen et al 1986).

Das gesamte Gebiet der Deutschen Bucht zeichnet sich durch starke Tidenströme mit Geschwindigkeiten von über $1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ an der Wasseroberfläche aus. Nur während außergewöhnlich ruhiger Wetterperioden tritt Temperaturschichtung auf. Haline Schichtungen aufgrund der Elbeausstromfahne sind im Bereich der südliche Deutschen Bucht allerdings häufig anzutreffen (Reid et al. 1988).

2.2 Die Probengewinnung

Mittels eines modifizierten Großkastengreifers (50 x 50 cm, Eindringtiefe etwa 40 cm) wurden auf sechs Ausfahrten mit FS "POSEIDON" und FK "LITTORINA" Sedimentproben gewonnen (Termine siehe Tab.1). Der Großkasten des Gerätes ist mit einem Einsatz zur Aufnahme von vier Plexiglasrohren (20 cm Innendurchmesser) ausgestattet, sodaß die Rohre bereits beim Eindringvorgang am Meeresboden eingestochen werden (Abb.2).

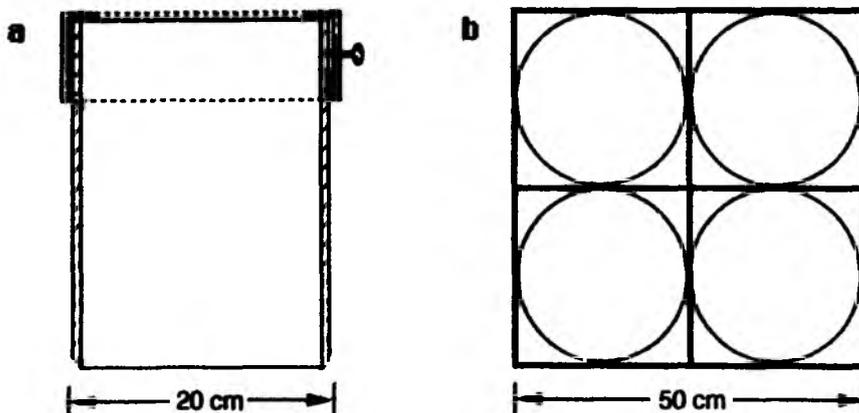


Abb.2: Schemazeichnung eines Einsatzes für den Großkasten. Nicht maßstabsgetreu. (a) Seitenansicht. Ein Stahlring mit nach innen überstehendem Rand umfaßt das Plexiglasrohr am oberen Rand. Eine seitlich angebrachte Schraube verhindert das Herausfallen bei offenem Kastengreifer. (b) Aufsicht auf den Großkasten. Die Einheit aus Stahlkreuz und 4 Ringen (a) ist herausnehmbar im Großkasten befestigt.

Auf das Austauschen des überstehenden Wassers wurde verzichtet. Die Kerne wurden wie die Versuchstiere und die gefüllten Schichtaquarien bei in-situ-Temperatur und im Dunkeln belüftet transportiert.

Durch das teilweise Aufpräparieren sedimentgefüllter Großkästen von der Seite her wurden an drei Fahrterminen die Bauten von Callianassa subterranea offengelegt. Die Struktur der Bauten wurde beschrieben und photographiert. Ein Großkasten wurde vollständig präpariert, um ein Bild der Verteilung der Bauten von C. subterranea im Raum zu erhalten. Versuchstiere, hier Lanice conchilega und

Callianassa subterranea, wurden ebenfalls auf diese Weise entnommen und in mit etwas Sediment und Wasser gefüllten Kautexflaschen gekühlt transportiert.

Zur Zählung der Makrofauna wurde das Sediment nur bis zu 15 cm Tiefe gesiebt (Kitlar 1991). Da so offensichtlich nicht alle Individuen der Art C. subterranea erfaßt werden konnten, wurde beim Präparieren der Großkästen das gesamte Sediment von Hand durchsucht und die Individuen dieser Art gezählt. Auf diese Weise wurden alle großen Individuen entdeckt. Für die Juvenilen ist eine Unterschätzung der Individuendichte wahrscheinlich.

Entlang der freigelegten Bauten wurden mit einer Spatelspitze Sedimentproben für die Eisenbestimmung entnommen. Dabei wurde nur die innerste helle Schicht entlang der oberen Wandung des Baus abgekratzt, um die Vermischung mit eingeschlemttem Oberflächenmaterial zu vermeiden. Außerdem wurden mit abgeschnittenen Kunststoffspritzen (Durchmesser 30 mm) 7 cm lange Stechproben an der Sedimentoberfläche entnommen, aus denen der Wassergehalt und das Konzentrationsprofil von Eisen(III) bestimmt wurden. Alle diese Sedimentproben blieben bis zur Analyse tiefgekühlt.

Bei der Befüllung von Schichtaquarien wurde wie folgt vorgegangen. Das Aquarium wurde in eine größere, mit Seewasser gefüllte Wanne gestellt. Aus einem Großkasten wurden mit einer angespitzten PVC-Platte Sedimentstücke von etwa 20x10x5 cm Größe aus tieferen Sedimentbereichen abgestochen. Diese glitten unter Wasser langsam in das Schichtaquarium (5 cm Dicke) und wurden leicht angedrückt, um eingeschlossene Wasserblasen zu verdrängen. Eine Schichtung wie im natürlichen Sediment war in diesen Aquarien somit nicht vorhanden. Es wurde lediglich dafür Sorge getragen, daß Oberflächensediment aus dem Großkasten auch an der Sedimentoberfläche im Schichtaquarium zu liegen kamen.

Wasser für Aquarien und die Durchlaufsysteme wurde mit einer Impellerpumpe (Jabsco BG 80) aus ungefähr 30 m Tiefe gefördert. Es wurde in Kunststoffässern transportiert.

Tabelle 1: Übersicht über die Probennahmeterminen

Fahrttermin	Sedimentkerne	Präparation der Bauten	Eisen(III)-Analyse
22.10.- 25.10.1988	X		
2. 2.- 5. 2.1989	X	X	
20. 5.- 25. 5.1989	X	X	
21. 8.- 24. 8.1989	X	X	
22.10.- 25.10.1989	X		X
30. 1.- 2. 2.1990	X		X

2.3. Transport und Hälterung von Sedimentkernen und Tieren

Die Hälterungsanlage an Bord bestand aus 4 Tiefkühltruhen mit einer Meß- und Regeleinheit, deren Temperatur auf $\pm 2^{\circ}\text{C}$ genau im Bereich zwischen 0 und 20°C eingestellt werden konnte. Durch die Unterbringung der Truhen in einem Container konnte eine lückenlose Kühlung bis zum Erreichen des Labors sichergestellt werden. Die Hälterungsanlage im Labor bestand aus 4 Becken (2 x 1 m Grundfläche) aus glasfaserverstärktem Kunststoff, in denen über einen externen Kreislauf Wasser temperiert werden konnte. In diesen Becken standen bis zu 32 Sedimentkerne und alle weiteren Proben bei *in-situ* Temperaturen im Dunkeln. Die Temperatur jedes Beckens wurde fortlaufend durch eine Meßanlage aufgezeichnet, über die auch von 8 O_2 -Elektroden und 30 Redoxlanzen (s.u.) laufend Daten abgefragt werden konnten.

Die Schichtaquarien (50 x 45 x 5 cm) zur Beobachtung standen in einem separaten, mit Seewasser gefüllten Plexiglasbecken vollständig untergetaucht. Dieses Wasser zirkulierte in einem Kreislauf zur Kühlung durch die oben genannten GFK-Becken. Eine schwarze Abdeckhaube diente zur Verdunkelung des Plexiglasbeckens.

2.4. Der Aufbau eines künstlichen Ganges

Der "künstliche Gang" wurde aus Dialyseschlauch hergestellt (Porengröße: $2,4\ \mu\text{m}$). Er wurde durch einen perforierten Silikonschlauch (6 x 1,5 mm) mit vier Längsreihen von Löchern (4 mm Durchmesser, 5 mm Abstand) im Inneren unterstützt. Das Sediment wurde aufgeschlitzt, der künstliche Gang in den Schlitz gedrückt und das Sediment durch seitliches Andrücken wieder über der Anordnung geschlossen. Nach mindestens sieben Tagen Ruhe konnte Oberflächenwasser aus dem Kern über eine Peristaltikpumpe durch den Gang gepumpt werden (Abb.3, Seite 7). Damit war die Möglichkeit gegeben, daß Sauerstoff aus dem Lumen des Ganges in das umliegende Sediment diffundiert.

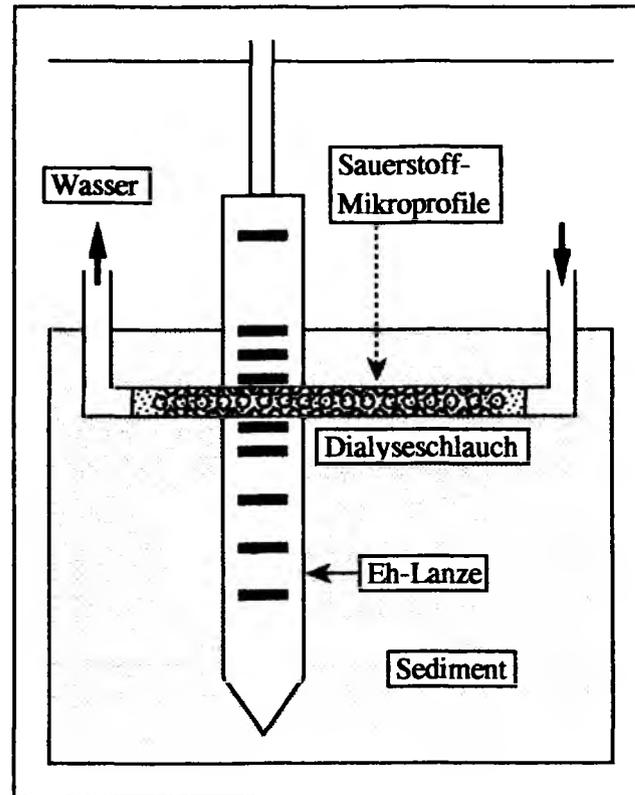


Abb.3: Schemazeichnung: Künstlicher Gang aus Dialyseschlauch über einem Gerüst aus perforiertem Silikonschlauch (Löcher mit 4 mm Durchmesser). Gezeigt ist auch die Messung mit O₂-Mikroelektroden und die Position einer Eh-Lanze.

2.5. Methoden

2.5.1. Redoxpotential: das Potential der Platinelektrode

Das Redoxpotential (Eh) wurde mit handelsüblichen Einstechsonden sowie mit einem im Rahmen des BMFT-Projektes neu entwickelten Meßsystem gemessen.

Einstechsonden

Messungen mit dieser Methode dienen nur dem Vergleich mit dem neuen Meßsystem (Kapitel 3.2.). Es wurden Redox-Einstabmeßketten mit Stift (5 mm) der Firma Ingold (Nr. Pt-4800-M5) mit einem Knick Millivoltmeter verwendet. An Bord wurde in Kernen mit 10 cm Durchmesser wenige Stunden nach der Probengewinnung gemessen. Die Sonde war mit dem Kern mittels eines Stativs fest verbunden und wurde in 5 mm- und 1 cm-Zentimeter Abständen vorgeschoben. Die Zeit bis zum Ablesen der Meßwerte wurde jeweils auf 10 Minuten festgelegt. Die Umrechnung der Meßwerte auf das Potential gegenüber der Normalwasserstoffelektrode erfolgte mit den Werten der Tabelle 2.

Tabelle 2: Korrekturwerte für die Umrechnung der Ingold-Sonden

°C	20	15	10	5	0
Korrektur [mV]	+211	+214	+217	+221	+224

Redoxlanzen

Eine von der Firma SIS (Kiel) entwickelte Sensorik zur Überwachung der Sedimenthärtung enthält Sauerstoffsonden, Temperaturfühler und eine Redoxmeßvorrichtung. Diese Redoxmessung ist für den Dauereinsatz konzipiert, um Veränderungen des Redoxpotentials während der Dauer der Härtung zu erkennen. Es handelt sich um Redoxlanzen (Abb.4), die längere Zeit im Sediment eingesteckt verbleiben. Jede Lanze trägt auf einer Keramikoberfläche 10 horizontal verlaufende Platindrähte (1 mm Durchmesser, 10 mm Länge). Diese sind so angeordnet, daß sie im Normalfall 2,0 cm über der Sedimentoberfläche, an der Sedimentoberfläche, sowie in 0,5, 1,0, 1,5, 2,0, 2,5, 3,5, 4,5 und 5,5 cm Sedimenttiefe liegen.

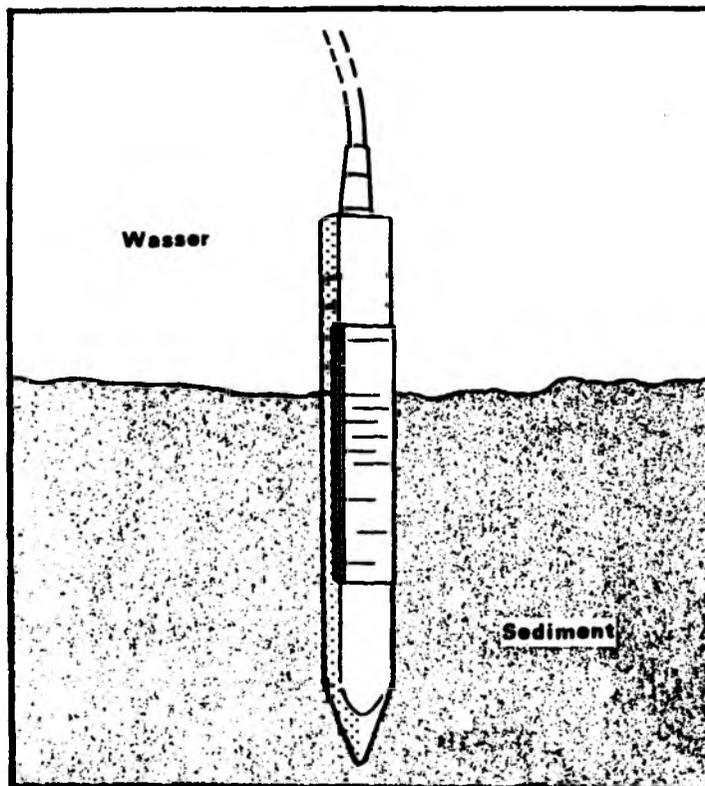


Abb.4: Eh-Lanze in Normalposition im Sediment. Der zweitoberste Platindraht liegt auf Höhe der Sedimentoberfläche. Insgesamt 10 Pt-Drähte für die Messung in jeweils einem Sedimenthorizont verlaufen horizontal auf einer Keramikfläche.

Die Spannung wird gegen eine Ag/AgCl-Referenz (Ingold Nr. 363) gemessen und entsprechend der aktuellen Temperatur auf das Potential gegenüber der Normalwasserstoffelektrode umgerechnet. Der angeschlossene Rechner fragt einmal

pro Minute das Potential jedes Pt-Drahtes ab und speichert den Mittelwert aus 60 Messungen für jede Stunde im Datenblatt. Wahlweise kann in einem Schnellmodus auch der Durchschnitt von 3 Messungen jede Minute abgespeichert werden. Neben den aktuellen Redoxwerten kann aus den Messungen der letzten 200 Stunden ein Isoliniendiagramm erzeugt werden, das den Überblick über die zeitliche Entwicklung erleichtert.

Die Lanzen wurden nach jedem Einsatz mit einer feinen Bürste mechanisch gereinigt. Auf konditionierende Vorbehandlungen wurde wie auch bei kontinuierlichen Messungen z.B. in Fermentationsprozessen (Bühler und Baumann 1982) verzichtet. Die Lanzen wurden im Anschluß an eine Meßkampagne in Standard-Pufferlösungen von Ingold auf ihre Funktion überprüft (± 5 mV Toleranz nach Angaben von Bühler und Baumann 1982). Ergaben sich Anzeigen, die außerhalb des Bereiches von ± 10 mV lagen, wurde das Datenblatt verworfen.

Auswertung und Definition von Oxidationsereignissen

Insgesamt liegen in Datenblättern, die rund 57800 auswertbare Stunden Protokoll umfassen, 578000 Zahlenwerte vor. Da jeder Zahlenwert das Mittel aus 60 Messungen darstellt, liegen dem gesamten Datensatz rund $34 \cdot 10^6$ Meßwerte zugrunde. Dieser Datensatz und Teile davon sind auf Wunsch als ASCII-Files auf 3,5" Diskette erhältlich. Er umfaßt rund 4,4 MB und ist daher nicht in Form der Originaldatenblätter im Anhang aufgeführt. Stattdessen wurden die Veränderungen im Eh, die sich aus den Daten ablesen ließen, tabellarisch aufgeführt.

Nach Untersuchungen von Baas-Beeking (1955) und Whitfield (1972) kann das Redoxpotential des Sedimentes nur auf ± 25 mV genau bestimmt werden (siehe dazu 4.1.). Die Auswertung der Datenblätter erfolgte, indem alle Änderungen des Eh von mehr als 50 mV an Drähten im Sediment aufgelistet wurden. Das eindeutig dominierende Phänomen hierbei, die "Oxidationsereignisse", sind für den gesamten Datensatz als Übersicht in Anhang 1 aufgeführt. Ein "Oxidationsereignis" ist ein zeitlich begrenzter Anstieg und anschließender Abfall des Redoxpotentials, wobei die Höhe des Anstieges, das maximal erreichte Potential, die Dauer des Ereignisses, sowie Anzahl und Sedimenttiefe der reagierenden Pt-Drähte sehr unterschiedlich ausfallen können.

Oxidationsereignisse wurden nur als solche gezählt, wenn das Eh nach einiger Zeit wieder auf mit dem vorherigen Niveau vergleichbare Werte sank. Alle Verschiebungen des Eh ohne ein erneutes Absinken fallen somit aus dieser Zählung heraus. Bei zeitgleich auftretenden Veränderungen an mehreren Drähten einer Lanze wurde von einem Ereignis ausgegangen. Dabei bezieht sich die Charakterisierung von Dauer und Höhe des Ereignisses dann auf den Tiefenhorizont mit dem höchsten erreichten Eh-Wert.

Die Ereignisse wurden nach der Größe der Potentialänderung in Gruppen zusammengefaßt. Die Tiefe im Sediment und gegebenenfalls die Ausdehnung der

Schicht, über die sich das Ereignis auf verschiedene Drähte aufprägte, wurde notiert. Die Dauer eines Ereignisses rechnet vom Zeitpunkt, wenn der Anstieg erstmals 50 mV gegenüber dem tiefsten Werte der vorangegangenen zehn Stunden übersteigt. Das Ende wurde definiert mit dem Erreichen desselben Eh wie zu Beginn.

Bei dicht aufeinander folgenden Ereignissen verschmelzen diese zu einer Folge von Pulsen. Eh-Werte, die mit dem tiefen Potential vor der Pulsfolge vergleichbar sind, werden oft erst nach Tagen wieder erreicht. Dennoch wurde für die Auswertung die Höhe der Eh-Änderung von diesem tiefen Niveau aus gerechnet. In solchen Fällen wurde die mittlere Dauer errechnet (Dauer der Pulsfolge / Anzahl Pulse). Bei noch dichteren Pulsfolgen trennt die Eh-Messung wegen ihrer Trägheit (vergleiche 4.1.) die einzelnen Pulse nicht mehr. Für die Auswertung wurden in Pulsfolgen solche Spitzen als Ereignis gezählt, bei denen sich Werte von mindestens 25 mV geringerem Potential sowohl vorher als auch nachher zeigten. Obwohl so die 50 mV-Schwelle für die Unterscheidbarkeit von zwei Redoxwerten unterschritten wurde, wird aus den Datenblättern ersichtlich, daß in vielen Pulsfolgen mehr Spitzen auftreten, als in Anhang 1 aufgezählt sind.

Nach Jørgensen und Revsbech (1989) wird im Folgenden die Bezeichnung "oxidiert" für Sediment mit $Eh > 0$ und "reduziert" für $Eh < 0$ angewandt. Die Worte "oxisch" und "anoxisch" dagegen beziehen sich auf das Vorkommen von Sauerstoff.

2.5.2. Sauerstoffmessung

Sauerstoff wurde mit Mikroelektroden gemessen. Dabei kamen verschiedene Typen zum Einsatz, die sich im Aufbau und in ihren Eigenschaften unterscheiden (Tab.3). Der in marinen Sedimenten ursprünglich eingesetzte Typ (Tab. 3, A) wurde von Revsbech et al. (1980) eingeführt und hat seinen Vorteil in der kurzen Einstellzeit. Profilierende Messungen sind daher mit dieser Sorte rasch durchführbar und Dauermessungen möglich. Der zweite Typ (Tab. 3, B) ist mechanisch stabiler. Allerdings sind diese Elektroden extrem träge und weisen z.T. im niedrigen Konzentrationsbereich eine Drift auf, die vermutlich von einem zu großen Sauerstoffverbrauch herrührt. Nur wenn sich bei den ersten Messungen ergeben hatte, daß dies nicht der Fall war, wurden sie eingesetzt. Für Dauermessungen waren sie wegen der Kürze der Ereignisse und den stets niedrigen Konzentrationen nur bedingt geeignet. Der dritte Typ (Tab. 3, C) stellt in Bezug auf elektrische Stabilität (Störsignale aus dem Netz, Störsignale durch Verbiegen) und Drift die beste Lösung dar (Revsbech und Ward 1983, Forster 1985). Die feinsten Sensoren dieser Art sind in Geschwindigkeit und Größe dem käuflichen, "klassischen" Typ A vergleichbar. Für Dauermessungen ist dieser Sensor vorzuziehen. Seine Nachteile liegen im unumgänglichen und aufwendigen Eigenbau, sowie darin, daß mit der kurzen Spitze nur geringe Sedimenttiefen erreichbar sind, womit viele Bauten außerhalb der

Reichweite liegen.

Die Kalibrierung aller Elektroden wurde nach Revsbech und Ward (1983) als Zwei-Punkt-Eichung durchgeführt. Die Linearität sowohl von Sensoren als auch von Kathoden ist von verschiedenen Autoren nachgewiesen worden (Baumgärtl und Lübbers 1983, Forster 1985). Als Nullpunkt diente das Signal aus einer Sedimenttiefe von mehr als einem Zentimeter, in der kein Sauerstoff mehr vorkommt. Der Gehalt des überstehenden Wassers wurde in einer 50 ml Probe nach Grasshoff (1976) bestimmt.

In einem Fall wurde zusammen mit einer Strömungssonde eine Sauerstoffsonde (Typ B) im Lumen eines Ganges von Callianassa subterranea eingesetzt. Sie zeigte eine deutliche Abhängigkeit von der Anströmgeschwindigkeit, wie sie von Gust et al. (1987) für verschiedene O₂-Konzentrationen und Geschwindigkeiten nachgewiesen wurde. Im Gegensatz zu der von Gust beschriebenen Situation, in der beide Größen getrennt voneinander variiert wurden, verändern sich Strömungsgeschwindigkeit und Sauerstoffgehalt im Bau von C. subterranea rasch. Es war nicht möglich, eine Korrektur wie bei Rutgers van der Loeff (1990) oder Gust et al. (1987) vorzunehmen und damit die wahre O₂-Konzentration zu errechnen. Daher wurden nur dann ein O₂-Wert abgelesen, wenn nachweislich keine Strömung im Gang herrschte.

Beim Einsatz von Sauerstoff-Sensoren (Typ C) im Wasser war lediglich die als Rühreffekt (Baumgärtl und Lübbers 1983) bekannte Erhöhung von maximal 2 % des Signales erkennbar. Es erfolgte, wie bei allen Messungen im Sediment, keine Korrektur.

Die Nachweisgrenze für die Sauerstoffmessung liegt bei jeder Messung unter 1 % Sättigung. Sie hängt aber sehr vom gesamten Meßkreis ab, in dem die Sonde eingesetzt wird. Beim Einsatz von Typ A-Kathoden lag die niedrigste Nachweisgrenze bei 0,1 % Sättigung, entsprechend ~0,3 µM O₂.

Tabelle 3: Eigenschaften verwendeter Sauerstoffsonden

Typ	A: Kathode in Glas eingeschmolzen	B: Kathode in Stahlikanüle	C: Sensor Kathode und Anode in Glasgehäuse
Referenzelektrode	Ag/AgCl - Gel (Ingold 363-PA-S8)	Ag/AgCl - Gel (Ingold 363-PA-S8)	chlorierter Silberdraht
Membran	Zelluloseacetat	Zellulosenitrat	Silikonkautschuk
Literaturzitat	Revsbech, (1983)	de Witt et al., (1989)	Revsbech & Ward, (1983)
Hersteller	Firma Eschweiler, Kiel	Jan Boekema, Universität Groningen	Eigenbau
90%-Einstellzeit [s]	< 2	60	1 - 5
Durchmesser an der Spitze [µm]	5	1000	5 - 20
ins Sediment einstechende Länge [cm]	5	20	3

O₂-Flüsse wurden mittels des Ersten Fick'schen Gesetzes berechnet. Hierfür wurde aus dem Kurvenverlauf durch die Sedimentoberfläche der steilste Gradient ermittelt. Um Tortuosität und Porosität (ϕ) Rechnung zu tragen, wurde der Diffusionskoeffizient für O₂ im Sediment (D_s) aus dem Diffusionskoeffizienten (D_0) in Seewasser der entsprechenden Temperatur (Broecker und Peng 1974) berechnet (Berner 1980, Forster, 1985):

$$D_s = \phi^2 D_0$$

Alle Angaben von O₂-Konzentrationen in Prozent beziehen sich auf den O₂-Gehalt des überstehenden Wassers. Angaben zur Temperatur sind jeweils in den Abbildungen aufgeführt. Der Salzgehalt schwankte zwischen 32,0 und 34,5 Promille und wird durchweg mit 33 ‰ angenommen.

2.5.3. Strömungsmessung

Zur Strömungsmessung wurde ein auf dem Prinzip der Anemometrie basierender Meßfühler gebaut. Die Vorlage und Bauanleitung (Vogel 1981) wurde von V. Martens (Meeresbotanische Abteilung, IfM Kiel) umgesetzt.

Das Meßprinzip beruht auf der Abkühlung eines elektrisch geheizten Thermistors (Widerstand mit starker Temperaturabhängigkeit) durch das umgebende Wasser. Die Rate der Wärmeabgabe des Thermistors ist abhängig von der Wassertemperatur und dessen Bewegung. Mit zunehmender Strömung und damit verbundener Kühlung des Thermistors ändert sich sein elektrischer Widerstand. Diese Änderung wird als Maß für die Wasserströmung aufgezeichnet.

Der Sensorschaft hat eine Länge von etwa 30 cm und einen Durchmesser von 8 mm. Die Sensorspitze, der kugelförmige Thermistor, mißt 1 mm. Die Eichung erfolgt nach Vogel (1981) im Ausstrom eines langen Plexiglasrohres (120 cm; 1,8 cm Durchmesser). Farbversuche mit Kaliumpermanganatlösung zeigten die gleichförmige "laminare" Strömung im Rohr mit einem Maximum im Zentrum, wo die Thermistorspitze plaziert wurde. In einem Überlauf wurde die Menge des fließenden Wassers pro Zeiteinheit (Fluß) bestimmt. Nach der Formel

$$F [\text{cm}^3 \text{s}^{-1}] = U [\text{cm s}^{-1}] A [\text{cm}^2] \quad (1)$$

ergibt sich die mittlere Strömungsgeschwindigkeit im Rohr (U) als Quotient aus Fluß (F) und dem Querschnitt (A) des Rohres. Der Sensor im Zentrum erfährt die Maximalgeschwindigkeit (U_{max}), die doppelt so hoch ist wie die mittlere Geschwindigkeit.

$$U_{\text{max}} [\text{cm s}^{-1}] = 2 U [\text{cm s}^{-1}] \quad (2)$$

Abbildung 5 zeigt die so ermittelte Eichkurve. Der Sensor zeigt ein ausgeprägt nicht-lineares Verhalten; geringe Geschwindigkeiten werden überproportional angezeigt. Damit spricht das Instrument im Bereich kleiner Strömungsgeschwindigkeiten ($v \approx 0,2 \text{ cm s}^{-1}$) schon auf geringste Änderungen an während es mit zunehmender Geschwindigkeit immer unempfindlicher wird. Um die Strömungsrichtung, die vom Thermistor nicht angezeigt werden kann, sichtbar zu machen, wurde ein Milch-Seewasser-Gemisch tröpfchenweise ins Wasser über der Öffnung von Tierbauten eingespritzt. Milch ist gut sichtbar und in der Dichte fast neutral, sodaß das Gemisch quasi im Wasser schwebt (Vogel 1981).

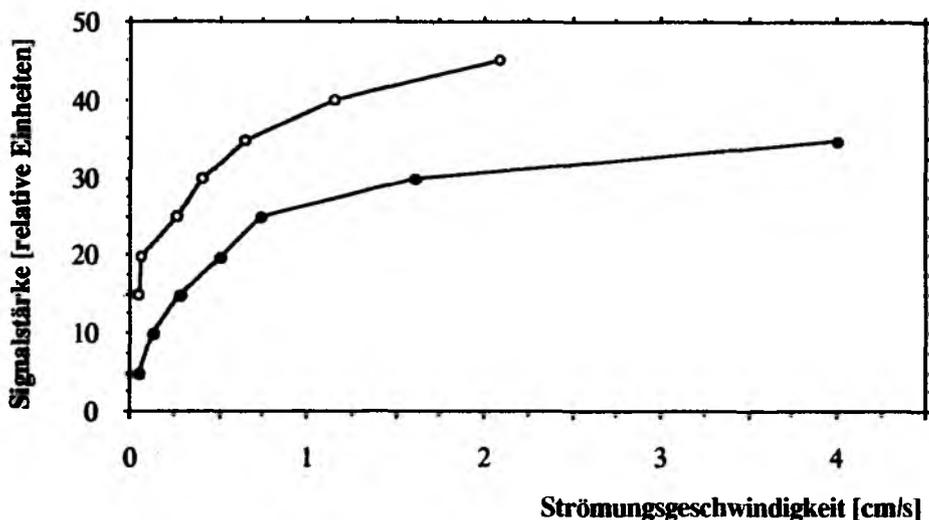


Abb. 5: Eichkurven der Strömungssonde in zwei Empfindlichkeitsstufen. Hohes Auflösungsvermögen besteht im Bereich geringer Strömungen, während die Meßgenauigkeit mit zunehmender Strömung geringer wird.

Für Werte der zusammengesetzten Größe F wurde die Fehlerfortpflanzung berechnet und jeweils mit angegeben. Die Durchmesser der Öffnungen der Bauten von Callianassa subterranea und Lanice conchilega wurden auf 0,5 bzw. 0,1 mm genau gemessen.

2.5.4. Bestimmung des Wassergehaltes

Tiefgefrorene Sedimentproben in Kunststoffspritzen (vergleiche 2.2.) wurden mit der Sedimentoberfläche voran aus dem Spritzenmantel geschoben. Das Seewassereis über dem Sediment wurde möglichst vorsichtig abgekratzt und dann der Kern millimeterweise oder in anderen Schichtdicken mit einer Pucksäge zersägt. Ein Zentimetermaß auf der Unterlage ermöglichte das Einhalten der Abstände. Die

tauenden Sedimentscheiben wurden in vorgewogenen Aluminiumschälchen aufgefangen, zugedeckt, und spätestens 10 Minuten später das Frischgewicht bestimmt (FG). Erneutes Wiegen nach 12 bis 24 Stunden Trocknen bei 60°C ergab das Trockengewicht (TG). Nach Division durch die spezifischen Dichten für Seewasser (Dietrich et al. 1975) und Festphase (Holme 1971) ergab sich das Volumen der Flüssigphase in Prozent nach Gleichung (3). Für die Berechnungen in dieser Arbeit wurde der Wassergehalt/100 der Porosität Phi (ϕ) gleichgesetzt.

$$\frac{[(FG - TG) / 1,025] \cdot 100}{[(FG - TG) / 1,025] + TG / 2,97} = \text{Vol-\%} \quad ; \quad \text{Vol-\%} / 100 = \phi \quad \text{Gl. (3)}$$

Süßwasser dehnt sich beim Gefrieren um etwa 9 % seines ursprünglichen Volumens aus. Bei marinen Salzgehalten ist dieser Effekt deutlich geringer und wird daher als vernachlässigbar erachtet.

Für die Station Schlickgrund, für die keine eigenen Messungen vorliegen, wurde ein Porositätswert von 0,76 für die obersten 0,5 cm von Kitlar (1991) übernommen.

2.5.5. Bestimmung des amorphen Eisen (III)

Schwermetalle sind Eh-sensitive Substanzen, die in ihren verschiedenen Oxidationsstufen die vorherrschenden Redoxverhältnisse widerspiegeln. Für die tatsächliche Oxidations- und Reduktionskinetik eines Elementes spielt allerdings auch die Mineralisationsform und die damit verbundene Verfügbarkeit im Sediment eine Rolle. Auch haben die unterschiedlichen Extraktionsmittel der verschiedenen Methoden zur Schwermetallbestimmung einen entscheidenden Einfluß auf die Ergebnisse.

Lovley und Phillips (1986 a,b) stellten einen colorimetrischen Nachweis speziell für mikrobiell reduzierbare, amorphe Eisen(III)-Oxyhydroxide vor. Dieses einfache Verfahren wurde hier dazu benützt, diejenigen oxidierten Bereiche des Sedimentes zu erkennen, in denen Eisen(III) in einer für Mikroorganismen schnell verfügbaren Form vorkommt.

Die Analysen wurden an kleinen Sedimentkernen aus Kunststoffspritzen und mit Material aus der Wand von Callianassa - Bauten durchgeführt. Kerne wurden wie für die Analysen des Wassergehaltes beschrieben zerlegt. Jede Probe wurde unmittelbar nach dem Abschneiden verrührt. Die weitere Analyse erfolgte nach Lovley und Phillips (1987) mit folgenden Abweichungen. Anstelle von einer wurden fünf Paralleleinwaagen je Extraktionsvorgang gemessen. Die Trennung der Schwebstoffe aus dem Extraktionsgemisch vor der photometrischen Messung wurde durch Zentrifugation bei 4000 U min⁻¹ erreicht.

Die Eichung (Abb.6) wurde nach dem Prinzip des "internen Standard" durchgeführt. Die Herstellung des amorphen Fe(III) für die Eichung erfolgte nach Lovley und Phillips (1986 b). In oxidiertes, gut durchmischtes Oberflächensediment der obersten 2 mm eines Kernes wurden 4 verschiedene Mengen (3,8, 7,5, 17,1 und 32,6 mg Trockengewicht) Fe(III) in aufgeschlämmter Form eingerührt. 7,5 mg Fe(III) wurden in anoxisches Sediment aus 5 cm Tiefe eingerührt. Durch Auswiegen aller Komponenten wurde die Erhöhung der Konzentrationen über die im oxidierten Sediment vorhandene Konzentration hinaus berechnet. Durch die Extrapolation der Regressionsgeraden ($y = 5,97 \cdot 10^{-3} + 0,208x$; $n = 5$; $r^2 = 0,962$) ergibt sich dann ein Wert von $35 \mu\text{mol Fe(III)} \cdot \text{gTG}^{-1}$ für die ursprüngliche Konzentration im oxidierten Sediment. Die Abszisse in Abbildung 6 wurde um diesen Betrag verschoben, um zu den dort angegebenen Konzentrationen zu gelangen. Zusätzlich wurden der Blindwert und der Wert mit anoxischem Sediment in die Eichgerade mit aufgenommen, da sie die Steigung und Qualität der Regression kaum ändern (Regressionsgleichung in Abb.6).

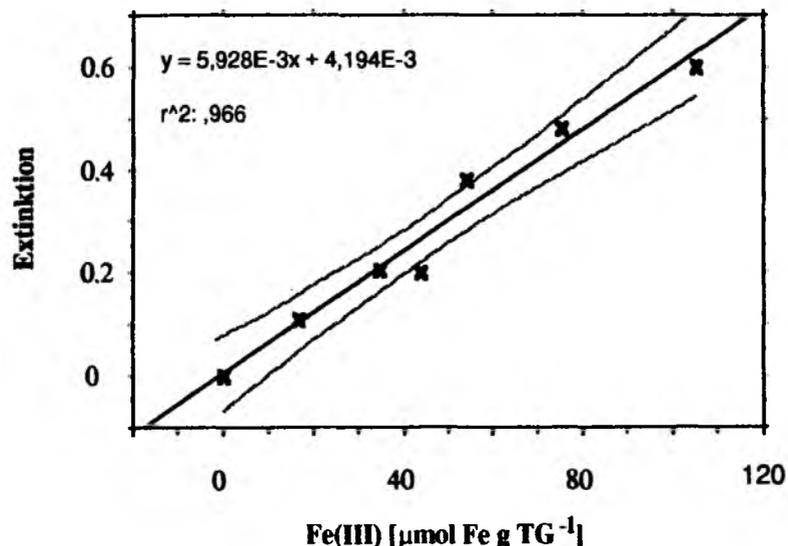


Abb. 6: Eichgerade für Fe(III) nach dem Verfahren des "internen Standard". Regressionsgleichung links oben. Natürliche Fe(III) - Konzentration vor der Zugabe definierter Mengen: $35 \mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1}$. Genauigkeit: der eingezeichnete 95% - Konfidenzbereich ergibt eine Spanne von $\pm 9 \mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1}$ für jede gemessene Extinktion.

Bei Analysen und Eichung tritt bei 5 Parallelen eine deutliche Streuung der Werte auf. Wäagefehler und das Analyseverfahren können nur kleinere Schwankungen erklären. Es handelt sich demnach um einen Ausdruck der fleckenhaften Verteilung der Eisenhydroxyd-Überzüge auf Sedimentpartikeln. Hier wird die Genauigkeit der Fe(III)-Bestimmung mit einer Spanne von $\pm 9 \mu\text{mol Fe(III)} \cdot \text{g TG}^{-1}$ abgeschätzt. Diese Spanne entspricht den möglichen Konzentrationen innerhalb des 95% - Konfidenzintervalls, das in Abbildung 6 eingezeichnet ist.

3. Ergebnisse

3.1. Die Verteilung von Sauerstoff, Eisen(III), sowie Eh und Wassergehalt unter der Sedimentoberfläche

Die Sedimentoberfläche ist die Grenzfläche, an der Sediment und freies Wasser in Kontakt stehen. Diese Vorstellung ist in gewisser Weise vereinfachend (Aller 1982), bei vielen Untersuchungen über Transportprozesse zwischen Wasser und Sediment wird dennoch damit gearbeitet. In diesem Kapitel werden zunächst die Meßergebnisse unter der Sedimentoberfläche in gewohnter Art (mit der Entfernung, z , senkrecht ins Sediment) zusammengestellt.

Sauerstoff

Messungen der O_2 -Verteilung im Oberflächenbereich des Sedimentes wurden im Labor meist zum Vergleich mit anderen O_2 -Profilen herangezogen (z.B. 3.5.3.). Hier werden O_2 -Profile gezeigt (Abb.7), die am 21./22.5.1989 auf dem Schiff wenige Stunden nach der Probennahme gemessen wurden.

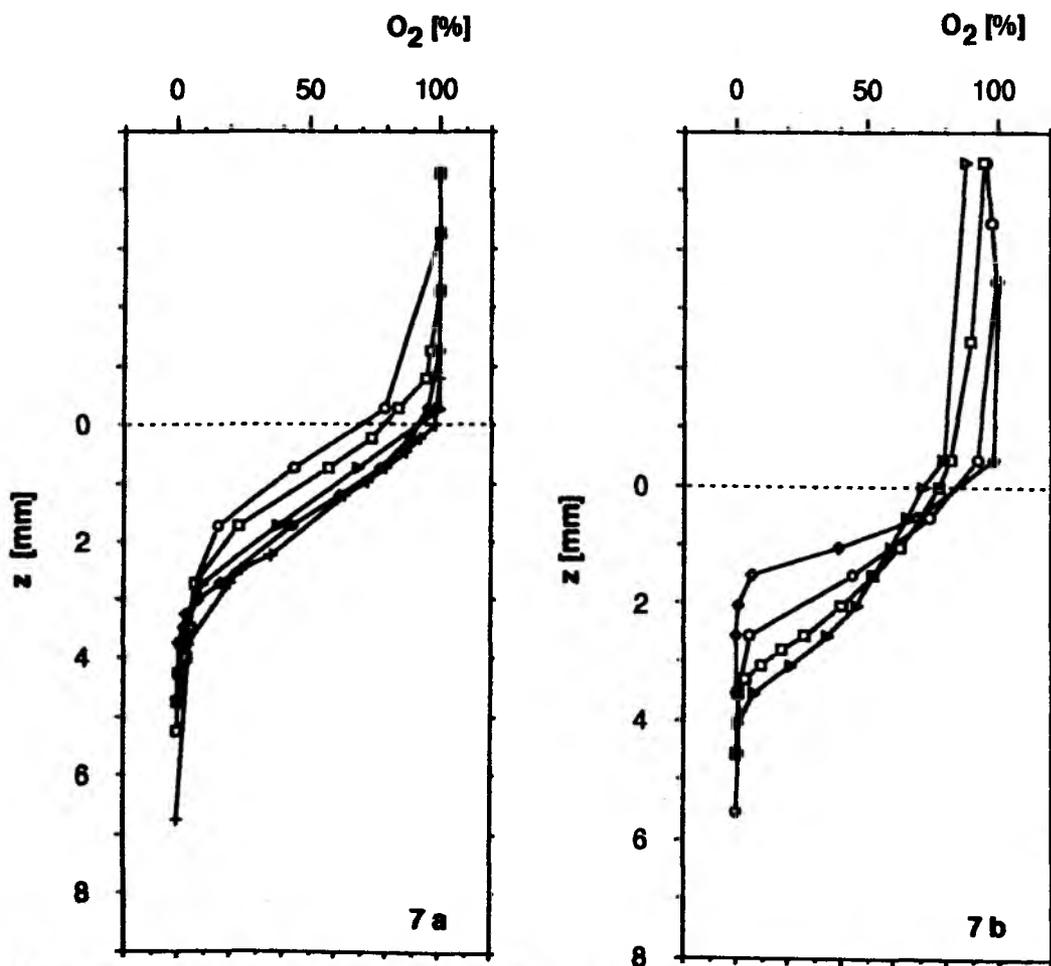


Abb.7: O_2 -Profile im Bereich der Sedimentoberfläche abseits erkennbarer biogener Strukturen. a) Sandschlickgrund, 21.5.1989, b) Schlickgrund, 22.5.1989. Messungen an Bord wenige Stunden nach der Probennahme ($T = 9^\circ\text{C}$).

An einem Sedimentkern der Station Sandschlickgrund wurden 5 Profile aufgenommen, die auf einer Fläche von 6 cm² willkürlich verteilt waren, und sich nicht durch erkennbare biologische Strukturen unterschieden. Aus den gleichförmig verlaufenden Profilen ergeben sich Gradienten von 0,92 - 1,08 mM·cm⁻¹. Der O₂-Fluß beträgt 275 ± 16 μmol·m⁻²·h⁻¹ (D_s = 0,75·10⁻⁵ cm²·s⁻¹). Sauerstoff dringt 4 mm tief ins Sediment ein.

Hervorzuheben ist die Tatsache, daß auf den Bereichen der Sedimentoberfläche, die keine biogenen Strukturen enthalten, keine wesentliche Variation in der Verteilung von Sauerstoff zu erkennen ist. Ferner legen die O₂-Profile (Abb.7a) nahe, daß ein Gleichgewichtszustand herrscht, in dem sich O₂-Eintrag und O₂-Verbrauch die Waage halten.

Demgegenüber sind die mehrere Zentimeter voneinander entfernt gemessenen Gradienten auf der Station Schlickgrund (Abb.7b) unterschiedlich (0,71 bis 1,93 mM·cm⁻¹). Der O₂-Fluß liegt zwischen 250 und 680 μmol·m⁻²·h⁻¹ (D_s = 0,89·10⁻⁵ cm²·s⁻¹). Die Eindringtiefe variiert von 2 bis 4 mm. Ein Grund für die relativ großen Unterschiede zwischen den einzelnen Messungen auf dieser Station mag in der Bedeckung von Teilen der Oberfläche mit leichtem, flockigem Material ("fluff") liegen. Wo "fluff" erkennbar war (1/10 der Kernoberfläche), lag er etwa 1 cm dick in Form abgeflachter Bällchen auf dem Sediment. Zwei O₂-Profile (nicht abgebildet) durch diese "fluff"-Schicht hindurch zeigten eine geringere Steigung (<0,4 mM·cm⁻¹) und eine scheinbare Eindringtiefe für O₂ von ~10 mm. Beide Beobachtungen treffen auch für die tiefer reichenden O₂-Profile in Abbildung 7b zu. Es ist demnach möglich, daß sie durch eine dünnere und nicht erkannte "fluff"-Schicht hindurch gemessen wurden.

Redoxpotential und Eisen(III)

Im November 1989 wurden an drei Sedimentkernen nach 3-wöchiger Redoxaufzeichnung Profile von Eisen(III) und Sauerstoff gemessen. Abbildung 8 ermöglicht anhand eines Beispiels den Vergleich der Parameterverteilung. Der Wassergehalt wurde in die Gegenüberstellung aus Gründen der Vollständigkeit mit aufgenommen, wird aber erst weiter unten behandelt.

Innerhalb einer dünnen Schicht an der Sedimentoberfläche sinken die Werte aller gemessenen Parameter auf ein für das tiefere Sediment (>1 cm) typisches Niveau ab. Der Bereich der stärksten Gradienten ist nur 3 - 7 mm dick.

Von den beiden O₂-Profilen in Abbildung 8 repräsentiert dasjenige in Abbildung 8a die Normalsituation bei 5 gemessenen O₂-Profilen. Es wurde in 1 cm Abstand seitlich der Eh-Lanze gemessen. Ein weiteres O₂-Profil mit 7 mm Eindringtiefe (Abb.8b) stellt die größte gefundene Abweichung vom Normalfall dar. Es wurde in 6 cm Abstand von der Eh-Lanze gemessen. Der oberste Pt-Draht der Eh-Lanze, der im Sediment liegt, zeigt bei 3,5 mm Tiefe mit -246 mV deutlich reduzierende

Bedingungen an. Nach dem O₂-Normalprofil in Abbildung 8a ist dies die Tiefe, in der gerade kein Sauerstoff mehr nachweisbar ist. Diese gute Übereinstimmung zeigt sich nicht für Eh und das zweite O₂-Profil. Jeder Platindraht mit 1 mm Dicke mißt das Potential in einer Sedimentschicht mit deutlich größerer vertikaler Ausdehnung als die O₂-Mikroelektroden. Auf Grund dieses Unterschiedes darf der Vergleich von oxidiert (positives Eh) mit oxischer (O₂>0) Schicht nicht überstrapaziert werden. Andererseits wurde bei allen Eh-Messungen mit Lanzen eine sehr dünne oxidierte Schicht festgestellt. Unterhalb von 1 cm Sedimenttiefe war das Eh immer ≤ -150 mV und meistens lagen bei 0,5 cm bereits reduzierende Bedingungen vor.

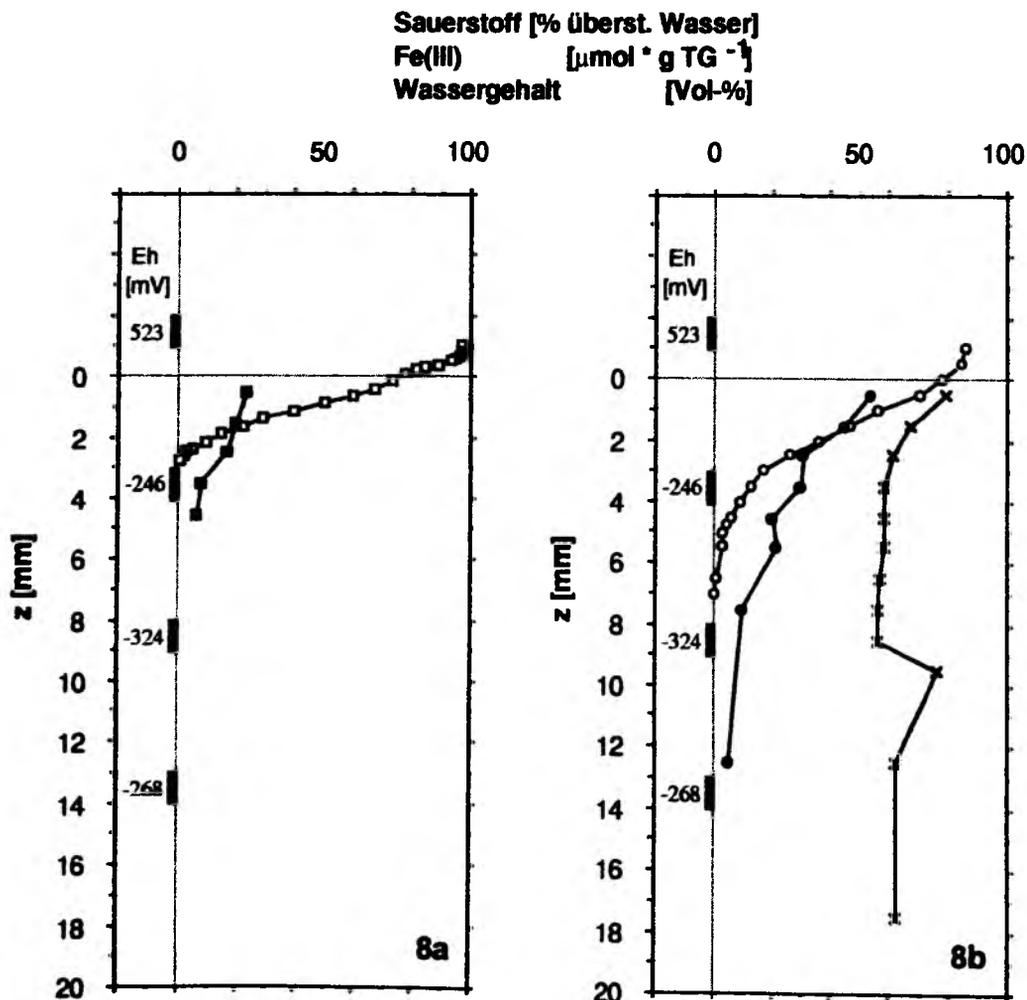


Abb.8: Verteilung von O₂, Eh, Fe(III) und Wassergehalt an der Sedimentoberfläche eines Kernes vom Schlicksandgrund aus 3-wöchiger Hälterung (13°C). Die Redoxpotentiale [mV] sind neben den Symbolen angegeben, die die Position der Pt-Drähte der Redoxlanze zeigt. **a:** O₂-Profil (□) und Fe(III)-Profil (■) 1 cm bzw. 3 cm vor der Eh-Lanze. **b:** O₂-Profil (○) und Fe(III)-Profil (●) 6 cm von Eh-Lanze entfernt. Wassergehalt (x) aus dritter Unterprobe des selben Sedimentkernes.

Amorphes Eisen(III) tritt nach Lovley und Phillips (1987) ebenfalls nur in den obersten Millimetern der Sedimentsäule auf. Der in Abbildung 8 dargestellte Datensatz zeigt dort, wo O₂ tiefer eindringt, auch ein tiefer reichendes Vorkommen von Eisen(III) (Abb.8b). Entsprechendes gilt für die geringere Eindringtiefe von Sauerstoff (Abb.8a). Die weiteren Ergebnisse der Fe(III)-Analysen werden in Tabelle 4 aufgeführt.

Tabelle 4: Konzentration von Fe(III) [$\mu\text{mol Fe(III)-gTG}^{-1}$] in den obersten 2 mm des Sedimentes von Station Schlicksandgrund. Außerdem Dicke und mittlere Konzentration in der Sedimentschicht, in der die Fe(III)-Konzentration $\geq 9 \mu\text{mol Fe(III)-gTG}^{-1}$ ist. (Nachweisgenauigkeit, s. 2.5.5.). Probennahme am 22.10.1989 an Bord und während der Hälterung im November 1989. Werte der Proben 4a und 4d auch in Abb. 8a bzw. 8b.

Probenbezeichnung	Probennahme nach Hälterung							Probennahme an Bord		
	1	2	3	-----Parallelproben-----				5	6	Mittel
Konzentration in 0 - 2 mm Tiefe:	14	23	31	26	12	22	50	8	34	24
Konzentration über ges. Schicht:	13	20	23	14	11	12	27	6	14	15
Ausdehnung der Schicht [mm]:	4	3	10	2	4	5	8	8	3	5

Fe(III) ist nach diesen Ergebnissen vor allem in den obersten 5 mm vorhanden, kann aber mit etwa $25 \mu\text{mol Fe(III)-gTG}^{-1}$ im gesamten obersten Zentimeter vorhanden sein (Proben 3 und 4d). Mit $24 \mu\text{mol Fe(III)-gTG}^{-1}$ liegt die mittlere Konzentration unmittelbar unter der Grenzfläche Sediment-Wasser nicht höher.

Positive Redoxpotentiale und das Auftreten von Fe(III) können als direkte Effekte des O₂-Eintrages ins Sediment gewertet werden. Sie lassen im Umkehrschluß auf das Auftreten von Sauerstoff schließen.

Wassergehalt

Abbildung 9 stellt drei Profile des Wassergehaltes vor, die alle an Kernen aus der Hälterung gemessen wurden. Die über den obersten Zentimeter gemittelten Werte entsprechen denen von Kitlar (1991). Sie fand im November 1989 in Parallelkernen bei Analyse in Halb-Zentimeter-Schritten 0,57 und 0,50 Vol-%. Ein frisch aufgeworfener Hügel von Callianassa subterranea (1 Tag alt) zeigt einen höheren Wassergehalt.

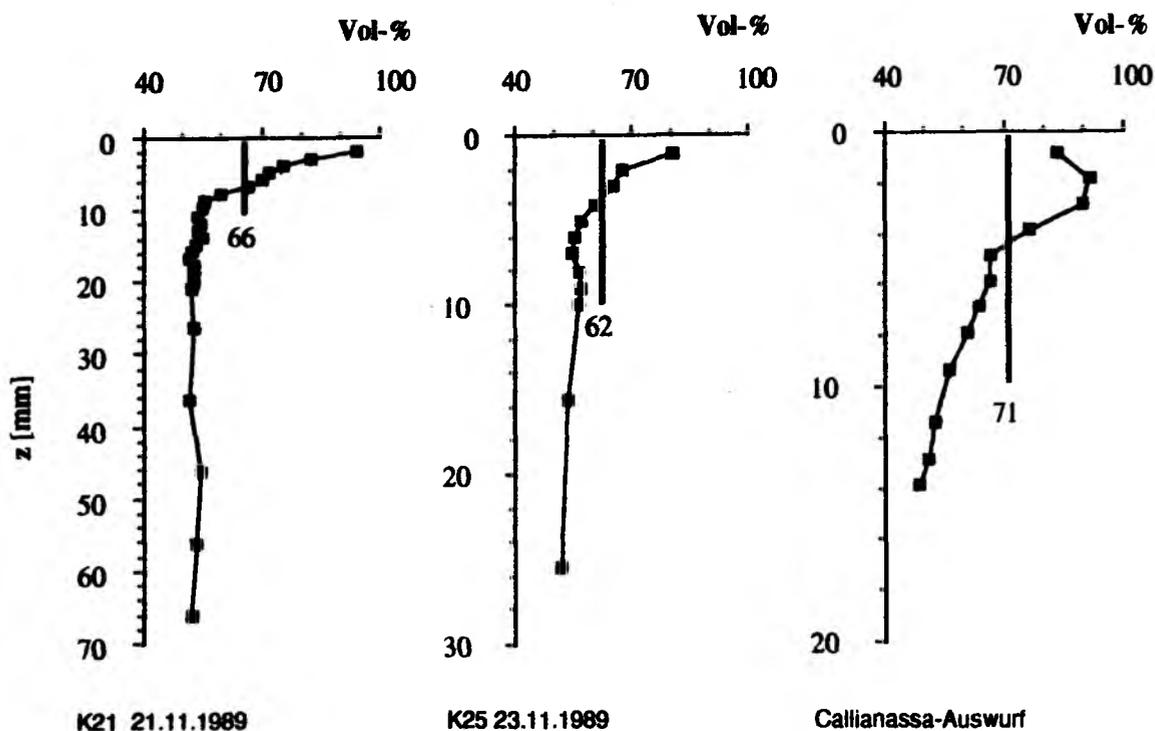


Abb. 9: Wassergehalt in 3 Sedimentkernen der Station Schicksandgrund aus der Hälterung. Profile abseits biogener Strukturen, eins im 1 Tag alten Auswurf (Hügel) von *Callianassa subterranea*. Senkrechte Balken geben den über den obersten Zentimeter gemittelten Wassergehalt an.

Bedeutend ist der Gradient in den obersten 8 Millimetern, der auch in 3 weiteren Analysen immer auftrat. An der Sedimentoberfläche ist auch der O_2 -Gradient am steilsten und der O_2 -Fluß demnach maximal. Häufig wird an dieser Stelle für die Berechnung des Flusses nach dem Ersten Fick'schen Gesetz die Porosität (ϕ) des obersten Zentimeters benützt (Forster 1985, Kristensen 1988). Diese Berechnung mit einer Annahme von $\phi = 0,66$ statt $0,90$ an der Sedimentoberfläche ergibt eine Unterschätzung des O_2 -Flusses um 54 %.

3.2. Der Vergleich von Eh-Messungen mit Redoxlanzen und mit Einstechsonden

Bei der kontinuierlichen Messung des Redoxpotentials handelt es sich um eine neue Methode. Aufzeichnungen über mehr als einige Tage wurden bisher nur von Kahr (1976) beschrieben. Aus diesem Grund liegt ein Vergleich mit herkömmlichen Messungen des Eh mit Einstechsonden nahe.

Abbildung 10 zeigt die mit Einstechsonden gewonnenen Redoxprofile. Zum Vergleich wurden dazu jeweils ein mit einer Eh - Lanze gewonnenes Profil aus einem

Sedimentkern der entsprechenden Ausfahrt hinzugezeichnet. Letzteres wurde, bedingt durch die Rückfahrt mit dem Schiff und die Angleichzeit der Lanze etwa 7 Tage später gemessen.

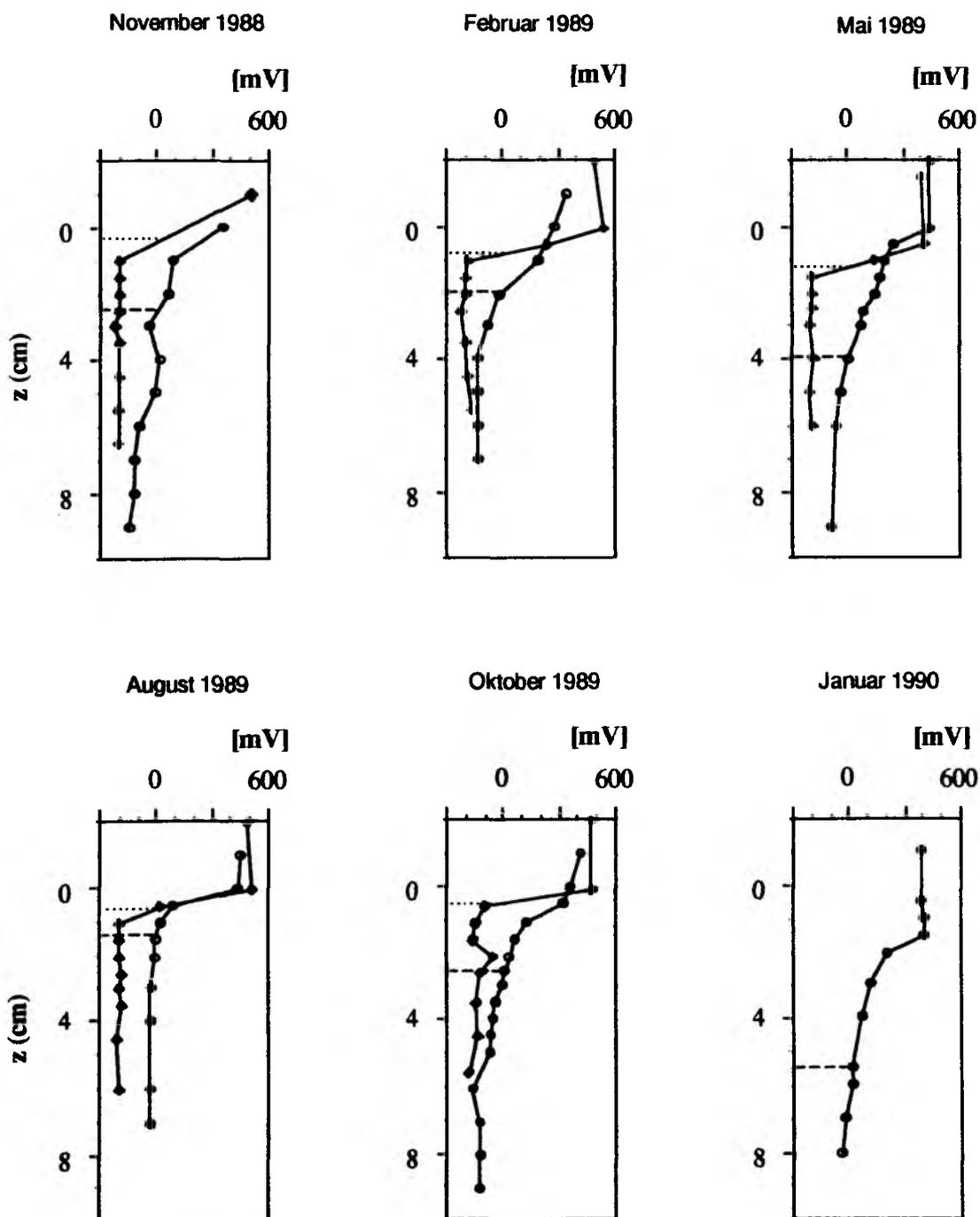


Abb.10: Profile des Redoxpotentials zu verschiedenen Jahreszeiten. Messungen an Bord mit (○) Einstechsonden und im Labor nach der Angleichzeit mit (●) Eh-Lanzen. Chemokline (0 mV) für Messungen mit Einstechsonden (---) und Eh-Lanzen (.....).

In der Literatur sind zwei Methoden gebräuchlich, die Dicke der oxidierten Schicht anhand von Eh-Profilen anzugeben. Die Redoxsprungschicht (RPD: "redox potential discontinuity layer", Fenchel und Riedl 1970) gibt die Sedimenttiefe an, in der der Gradient im Eh-Profil am steilsten ist. Diese Tiefe liegt in den Wintermonaten (Abb.10, Februar 1989 und Januar 1990) tiefer als zu den anderen Jahreszeiten. Gelegentlich wurde auch die "Chemokline" als die Tiefe im Sediment beschrieben, bei der der Übergang von oxidierenden zu reduzierenden Bedingungen liegt. Für diesen Übergang werden Eh-Werte von 0 mV (Jørgensen und Revsbech 1989) oder +100 mV (Reimers 1976, Forster 1985, Graf 1986) angenommen. Auch nach diesem Grenzwert (Abb.10, 0 mV) ist, mit Ausnahme des Mai 1989, eine jahreszeitliche Verschiebung in der Dicke der oxidierten Schicht zu erkennen. Je nach Bewertung liegt die Dicke der oxidierten Schicht bei 0,5 bis zu 6 cm.

Die Lanzenprofile sind einander sehr ähnlich. Bis auf den Mai liegt die Redoxsprungschicht hier immer innerhalb des obersten Zentimeters.

Der Vergleich der mit verschiedenen Geräten gewonnenen Redoxprofile zeigt systematische Abweichungen (mit Ausnahme des Mai 1989). Der Abfall von positiven zu negativen Werten ist bei den Lanzenprofilen abrupter. Alle Werte unterhalb 0,5 cm Tiefe sind kleiner als -150 mV, meist liegen sie bei -200 mV. Einen suboxischen Bereich, mit Werten von ungefähr 0 bis 300 mV, wie er an den Profilen der Einstechsonden zu erkennen ist, sieht man bei den Lanzenprofilen kaum. Die Chemokline liegt immer im obersten Sedimentzentimeter.

Es wurde eine lange Angleichzeit der Eh-Lanzen beobachtet. Zählt man eine Drift $>1 \text{ mV}\cdot\text{h}^{-1}$ zur Angleichzeit, dann ergeben sich 30 bis 100 Stunden bis z.B. das Potential eines Pt-Drahtes in 2 cm Sedimenttiefe auf -200 mV gesunken ist (Abb. 11).

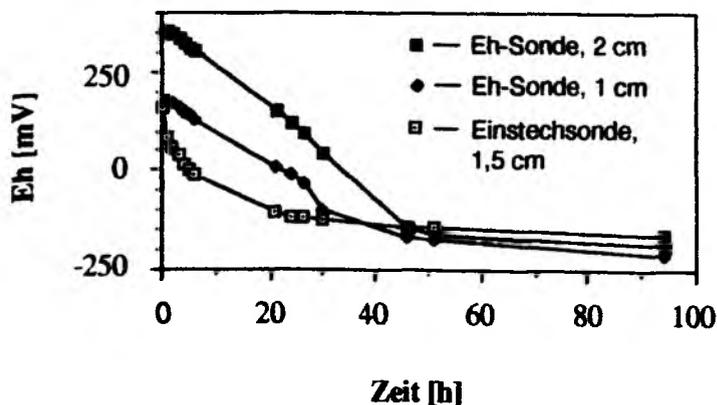


Abb.11: Drift des Potentials an drei Pt-Drähten nach dem Einstechen ins Sediment. Erster Wert der Einstechsonde zum Zeitpunkt 0 entspricht dem "üblichen" Ablesen nach einer definierten Zeitspanne, hier 10 Minuten.

Drift tritt aber auch bei Einstechsonden auf. Wenn man wie üblich nach Einhalten einer definierten Zeitspanne (10 Minuten) abliest, erhält man in den oberen Sediment-schichten ein höheres Potential. Versuche mit Einstechsonden zeigten, daß die Drift auch hier länger anhält. Abbildung 11 verdeutlicht dieses Angleichverhalten anhand der Werte zweier Pt-Drähte einer Redoxlanze und einer Einstechsonde. Die Einstechsonde, die in 1,5 cm Sedimenttiefe steckte, driftete über mindestens 50 Stunden auf einen Eh von circa -150 mV. Das Potential an den Drähten der Lanze sinkt auch auf diesen Wert ab. Nach 45 h liegen die Potentiale an allen drei Pt-Oberflächen innerhalb der Spanne von ± 25 mV und sind damit als gleich anzusehen (Whitfield 1972).

3.3. Redoxveränderungen im Sediment: Oxidationsereignisse

Zwischen Oktober 1988 und Februar 1990 wurden Sedimentkerne in der Hälterungsanlage mit Redoxlanzen versehen und kontinuierlich das Eh gemessen. Dabei zeigte sich, daß der Verlauf und die Entwicklung des Redoxpotentials in verschiedenen Sedimenthorizonten vor einer Eh-Lanze unterschiedlich ist.

Abbildung 12 (s. S. 24) gibt drei Beispiele von Oxidationsereignissen (Anhang 1) in ihrem zeitlichen Verlauf als Isoliniendiagramm wieder. In allen drei Fällen tritt an der Sedimentoberfläche ein fortbestehender Gradient auf mit mindestens 400 mV Differenz zwischen 0 und 1 cm Tiefe. Im Sediment darunter liegt das Eh bei weniger als -100 mV. Abbildungen 12a und 12b zeigen sehr unterschiedliche Eh-Muster aus Sedimentkernen vom Oktober 1988. Beide Sedimentkerne enthielten neben anderer Makrofauna bewohnte Bauten von Callianassa subterranea.

Die große blasenförmige Struktur in Abbildung 12a, deren maximaler Wert bei 496 mV liegt, zeigt an, daß das Sediment hier 95 Stunden lang oxidiert war ($Eh > 0$). Das Eh stieg dabei von -118 mV um insgesamt 614 mV an. Zusätzlich zu dieser großen Eh-Änderung traten 10 weitere Oxidationsereignisse in verschiedenen Sedimenthorizonten auf. Sie führten zu den übrigen Schwankungen im Linienverlauf, die in dieser Form der Darstellung aber nicht einzeln erkennbar sind. In 3 cm Sedimenttiefe verlief ein Gang von Callianassa subterranea höchstens 1 cm von der Lanze entfernt.

Im Gegensatz dazu steht die Form der Oxidationsereignisse in Abbildung 12b. Hier ist die Potentialänderung mit 280 mV von -185 mV bis 100 mV deutlich geringer. Auch die Dauer der Ereignisse ist mit 2 - 4 Stunden sehr kurz, wobei auch hier in der Isoliniendarstellung z. B. 4 Pulse zu einer blasenförmigen Struktur verschmelzen (125 h). Das Sediment ist jeweils nur 1 - 4 Stunden oxidiert.

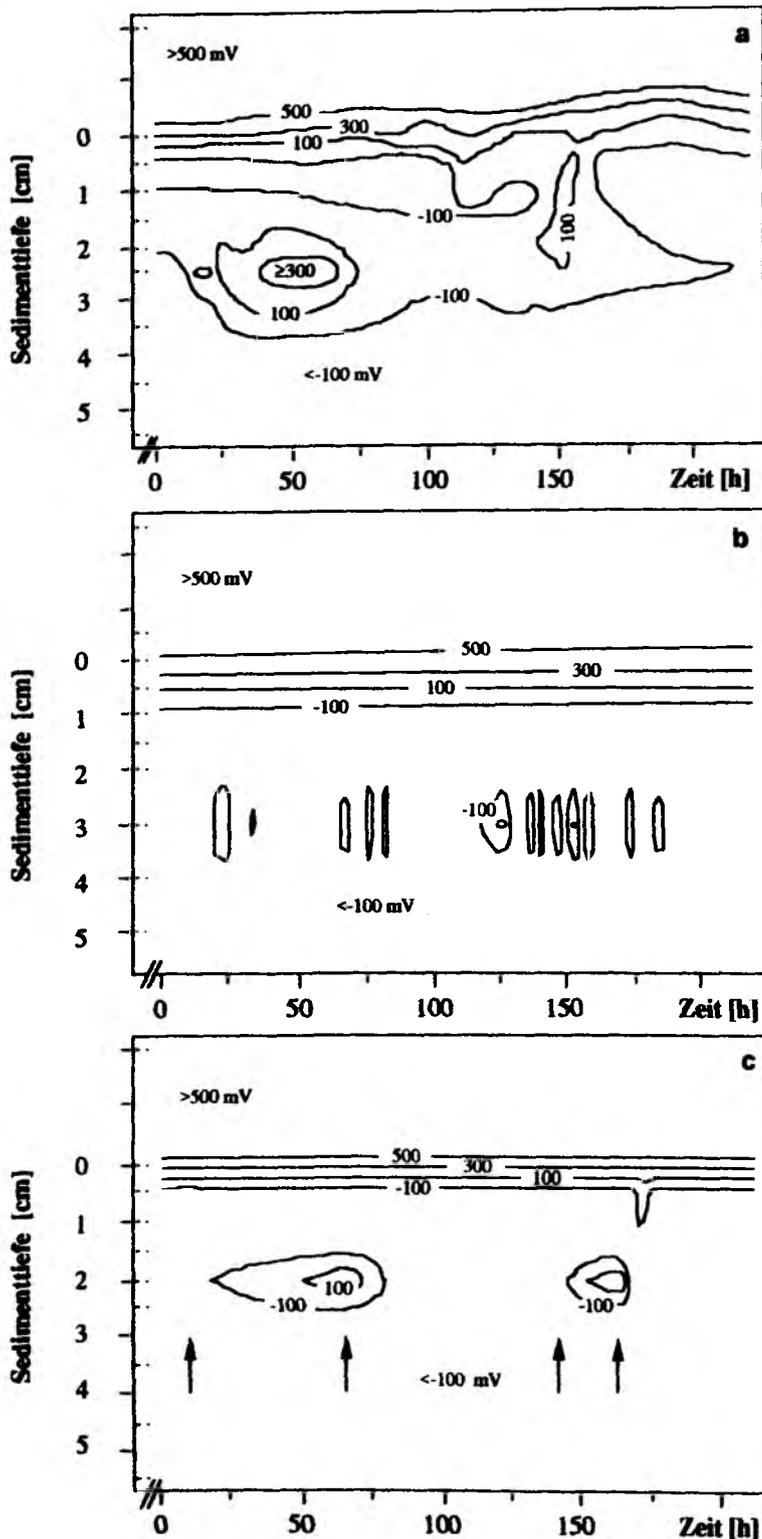


Abb. 12: Veränderungen im Redoxpotential in verschiedenen Sedimenttiefen mit der Zeit. (a): W 12- 11 vom 3.11.1988 und (b): W 27 vom 28.10.1988 (beide s. Anhang 1); (c): Simulation mit künstlichem Gang (s. 5. Versuch, Anhang 2). Messungen in Sedimentkernen (a und b) mit der natürlichen Makrofauna von Station Schlicksandgrund; (a) enthielt in 3 cm Tiefe einen Gang von *C. subterranea*. (c): künstlicher Gang im Schichtaquarium; Pfeile kennzeichnen Beginn und Ende der künstlichen Durchströmung mit O₂-haltigem Oberflächenwasser.

Zum direkten Vergleich ist in Abbildung 12c der Verlauf eines Oxidationsereignisses an einem künstlichen Bau dargestellt (s. 3.4.7.). Beginn und Ende des Wasserstromes durch den künstlichen Gang sind durch Pfeile markiert. Das Potential stieg von -200 auf 200 mV (vergleiche Anhang 2; Exp.5).

Ein Datensatz (Kunstkern 3-22, s. Anhang 1) wurde als Liniendiagramm in der gesamten Länge dargestellt. An diesem Beispiel (Abb.13, Seite 26) soll allgemeines zur Reaktion der Redoxlanzen verdeutlicht werden. Der gewählte Datensatz ist aber auch der geeignetste für spezielle Betrachtungen (s. Kapitel 3.4.4.), da der Verursacher der Eh-Änderungen hier eindeutig feststeht. An dieser Lanze betrug der Abstand eines von Callianassa subterranea bewohnten Ganges zu den Platindrähten in 1,5 -2,5 cm Sedimenttiefe nur etwa 2 mm. Somit darf für bestimmte Zeitabschnitte des Protokolles angenommen werden, daß Aktivitäten des Tieres im Gang auch die Redoxlanze beeinflussen.

Um Details besser erkennen zu können, sind in Abbildung 13 zehn Kurven dargestellt, die den Verlauf des Eh an den 10 Pt-Drähten der Lanze darstellen. Eine Gruppe von 3 Linien ($z = 2,0$ cm; $z = 0$ cm; $z = 0,5$ cm), die das Potential im Übergangsbereich Wasser-Sediment zeigen, stellen sich während der Angleichphase auf ein hohes Redoxpotential ein. Die zweite Gruppe, bestehend aus den Kurven für 1,0 bis 5,5 cm Tiefe zeigt ein Absinken auf Werte unter - 180 mV. Die Angleichung vollzieht sich bei allen Drähten im Sediment gleichförmig. Nach etwa 50 Stunden ist die Drift im Signal $\leq 1 \text{ mV}\cdot\text{h}^{-1}$.

Zeiten, in denen Veränderungen im Eh auftreten, heben sich deutlich vom ansonsten ruhigen Verlauf der Kurven ab. Während der ruhigen Abschnitte ist das Potential an allen Drähten fast identisch. So beträgt es nach 500 Stunden für die 7 tiefergelegenen Drähte $-199 \pm 19 \text{ mV}$ (Spanne: - 181 bis -224 mV). Auch sinkt nach kleineren Oxidationsereignissen das Eh sofort wieder auf ungefähr -180 mV ab. Nach dem Ende langer Ereignisse, wie in 2,5 cm Tiefe nach 1300 und 2000 Stunden, dauert es länger, bis wieder negative Eh - Werte erreicht werden.

Die Platindrähte für $z = 0$ und 0,5 cm zeigen einen Übergang. Zunächst strebt die Kurve ($z = 0,5$; 400 - 900 h) bei "Störung" ihres Verlaufes, die hier als "Reduktionsereignisse" bezeichnet werden könnten, wieder auf das 600 mV-Niveau zu. Im Laufe der Zeit (1300 - 2000 h) wird dieses Verhalten undeutlicher. Es ist nicht eindeutig auszumachen, ob die Ereignisse als Puls zum höheren oder zum tieferen Potential hin stattfinden. Zum Ende, etwa nach 2100 Stunden, ist der Charakter der Eh-Veränderung wieder eindeutig. Jetzt sind es deutlich Oxidationsereignisse. Zu diesem Zeitpunkt sinkt auch das Potential an dem darüber gelegenen Draht ($z = 0$) ab und hat bei Experimentende 100 mV unterschritten.

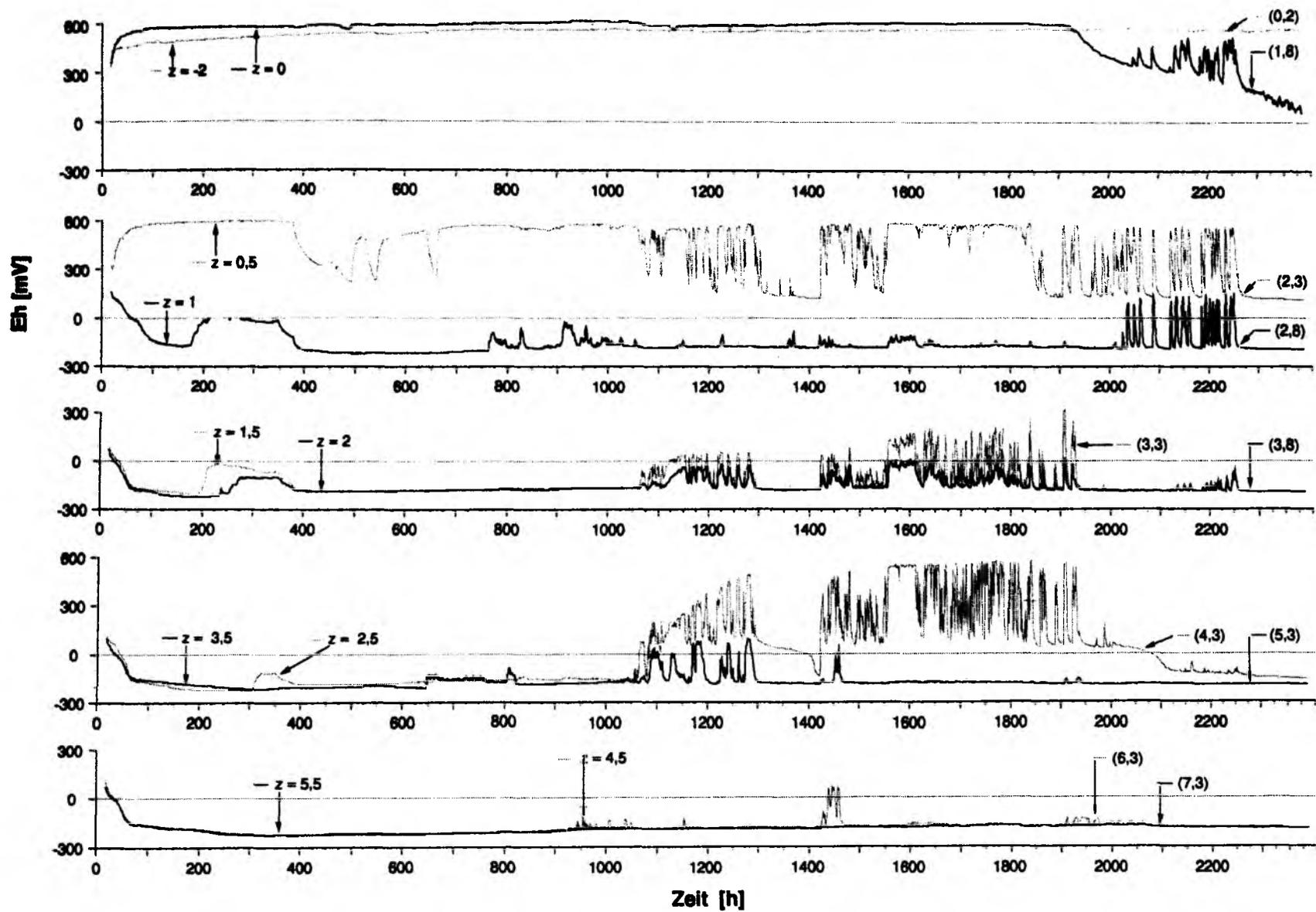


Abb.13: (gegenüberliegende Seite) Beeinflussung des Redoxpotentials durch die Aktivitäten von Callianassa subterranea. Entwicklung des Eh für jeden der 10 Pt-Drähte an Lanze 3-22 (s. Anhang 1). Angegeben sind links die Normaltiefen im Sediment in cm und rechts die Tiefen, in denen der Draht sich bei Beendigung des Experimentes befand (in Klammern). Gepunktete Linie: Grenze zwischen reduzierenden und oxidierenden Bedingungen.

Zur dieser Entwicklung paßt die folgende Beobachtung. Die Bautätigkeit von Callianassa subterranea führte dazu, daß die Sedimentoberfläche an der Lanze 22 aufgewölbt wurde. Der stetige Auswurf von Sediment hatte mehr als eine Woche lang (1100 - 1350 h) zu starker Trübung im überstehenden Wasser geführt. Am Ende des Experimentes lagen die Pt-Drähte 1,8 cm tiefer im Sediment als zu Anfang (Tiefenangaben in Klammern am Ende der jeweiligen Kurven in Abb. 13).

Die Beobachtung der Trübung des Wassers kennzeichnet den Beginn einer Phase (1250 - 2150 h), in der zwischen 1,5 und 3,5 cm Sedimenttiefe das Redoxpotential starke und häufige Schwankungen zeigt. Das höchste Potential mit 572 mV wurde in 2,5 cm Tiefe erreicht. Über lange Zeit fällt hier das Eh nicht unter 0 mV. In anderen Sedimenttiefen dagegen sinken die Werte häufiger auf das Anfangsniveau zurück und erzielen nicht dieselbe Höhe. Dennoch wird auch hier häufig die 0 mV-Grenze überschritten.

Die Auswertung alle Messungen mit Eh-Lanzen wurde in Kapitel 2.5.1. beschrieben. Anhang 1 enthält eine Liste der Oxidationsereignisse. Hier wird ein Überblick über die Ergebnisse dieser Messungen gegeben. Die größte gefundene Änderung des Potentials im Sediment, die sich als einzelner Puls darstellt, wurde an Kern W 2-1 vom 26.5.1989 gemessen. Hier erhöhte sich in 0,5 cm Tiefe der Eh-Wert um 350 mV von -120 auf +230 mV; das Ereignis dauerte 40 Stunden. Höhere Potentiale traten dann auf, wenn sich Ereignisse in dichter Folge aneinander anschlossen und sukzessive höhere Werte erreicht wurden (s. Abb.13, 1100 Stunden, z= 2,5 cm). Die größte Veränderung überhaupt wurde in 2 cm Tiefe in W 12-A1 mit einer Dauer von 400 Stunden und einem Spitzenwert von 650 mV registriert. In größerer Sedimenttiefe wurde nur mit 4 Lanzen in den "Kunstkernen" (KuKe 2 und 3) gemessen. In 6,5 - 7 cm Sedimenttiefe wurde auch hier ein 630 Stunden dauerndes Ereignis mit Höchstwerten um 560 mV aufgezeichnet.

Ereignisse können vereinzelt, mehr oder minder unregelmäßig, auftreten. Sie können dichter zusammentreten und, wie in W 13 vom 7.2.1989, mit 2 Pulsen pro Tag erscheinen. Die als solche erkennbare dichteste Pulsfolge lag bei 7 Pulsen pro Tag, über 24 Stunden gemessen (KuKe 3-22; vergl. Abb. 13).

Betrachtet man Dauer und Höhe der Oxidationsereignisse (Anhang 1), so ist der Trend zu höheren Eh-Werten bei längerer Dauer deutlich. Oxidationsereignisse mit mehr als 15 h Dauer und 300 mV Änderung sind seltener als alle anderen. Es zeigt

sich ansonsten keine Häufung der Ereignisse in einer Eh-Klasse (Anhang 1).

Aus den Angaben in Anhang 1 läßt sich die Anzahl der Ereignisse pro 100 Stunden berechnen. Man erhält ein Maß für die Häufigkeit mit der Ereignisse aufgezeichnet werden (Tabelle 5).

Tabelle 5: Häufigkeit der Aufzeichnung von Oxidationsereignissen in Proben vom Schlicksandgrund und Schlickgrund (nach Anhang 1). Mehrfachmessungen in einem Sedimentkern sind mit "n" gekennzeichnet.

Schlicksandgrund:

Oktober '88		Februar '89		Mai 1989	August '89	Oktober '89		
Kern-Nummer	Ereignisse [$\cdot 100 \text{ h}^{-1}$]	Kern-Nummer	Ereignisse [$\cdot 100 \text{ h}^{-1}$]					
6	0,1	2	0,0	2 (n=3)	11	13		
7	0,9	5	0,0			21		
14	0,1	10	3,2			24		
17	0,0	13	8,2			25		
27	11,0	14	0,0					
39	3,7	15	7,3					
11 (n=4)	2,5	16	0,0					
12 (n=4)	1,7							
Mittel:	4,7 (n=14)	Mittel:	4,6 (n=7)			0,6 (n=3)	0,5 (n=1)	0,5 (n=4)
Mittel aller Messungen (20 cm \varnothing , 21 Kerne): $2,0 \cdot 100 \text{ h}^{-1}$								

Schlickgrund:

—	—	21	1,0	14	23	—
		22	0,0			
		27	0,0			
		30	0,0			
		32	0,5			
		35	0,0			
		Mittel:	0,3 (n=6)	0,4 (n=1)	0,1 (n=1)	
Mittel aller Messungen (20 cm \varnothing , 8 Kerne): $0,3 \cdot 100 \text{ h}^{-1}$						

Trotz der wenigen Messungen, die insgesamt von der Station Schlickgrund vorliegen, ergibt der Überblick in Tabelle 5, daß hier Oxidationsereignisse deutlich seltener aufgezeichnet werden. Der Durchschnittswert vom Februar 1989 und die Werte der einzelnen Kerne im Mai und August 1989 legen diesen Schluß nahe. Die mittlere Häufigkeit ergibt mit 2 (Schlicksandgrund) gegenüber 0,3 (Schlickgrund) Ereignissen in 100 Stunden auch einen deutlichen Unterschied. Dabei sind im Mittel die Zeiten, über die das Eh mit Redoxlanzen gemessen wurde gleich (470 h Schlicksandgrund - 495 h Schlickgrund). Andererseits wird in der Zusammenstellung deutlich, wie sehr die Zahlen in verschiedenen Sedimentkernen differieren, obwohl es sich um Parallelkerne einer Station handelt. Die Zahlen schwanken auf Station Schlicksandgrund bei nur 6 Parallelen um einen Faktor 100 und mehr (Oktober

1988), entsprechend einer Spanne von 0,1 bis 11 Ereignissen in 100 h.

Diese Beobachtung wird auch auf kleinerer Skala, mit mehreren Lanzen innerhalb eines Sedimentkernes, bestätigt. Bei Kern 11 und Kern 12 (vom 3.11.1989) mit je 4 Eh-Lanzen liegt ein Faktor 10 zwischen geringster und größter Häufigkeit. Bei Kern 2 (vom 26.5.1989) mit 3 Lanzen betrug dieser Faktor immerhin 2,5 (0,4 bis $1,0 \cdot 100 \text{ h}^{-1}$). Bei Kunstkern 2 und 3, mit je 5 Lanzen bestückt, liegt der Faktor bei 15 (0,3 bis $4,5 \cdot 100 \text{ h}^{-1}$) beziehungsweise 55 (0,1 bis $5,5 \cdot 100 \text{ h}^{-1}$).

Die Eh-Werte aus Dauermessungen reagieren nach meiner Interpretation (s. Kapitel 4.1.) auf die An- und Abwesenheit von O_2 . Es liegt nahe, die Makrofauna und den von ihr verursachten Eintrag von O_2 für das Auftreten von Oxidationsereignissen verantwortlich zu machen. Während einer Dauermessung ist es nicht möglich, die Position eines Tieres zu bestimmen, da dies den Sedimentkern zerstören und die Messung beenden würde. In einigen Fällen wurde der Sedimentkern mit Ende des Experimentes nach großen Makrofaunavertretern durchsucht. Die Ergebnisse (nicht aufgeführt) helfen an keiner Stelle (mit einer Ausnahme, s. 3.4.) bei der Interpretation der Daten.

3.4. Bedingungen im Bau von *Callianassa subterranea*

3.4.1. Lebendbeobachtungen

Callianassa subterranea ist ein decapoder Krebs aus der Ordnung der Thalassinidea, der in weiten Teilen der Nordsee vorkommt (Adema et al. 1982). In der südlichen Deutschen Bucht wurde diese Art von Lutze (1938) beschrieben. Wahrscheinlich ist es auf die Probenahme mit zu leichtem Gerät zurückzuführen, daß *C. subterranea* in den Artenlisten des Gebietes nur mit geringen Stückzahlen erscheint (Salzwedel et al. 1985).

Jedes Individuum von *Callianassa subterranea* bewohnt einen Bau, dessen Hauptteil aus einem verzweigt angelegten System von Gängen und Höhlen besteht, das bis in mehr als 50 cm Sedimenttiefe reicht (Abb. 14a, s. S. 30). Der Sedimentbereich, in dem diese Gänge hauptsächlich liegen, erscheint horizontal abgeflacht, kugelförmig und befindet sich bei größeren Individuen tiefer im Sediment als bei kleineren. Die Gänge mit 3-12 mm Durchmesser erweitern sich regelmäßig zu geräumigeren Höhlen (5-15 mm Durchmesser). In ihnen dreht sich das Tier durch einen Überschlag, um die Laufrichtung zu wechseln. Vom Hauptteil ziehen blind endende Gänge nach quer und nach unten ins Sediment. Diese blind endenden Gänge sind insgesamt etwa so lang wie diejenigen, die durchgehend verlaufen und an jedem Ende an eine Öffnung anschließen.

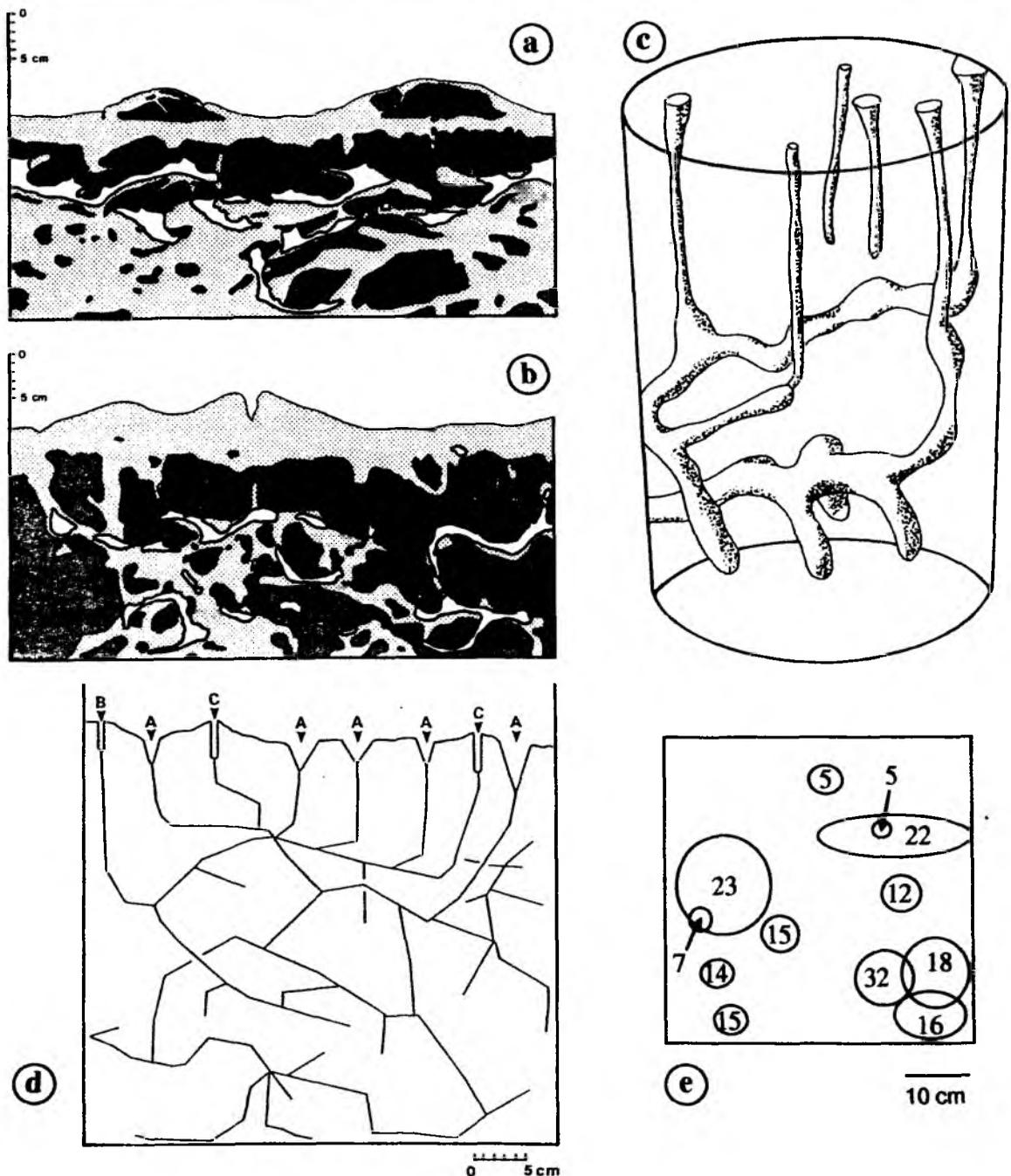


Abb.14: Verschiedene Ansichten der Bauten von *Callianassa subterranea*. (a,b) Sichtbare Strukturen der Gänge von jeweils 2 Tieren an der Außenfläche zweier Sedimentkerne (20 cm Ø). gepunktet: helles Sediment, schraffiert: dunkles Sediment; umrandet: offenes Lumen der Gänge. (c) 2 Monate alte Bauten zweier Tiere und 2 unbewohnte Restgänge. Rekonstruktion nach Strukturen wie in a,b und nach dem Zerlegen des Kernes in 1-cm-Scheiben. (d) Verlauf der Gänge eines Tieres in einem Schichtaquarium nach 1 Jahr. Alle Gänge auf eine Ebene projiziert. Gesamtlänge der Gänge: 4 m. (A) Trichter, (B) "Loch", für Öffnungen, die noch nicht als Hügel oder Trichter bezeichnet werden können, (C) Hügel. (e) Verteilung der Bauten in einem Großkasten (Aufsicht), der am 23.5.1989 auf der Schlicksandstation präpariert wurde. Lage (Linien) und Tiefe (cm) des größten Teils der Gänge eines Baus angegeben.

Zur Sedimentoberfläche hin ziehen Gänge senkrecht hinauf, die sich dort trichterförmig öffnen ("Trichter"). Ein zweiter Typ von Gang führt zur Sedimentoberfläche, etwa 3 mm im Durchmesser, verläuft senkrecht und mündet in einer vulkanförmigen Erhöhung ("Hügel"), entstanden durch wiederholten Auswurf von Sediment durch C. subterranea. Die Trichter sind nach in-situ Beobachtungen an Bord weniger steil und tief ausgebildet, als bei der Laborhaltung. Während Trichter im Labor etwa 5 cm tief ins Sediment reichen (Witbaard und Duineveld 1989, Abb. 14), sind die in Großkästen an Bord gefundenen Trichter nur 1-2 cm tief. Auch Hügel sind in-situ flacher als im Labor. Beide Beobachtungen wurden durch Unterwasser-Videoaufzeichnungen an der Station Schlicksandgrund bestätigt.

C. subterranea scheint seinen Bau nicht aufzugeben. Nie wurden vollständige Bauten ohne ein Tier darin gefunden. Alle Bauten hatten außerdem den Charakter "fertiger" Konstruktionen. "Unvollständige" Bauten, wie sie bei der Neuanlage im Labor beobachtet wurden, konnten in-situ nicht beobachtet werden. Demnach treibt C. subterranea bestehende Gänge immer weiter ins Sediment voran oder legt neue Gänge an. Das Tier benützt seine einseitig vergrößerte Klaue wie eine Grabschaufel zum Abstechen des anstehenden Sedimentes. Das Material wird abtransportiert und in einer von zwei Weisen behandelt. Entweder sammelt C. subterranea unter dem Hügel eine gewisse Menge Sediment an, um diese dann mit wenigen kräftigen Wasserfontänen aus der Öffnung des Hügels auf das Sediment und ins Wasser zu spülen. Während 2 Stunden Grabtätigkeit von C. subterranea wurden 5 Fontänen beobachtet. Das Tier erzeugt diese mit dem Abdomen zur Ausstromöffnung gewandt. Oder das abgegrabene Sediment wird mit den Beinen an der Gangwand festgedrückt. Dabei wird die einseitig vergrößerte Klaue des ersten Laufbeinpaars in der Art eines Maurerspatels benützt, um Sediment entlang der Wand zu verschmieren. Die dicht beborsteten Laufbeinpaare "trampeln" es anschließend fest.

Des weiteren konnte beobachtet werden wie C. subterranea Sediment von den Flanken der Trichter aufnimmt, allerdings in kleineren Mengen als bei der Neukonstruktion von Gängen. Das Tier kriecht dazu bis weit in den Trichter hinauf und zieht in der Rückwärtsbewegung lockeres, flockiges Oberflächenmaterial von den Trichterwänden mit sich. Dieses Sediment wird anschließend innerhalb der Mundwerkzeuge bewegt, um es dann, wie oben beschrieben, in der Gangwand festzudrücken. Es wird aber auch in bestimmten Höhlen abgelegt, die im Hauptteil des Baues liegen, und deren untere Wand ("Boden") dann bis zu 2 mm dick mit sehr feinem Material bedeckt ist. Dabei wird Sediment aus der Trichterwand auch mit gleich behandeltem Sediment aus den Tiefen des Baues gemischt. Diesen Beobachtungen konnte im Rahmen dieser Arbeit nicht weiter nachgegangen werden.

Im Labor waren die Bauten von C. subterranea meist unvollständig. Entweder waren sie bei der Probennahme durch die Plexiglaswand der Kerne zerschnitten worden oder es handelte sich um einen Neubau von Anfang an, da die Tiere in Sedimentkerne ohne Bau eingesetzt wurden. C. subterranea scheut sich nicht, Gänge mit einsehbarem Lumen entlang der Plexiglaswand zu bauen. Durch Abzeichnen der sichtbaren Strukturen konnte der Verlauf der Gänge an der Kernaußenfläche zum großen Teil dokumentiert werden (Abb.14 a,b). Auch die Abfolge von Höhlen und Gängen ist aus solchen Bildern erkennbar. Nach dem Zerschneiden eines Sedimentkernes in Zentimeter-Scheiben konnte der Verlauf der Gänge rekonstruiert werden (Abb.14 c). Dieses Bild ähnelt dem vollständiger Bauten aus Großkästen. Es zeigte sich aber, daß die Zeit von 2 -3 Monaten zur Konstruktion eines vollständigen Baues für die Tiere nicht ausreicht.

Für die Messungen in Schichtaquarien wurden deshalb Individuen rund ein Jahr lang in der Hälterung belassen. Dadurch entstehen Gangsysteme, deren wesentliche Merkmale (blind endende und durchgehende Gänge, Höhlen, Hügel, Trichter) den Bauten in-situ entsprechen (Abb.14 d). Sie sind zwar in eine 5 cm dicke Schicht gezwängt, bieten aber eine Möglichkeit, Beobachtungen für die Interpretation der Meßergebnisse zu machen.

Aus Zeichnungen von den Strukturen an der Kernaußenfläche (Abb.14 a,b), die wöchentlich angefertigt wurden, ergibt sich eine Grableistung von $3 \text{ cm}\cdot\text{d}^{-1}$, mit der der Bau erweitert wird. Drei neu angelegte Bauten hatten nach 2 Monaten eine Ganglänge von je 150-250 cm. Die Ganglängen in zwei Schichtaquarien mit großen Individuen (6 cm Gesamtlänge) maßen nach einem Jahr 320 und 400 cm. Hieraus ergibt sich eine langsamere Grabgeschwindigkeit für den Bau ($1,4 \text{ cm}\cdot\text{d}^{-1}$). Dies spricht dafür, daß diese Bauten "vollständig" waren, das heißt ihren "Endzustand" erreicht hatten.

In den folgenden Berechnungen wird davon ausgegangen, daß ein adultes Individuum in-situ einen Bau mit insgesamt 300 cm Ganglänge konstruiert. Jeweils die Hälfte davon sind blind endende bzw. durchgehende Gänge. Ein mittelgroßes adultes Individuum von 4 cm Gesamtlänge baut Gänge mit etwa 6 mm Durchmesser. Bei der Berechnung der Oberfläche dieser Gänge wurde berücksichtigt, daß der Verlauf der Gänge in regelmäßigen Abständen durch Höhlen unterbrochen wird. Die Abschätzung der Oberflächenvergrößerung durch Höhlen ergibt sich aus geometrischen Vergleichen: eine Höhle (1,2 cm Durchmesser) hat die 2,4-fache Oberfläche eines entsprechenden Ganges (6 mm Durchmesser, 1 cm Länge). Es treten etwa 20 Höhlen pro Meter Ganglänge auf. Die Oberflächenvergrößerung beträgt demnach 30 %. Zur Berechnung der Oberfläche eines Durchschnittsbaues (Tab.7) wurde statt der tatsächlichen 6 mm ein mittlerer Durchmesser von 8 mm angenommen, da dies der Oberflächenvergrößerung um etwa 30% durch Höhlen

gleichkommt.

Die Individuenzahlen, die sich nach den Untersuchungen der Makrofauna ergeben, sind für Callianassa subterranea eindeutig zu gering, da nur die obersten 15 cm des Sediments gesiebt wurden (Kitlar 1991). Bei mehreren Gelegenheiten wurde zusätzlich von Hand nach Tieren gesucht. Dabei fanden sich Tiere zwischen 1 cm und 9,5 cm Gesamtlänge. In Tabelle 6 werden die Individuenzahlen aus allen Großkästen zusammengetragen. Dabei muß davon ausgegangen werden, daß in vielen Fällen die Tiere bis 2 cm Länge übersehen wurden. Witbaard und Duineveld (1989) verweisen aus demselben Grund auf die Unsicherheit der Abundanzangaben für juvenile ("thoracal length" < 2 mm) Tiere. Ihre Längenangabe entspricht etwa Tieren mit 1 cm Gesamtlänge.

Tabelle 6: Individuenzahlen von C. subterranea auf Station Schlicksandgrund. Großkästen wurden an Bord grob nach Gängen und darin vorhandenen Tieren durchsucht. Zahlen für juvenile Tiere (< 2 mm Thoraxlänge, nach Witbaard & Duineveld, 1989) sind Minimumwerte. *) sorgfältigst aufpräparierter Großkasten bzw. Teil davon nach einem massenhaften Auftreten juveniler Tiere im August 1989.

Datum	Probenfläche [m ²]	Anzahl der Tiere		Abundanz [Ind.·m ⁻²]	
		juvenil	adult	juvenil	adult
Februar 1989	1,0	3	20	3	20
Mai 1989	1,0	-	18	-	18
	0,25 ^{*)}	3	9	12	36
August 1989	0,75	-	12	-	16
	0,06 ^{*)}	13	1	216	16

Die mittlere Individuendichte der Adulten auf der Station Sandschlickgrund beträgt 21 Tiere pro m². Die Individuendichte der Juvenilen ist sehr unterschiedlich. Für die weiteren Betrachtungen gehe ich davon aus, daß C. subterranea Gänge mit insgesamt 1,6 m² Oberfläche und 3,1 dm³ Volumen unter jedem m² Sedimentoberfläche konstruiert (Tab.7).



Tabelle 7: Abmessungen der Bauten von Callianassa subterranea auf Station Schlicksandgrund. Durchschnittliche Individuenzahlen nach Tabelle 6. Mittlere Abmessungen nach den Beobachtungen und Abschätzungen in Abschnitt 3.4.1.

	Juvenile Tiere	Adulte Tiere
Abundanz [Ind·m ⁻²]	7 - 200	21
Länge der Gänge [cm]	25	300
mittl. Durchmesser der Gänge [mm]	2	8
Oberfläche aller Gänge der <u>C. subterranea</u> -Population [m ² ·m ⁻²]	≤ 0,32	1,6
Volumen aller Gänge der <u>C. subterranea</u> -Population [dm ³ ·m ⁻²]	≤ 0,16	3,15

3.4.2. Strömung im Bau von C. subterranea

Bei Strömungsmessungen über Öffnungen von Callianassa-Bauten wurde immer wieder ein charakteristisches Muster aufgezeichnet (Abbildung 15). Das Tier kommt zur Erzeugung dieser Strömung aus den tieferen Regionen seines Baues bis dicht unter die Sedimentoberfläche. Da sich das Tier dabei anscheinend mit Sauerstoff versorgt, wird dieses Aktivitätsmuster im Folgenden als Atemwasserstrom bezeichnet.

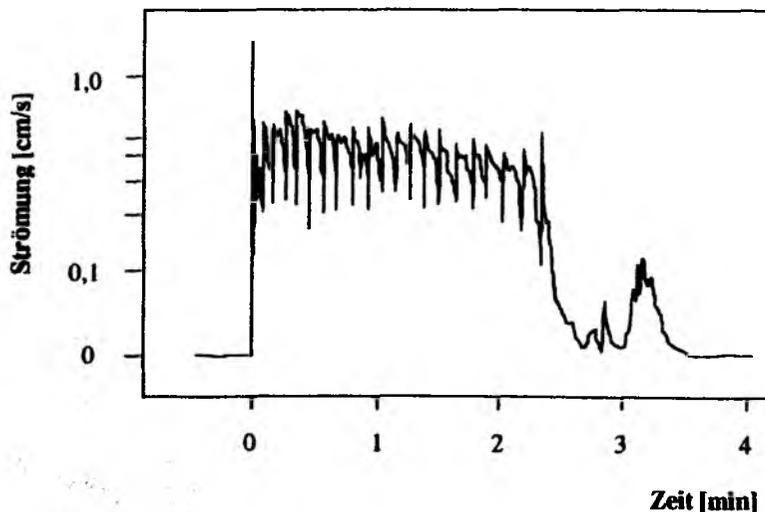


Abb. 15: Atemwasserstrom von Callianassa subterranea. Die Strömung wird durch 16 bis 22 (hier 21) Schläge der Pleopoden erzeugt.

In diesem günstigen Falle war 7 cm unterhalb eines Loches das Ganglumen einsehbar, sodaß gleichzeitig Strömungsmessungen und Beobachtungen angestellt werden konnten. C. subterranea kommt aus der Tiefe des Gangsystemes rasch angelaufen, ohne daß dabei ein Strömungssignal entsteht. Sobald das Tier etwa 9 cm unterhalb der Öffnung angehalten hat, spreizt es die Uropoden quer zum Ganglumen, wobei nur ein Bruchteil des Gangquerschnittes offen bleibt. Sofort beginnt das Schlagen der Pleopodenpaare im versetzten Rhythmus derart, daß alle circa alle 7 Sekunden die Pleopoden schwanzwärts schlagen. Die Bewegung zurück an den Bauch und damit kopfwärts erfolgt nur wenig langsamer. Ein Schlagzyklus entspricht einem der 21 Strömungsmaxima in Abbildung 15. 18 bis 22 solcher Pleopodenschläge treten auf, bis C. subterranea sich rasch 2 cm nach unten bewegt und einige Sekunden lang verharrt, wobei das Tier Sediment aus der Gangwandung in den Mundwerkzeugen manipuliert. Letzteres ist als Strömungssignal nochmals bei Minute 3 sichtbar (Abb.15). Hier kann auch eine Strömungsspitze ("spike") von 1 bis 2 Sekunden Dauer auftreten, dessen Ursprung unbekannt ist. Ebenso wie bei der Vorwärtsbewegung entsteht auch bei Rücklauf des Tieres im Gangsystem kein Strömungssignal. Wiederholte Beobachtungen mit Milch als Tracer ergaben, daß durch die Erzeugung des Atemwasserstroms Wasser von oberhalb der Sedimentoberfläche in den Gang hineingezogen wird.

In einer Aufzeichnung, bei der etwa die Hälfte der Zeit durch direkte Beobachtungen begleitet werden konnte, zeigten 26 von 29 Stunden ein regelmäßiges Auftreten des Atemwasserstromes. Während dieser 26 h trat der Atemwasserstrom 34 mal auf. Seine mittlere Dauer beträgt 150 ± 29 Sekunden ($n=34$). Die Pausen, in denen nicht die geringste Strömung über der Öffnung registriert wird, betragen 40 ± 11 Minuten. Während der Pausen bewegt sich das Tier überwiegend in den tiefergelegenen Abschnitten seines Baues, gräbt und transportiert Sediment. Damit sind nur 6 % jeder Stunde durch Strömung in den Gängen beeinflusst. Während 94 % jeder Stunde wird das Wasser nach den Ergebnissen der Strömungsmessungen nicht im Gang bewegt. Die mittlere Strömungsgeschwindigkeit beträgt $0,31 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ (Ablesegenauigkeit: $\pm 0,05 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$). Bei 3,5 mm Durchmesser der Öffnung ergibt sich damit eine mittlere Wassermenge (F) von $4,5 \text{ cm}^3$ ($\pm 0,3$ rel. Fehler), die jeweils als Atemwasserstrom gepumpt wird. Dieser Wassermenge kann man das Volumen im Gang von der Öffnung bis hin zum Schwanzfächer von C. subterranea gegenüberstellen. Bei Berücksichtigung des Tiervolumens von $1,8\text{-cm}^3$ (durch Wasserverdrängung im Standzylinder gemessen) sind im Gang $4,5\text{-cm}^3$ Wasser vorhanden. Dies bedeutet, daß mit dem Atemwasserstrom gerade soviel Wasser ausgetauscht wird, wie zum Umspülen des Tieres nötig ist.

In einem weiteren Versuch wurde ein möglichst lückenloses Bild der Wasserbewegung im Bau von *C. subterranea* erstellt. Hierzu wurde über 4 Tage in einem Schichtaquarium (Abb.16) gemessen.

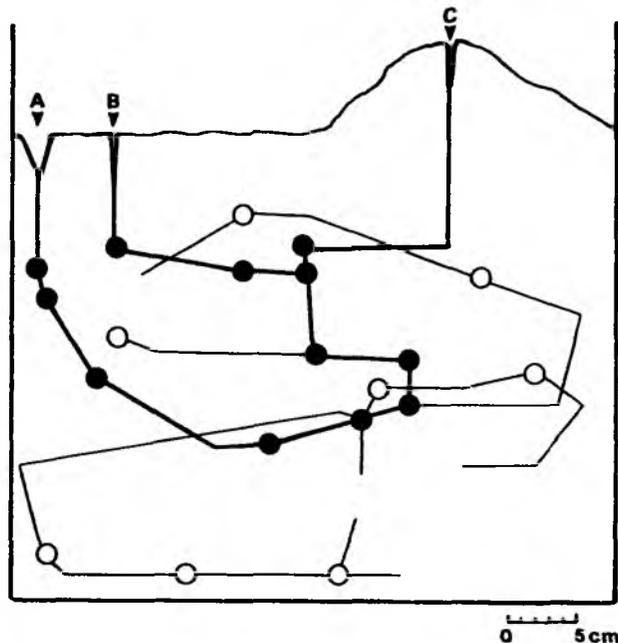
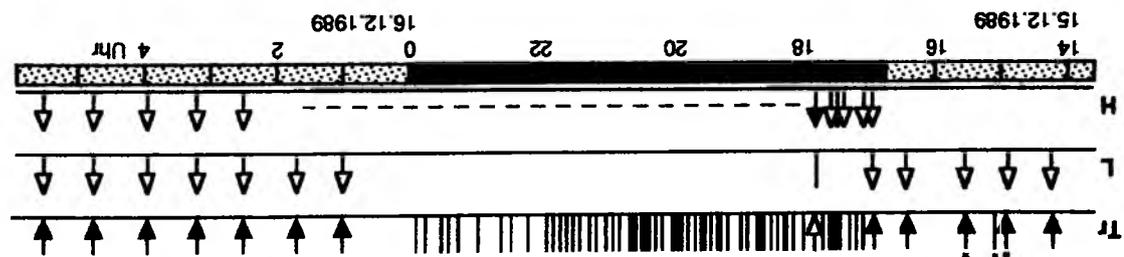
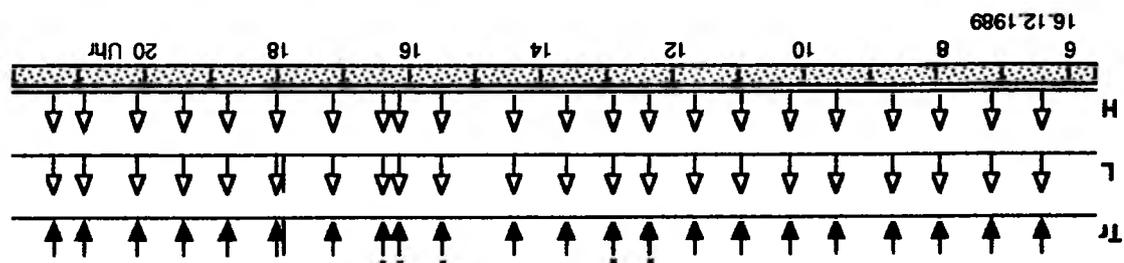
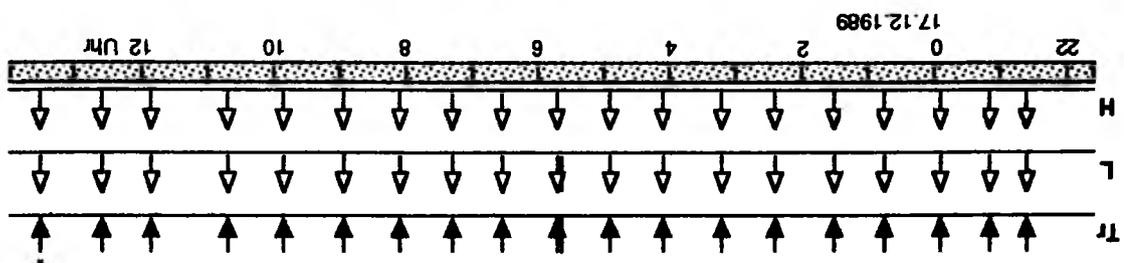
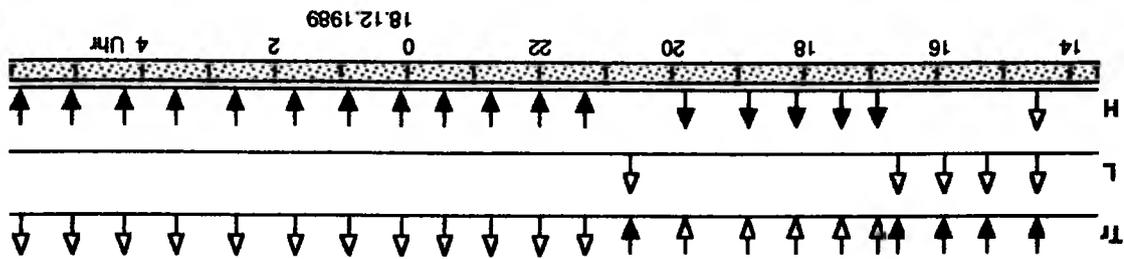
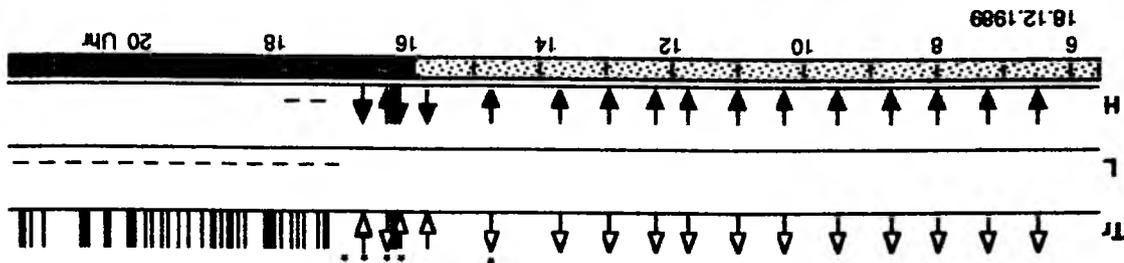


Abb. 16: Schemabild der Gänge und Höhlen in Schichtaquarium 2. Alle Strukturen im 5 cm tiefen Aquarium auf eine Ebene projiziert. (A) Trichter, (B) "Loch", für Öffnungen, die noch nicht als Hügel oder Trichter bezeichnet werden können, (C) Hügel. Dick hervorgehoben die durchgehenden Gänge des Baues.

Zwei Strömungs sonden (Trichter und Loch) und eine O₂-Sonde (Hügel) wurden über den drei Öffnungen eines Baues installiert, sodaß Bewegungen der Wassersäule in allen nicht blind endenden Gängen erfaßt werden konnten. Gelegentlich wurden zwei Sonden zusammen an einer Öffnung plaziert, wodurch Messungen an einer anderen Öffnung ausfielen. Die Form der Strömungssignale, (z.B. das des Atemwasserstromes), und deren Effekt von Strömungen auf das O₂-Signal waren aus vorherigen Einzelmessungen bekannt. Abbildung 17 (s.Seite 37/38) stellt in je einer Zeile für jede Öffnung den zeitlichen Verlauf von Wasserbewegungen dar. Senkrechte Linien zeigen Strömung im Bau an. Pfeile wurden dann gesetzt, wenn aus den oben genannten Erfahrungen und/oder durch Beobachtungen eindeutig Aus- oder Einstrom des Wassers an der betreffenden Öffnung abgeleitet werden konnte.

In Abbildung 17 heben sich zwei unterschiedliche Phasen voneinander ab. Während der einen Phase treten regelmäßig Strömungsereignisse auf, die durchweg Atemwasserströme betreffen und in 45-Minuten-Intervallen registriert wurden. Dieser Rhythmus bestätigt das Ergebnis aus der oben genannten 26-stündigen Messung. Da das Wasser während dieser Phase in den Gängen wahrscheinlich überwiegend (94% der Zeit, s.oben) steht, wird sie Stagnationsphase genannt. Dabei bevorzugt C. subterranea offensichtlich über lange Zeit eine Öffnung, obwohl auch sehr kurzfristig der Ort gewechselt werden kann (19.12., 18 Uhr). Demgegenüber stehen Irrigationsphasen, in denen kaum Atemwasserströme registriert wurden, Strömungssignale insgesamt aber viel häufiger auftreten. Auf der Zeitachse in Abbildung 17 sind Stagnationsphasen (82%, punktiert) und Irrigationsphasen (18%, schraffiert) unterschiedlich dargestellt.

Während der Stagnationsphasen wird Wasser mit $4,5 \text{ cm}^3$ pro Atemwasserstrom gepumpt (s.oben). In den 40-minütigen Pausen zwischen diesen Ereignissen ist keine Strömung registrierbar. In den Irrigationsphasen liegen die Strömungssignale dichter beieinander und dauern nur wenige Sekunden bis zu einer Minute. Mit über $2 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ergeben sich hier im höchsten Falle Volumina von 4 cm^3 Wasser, die bei einem Ereignis bewegt werden. Strömungsgeschwindigkeiten von $2 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ wurden nur zweimal mit 4 Minuten Dauer aufgezeichnet. Dies entspricht einem gepumpten Wasservolumen von 60 cm^3 . Zahlreiche einzelne Strömungsspitzen sehr kurzer Dauer sind nicht aufgeführt. Wahrscheinlich werden diese durch wenige Schläge der Pleopoden in verschiedenen Bereichen des Gangsystem erzeugt, wie sie an Schichtaquarien beobachtet werden konnten. Während der Irrigationsphasen kann es demzufolge zu einer vollständigen Spülung der durchgehenden Gangbereiche mit O_2 -haltigem Wasser kommen. Dies geschieht schrittweise und nicht durch das Erzeugen eines zusammenhängenden Irrigationsstromes, welcher nicht nachgewiesen werden konnte. Blind endende Gänge können nicht durchspült werden.



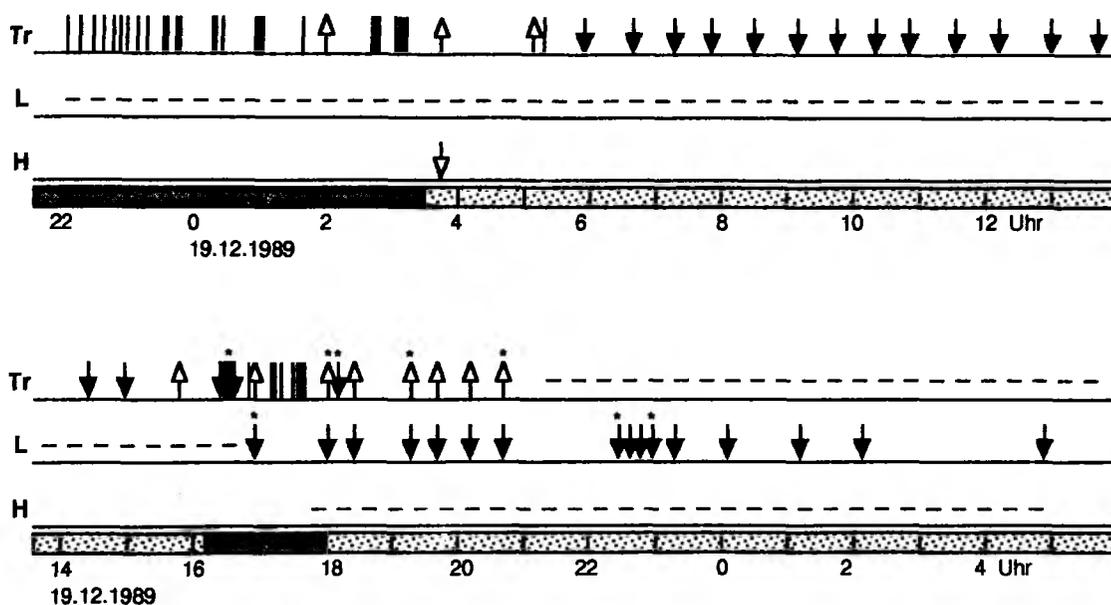


Abb.17: Wasserbewegung an den Öffnungen des Gangsystemes von *C. subterranea*. Die Messungen erfolgten vom 15.- 19.12. 1989 mit Strömungs sonden über Trichter (Tr) und Hügel (H), und mit O₂- Sonden (Typen A/C) über dem Loch (L) von Schichtaquarium 2 (Abb.16). $\nabla\uparrow$: Ein - bzw.Ausstrom; Position des Tieres unbekannt. $\downarrow\uparrow$: Ein - bzw.Ausstrom; Tier unter der Öffnung, die der jeweiligen Zeile entspricht. | : Strömung in unbekannter Richtung. * Beobachtung während der Messung. — : keine Messung.  : Stagnationsphase;  : Irrigationsphase. Definitionen und weitere Erläuterungen im Text.

3.4.3. Sauerstoff in und an den Gängen von *C. subterranea*

Mit dem Auswurf reduzierten Sedimentes durch *C. subterranea* am Hügel ist eine Verringerung der O₂-Eindringtiefe bei gleichzeitig erhöhten O₂-Fluß ins Sediment verbunden (Tabelle 8).

Der O₂-Fluß ist auf dem ebenen Sediment mit 108 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ deutlich geringer als etwa am 21.5.1989, als 270 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ errechnet wurden (vergleiche 3.1.). Im Mai wurde an der Station Schlickgrund "fluff" entdeckt, der auf das kürzliche Sedimentieren einer Frühjahrsblüte hinweisen könnte. Somit ist wahrscheinlich, daß der höhere Fluß im Mai auf den jahreszeitlich bedingten Unterschiede in der Versorgung mit organischem Kohlenstoff zurückzuführen ist. Der O₂-Fluß ist gegenüber der Ebene (Tab. 8) auf dem Hügel wegen der großen Menge reduzierter Substanzen 4-fach erhöht.

Tabelle 8: O₂-Flüsse und O₂-Gradienten auf einem frisch aufgeworfenen Hügel (nach 20 h) am 9.3.1989. Die Messungen lagen entlang einer Linie von der ebenen Sedimentfläche ("Ebene") auf die Spitze des Hügels. ($D_s = 1 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$; $\phi = 0,8$; $T = 10 \text{ }^\circ\text{C}$).

Position am Hügel	Gradient [$\text{mM} \cdot \text{cm}^{-1}$]	O ₂ -Fluß [$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$]
in der Ebene	0,288	108
am Fuß des Hügels	0,558	210
auf halber Höhe des Hügels	0,684	238
auf der Hügelspitze	1,064	401
auf der Hügelspitze, 2 mm vor der Öffnung	1,334	502

Während der Stagnationsphase, als C. subterranea keinen Atemwasserstrom erzeugte, wurde an Hügel und Trichter die Eindringtiefe von O₂ in das Sediment der Wandungen bestimmt. Die Dicke der oxischen (O₂ enthaltenden) Sedimentschicht an der Gangwand im Hügel verringert sich mit zunehmendem Abstand von der horizontalen Sedimentoberfläche. Von der Sedimentoberfläche, wo sie 3 mm dick ausgeprägt ist, verringert sich die Schichtdicke auf 0 mm etwa 1,2 cm unterhalb der Kuppe des Hügels. Auf gleicher Höhe, zwischen 1,0 und 1,5 cm unterhalb der Kuppe des Hügels, ist im stagnierenden Wasser des Lumens eine Abnahme von 75% auf 10% O₂ zu beobachten. Bei 2,5 cm Tiefe ist kein O₂ mehr im Wasser nachweisbar.

An einem Trichter mit 6 cm Tiefe dringt O₂ an der Sedimentoberfläche 7 mm weit ein. 4 cm unterhalb der Öffnung des Trichters ist kein Sauerstoff mehr vorhanden. Die Abnahme des O₂-Gehaltes im Sediment ist auch hier eng mit der O₂-Konzentration im Wasser des Ganges verbunden. Zwischen 3 und 4 cm Tiefe ist im Wasser das Konzentrationsgefälle am größten. Bei 5 cm Tiefe ist kein O₂ vorhanden.

Der Durchmesser des Ganges verringert sich dort, wo in den Wänden von Trichter und Hügel gerade kein O₂ mehr vorkommt, auf weniger als 1 cm.

Bisherige Ergebnisse der Strömungsmessung und der O₂-Verteilung an Trichter und Hügel zeigen, daß das Wasser im Bau von Callianassa subterranea meistens wenige Zentimeter unterhalb der Sedimentoberfläche anoxisch wird. Durch das Erzeugen eines Atemwasserstromes transportiert das Tier aber mit dem Oberflächenwasser O₂ in seinen Bau, der auch in die Gangwandungen eindringen kann. Dies geschieht mindestens bis in 7 cm Tiefe (Position der Uropoden beim Erzeugen des Atemwasserstromes). Durch die Rückwärtsbewegung des Tieres wird dann O₂-haltiges Wasser im Gang mit nach unten verschleppt und mit anoxischem Gangwasser gemischt. Wie tief O₂ auf diese Weise in den Bau transportiert wird, konnte nicht festgesellt werden.

Abbildung 18 (s.S. 41) zeigt die Veränderungen der O₂-Konzentration in der Gangwand unter einem Hügel. Die O₂-Sonde steckte während der Messung 5 mm tief im Abstand von 1 mm (senkrecht zur Wand) in der Gangwandung. Aus Abbildung 17 wird ersichtlich, daß am 16.12.1989 Wasser in den Trichter gepumpt wurde. Diese Bewegung ist als Strömungssignal im unteren Teil der Abbildung 18 zu sehen. Darüber ist erkennbar, wie der damit verbundene Wasserausstrom die O₂-Konzentration in der Wand des Hügels im Mittel um 17±9 % (n=22, Tab.9) verringert. Die deutlichen Schwankungen der O₂-Konzentration um 5% in den strömungsfreien Zeiten zeigen, daß hier Turbulenzen vom Wasser ins Sediment durchdringen und die Konzentration beeinflussen. Der Hügel war 20 h vorher erhöht worden, das Sediment noch schwarzgrau gefärbt und in seiner Konsistenz sehr locker. Dies unterstützt die Annahme des turbulenten Eintrages von O₂ und Wasser ins Sediment.

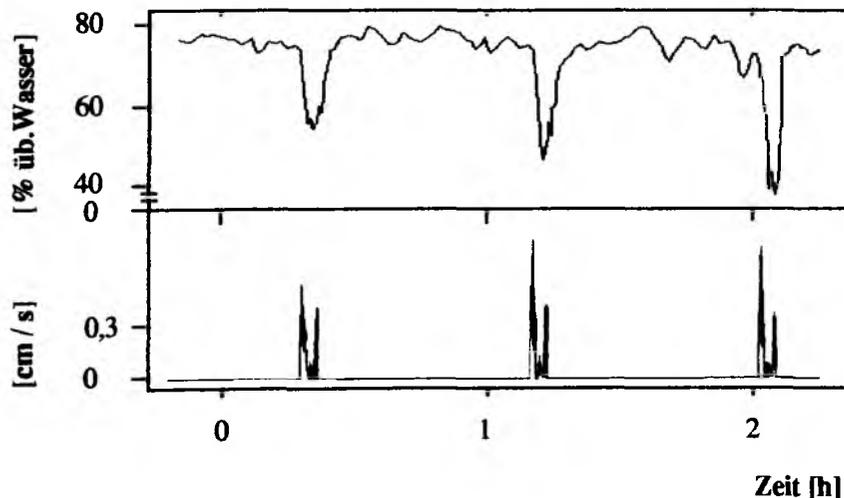


Abb. 18: Veränderung der O₂-Konzentration und Strömung in Schichtaquarium 2 am 16.12.1989. O₂-Sonde (Typ C) in der Wandung des Hügels (oben); Einstrom (Atemwasserstrom) am Trichter (unten), der zu einem gleichzeitigen Ausstrom von Wasser am Hügel führt.

Ein zweites Beispiel (Abb.19, s.S. 42) zeigt den Effekt des Atemwasserstromes auf ein Sediment, das ansonsten frei von O₂ ist. Drei dicht aufeinander folgende Atemwasserströme (vergl. Abb.17) erhöhen die O₂-Konzentration jeweils in 20 Sekunden von 0 auf 80% der Konzentration des überstehenden Wassers. Sobald sich das Tier zurückzieht, beginnt die O₂-Konzentration zu sinken. Es dauert im Mittel 19±5 Minuten (n=18, Tab.9), bis an dieser Stelle der Gangwand kein O₂ mehr meßbar ist.

Nach dem Ende des Atemwasserstromes sinkt die O₂-Konzentration zunächst mit

einer konstanten Rate von $25 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}\cdot\text{min}^{-1}$. Dies entspricht in den Einheiten, die für die Angabe der Respiration im Sediment üblich sind, einer Abnahme von $4,2\cdot 10^{-4} \mu\text{mol O}_2\cdot\text{cm}^{-3}\cdot\text{s}^{-1}$. Diese Abnahme (O_2 -Verbrauch in den Wänden) kommt durch Respiration, Oxidation reduzierter Stoffe und durch den diffusiven Transport in angrenzende Sedimentschichten mit geringerer O_2 -Konzentration zustande. Der Wert beschreibt die Netto- O_2 -Abnahme aus verschiedenen Prozessen im Lumen und in der Wandung des Ganges von C. subterranea.

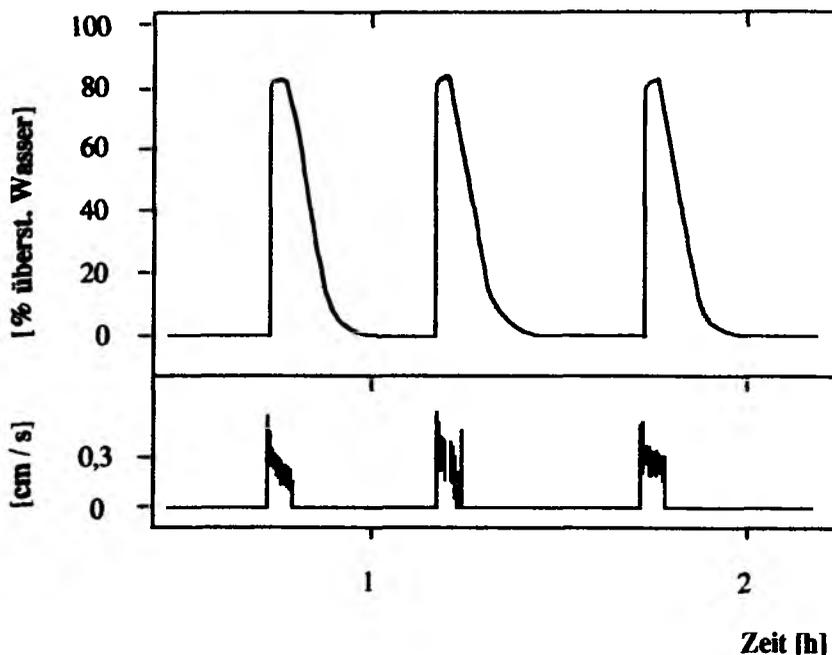


Abb. 19: Veränderung der O_2 -Konzentration (oben; Sondentyp C) und der Strömung (unten) am Loch in Schichtaquarium 2 am 19.12.1989. Der Atemwasserstrom von C. subterranea unter dem Loch erzeugt dort einen Wassereinstrom.

Tabelle 9 faßt die vorliegenden Messungen zusammen. Sauerstoff läßt sich im Bereich der Wandungen, die vom Atemwasserstrom gestreift werden, nachweisen. Die maximale Konzentration und die Dauer des Eintrages sind sehr unterschiedlich. Etwa ein Drittel der Zeit (26% +7%) ist O_2 im Sediment nachweisbar.

Tabelle 9: Veränderungen des Sauerstoffgehaltes in der Gangwand von C. subterranea. Aufgeführt sind der Ort, (H) Hügel, (Tr) Trichter, (L) Loch, die Tiefe, senkrecht zur Sedimentoberfläche, der Abstand senkrecht zur Gangwandung. n: Anzahl der aufgezeichneten O_2 -Änderungen; O_2 : O_2 -Konzentration vor der Änderung; ΔO_2 : mittlere Ab- bzw. Zunahme von $\text{O}_2 \pm$ Standardabweichung; Dauer: mittlere Zeit mit $\text{O}_2 > 0 \pm$ Standardabweichung; Dauer der Messung insgesamt; Anteil der Zeiten mit $\text{O}_2 > 0$ an der gesamten Messung. Beide Zeilen vom 19.12. entstammen einer Aufzeichnung. *) O_2 -Änderungen nachweislich durch Atemwasserströme erzeugt #) Anzahl der Strömungsereignisse, alle ohne O_2 -Änderung

Tabelle 9:

Datum	Ort	Tiefe [mm]	Abstand [mm]	(n)	O ₂ [%]	ΔO_2 $\pm 1 s$ [%]	Dauer $\pm 1 s$ [min]	Dauer d. Messung [h]	Anteil [%]
16.12. 1989 *)	H	5	1	25	70	-17 \pm 9	5 \pm 2	22	9
19.12. 1989 *)	L	16	0,2	13	0	+80 \pm 7	19 \pm 5	18	26
19.12. 1989	L	16	0,2	13	0	+47 \pm 17	8 \pm 5	18	7
11.4. 1990	H/ Tr	170	<0,7	33 #)	0	0%	-	26	-

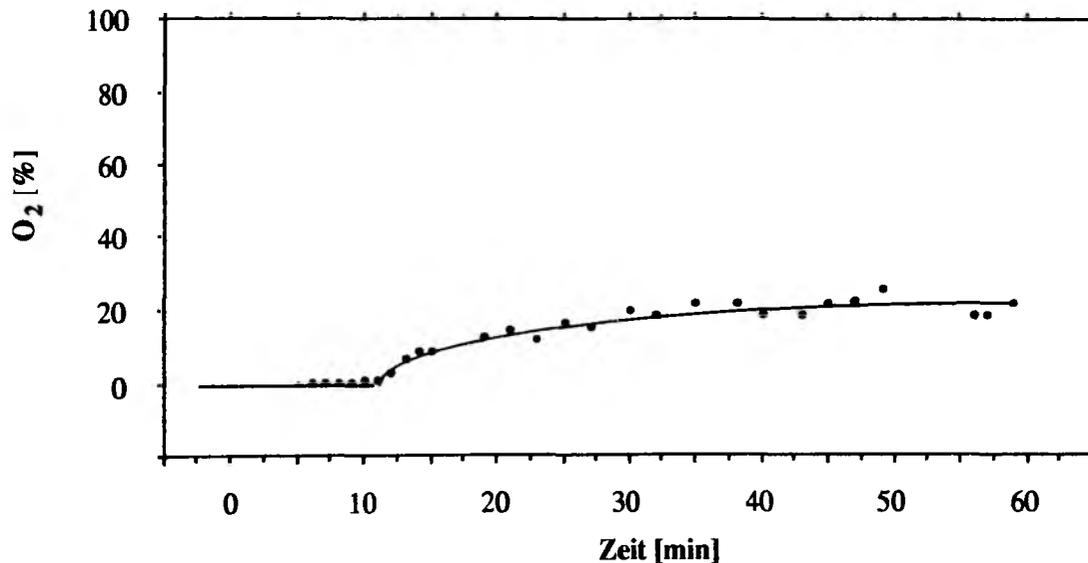


Abb. 20: Anstieg der O₂-Konzentration im Lumen des Ganges während einer Irrigationsphase. Messung in Schichtaquarium 4 am 13.4.1989 in 17 cm Tiefe (vergl. Position in Übersicht, Abb. 22). Messungen mit O₂-Sonde (Typ B). Meßpunkte zu strömungsfreien Zeiten; durchgezogene Linie zeigt den mittleren Anstieg auf 22% O₂.

In größere Tiefen wird O₂ nur in der Irrigationsphase eingetragen (Abb. 20). In 17 cm Tiefe wurde O₂ während einer solchen Phase gemessen, in der *C. subterranea* begann, unruhig zwischen Hügel und benachbarten Gangbereichen hin- und herzulaufen (vergl. Position in der Übersichtsabb. 22). Am Trichter wurde dabei zweimal Sediment an der Innenwand abgestreift und in tieferen Bereichen des Baus deponiert. Am Hügel wurden sehr viele kurze Strömungssignale aufgezeichnet, am Trichter keine. Die O₂-Konzentration wurde dann abgelesen, wenn keine Strömung auftrat und sich das O₂-Signal stabilisiert hatte. Der Anstieg auf 22% ist einerseits auf verkürzte (30 Sekunden Dauer) Atemwasserströme zurückzuführen. Andererseits kommt es durch die rege Bewegung des Tieres zur Vermischung von O₂-haltigem Wasser nahe der Öffnung mit O₂-freiem Wasser tiefer im Gang. Weitere Messungen ergaben, daß im Bereich des Trichter kein O₂ auftritt. Daraus ergibt sich, daß die Durchmischung vor allem in der strömungsdynamisch günstigsten Richtung vom Hügel in den durchgehenden Hauptgang erfolgt.

In der vorhergehenden ruhigen Phase konnte kein O₂ in der Wand gemessen werden. Dies wird auch durch 26 h weiterer Messungen (11.4.1989; Tab.9) im selben Bereich des Baus bestätigt. Nachdem am Beginn der Irrigationsphase im Lumen des Ganges die O₂-Konzentration auf 22% angestiegen war, wurde in der Gangwand Sauerstoff gemessen. In 0,1 mm Abstand von der Innenwand waren 10%, in 0,2 mm 8% und in 0,25 mm noch 2% Sauerstoff meßbar. In den folgenden 30 Minuten bis zum Ende der Irrigationsphase schwankte die O₂-Konzentration in 0,2 mm Abstand von der Wand zwischen 0 und 6%. Dabei waren Strömung und O₂-Anstieg in keiner Weise miteinander korreliert. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, daß selbst während der Zeit erhöhter O₂-Konzentrationen im Ganglumen die Eindringtiefe von O₂ in der Wand sehr gering ist.

3.4.4. Redoxveränderungen an den Gangwandungen von *C. subterranea*

Die Aufzeichnung von Oxidationsereignissen in Sedimentkernen mit der natürlichen Makrofauna zeigte, daß Eh-Änderungen im Sediment auftreten. Die Vermutung, daß die Aktivitäten der Makrofauna diese Eh-Änderungen hervorrufen, liegt nahe. Bislang konnte aber nicht nachgewiesen werden, wie eine bestimmte Art das Redoxpotential beeinflusst (Kapitel 3.3.).

Um ein Experiment nur mit *C. subterranea* unter Ausschluß der übrigen Makrofauna durchzuführen, wurde Sediment an Bord durch 1000 µm gesiebt und in 2 Plexiglasrohre gefüllt. Diese "Kunstkerne" wurden nach einer Woche der Hälterung mit je 5 Eh-Lanzen versehen. Zwei Tage später wurden 2-3 Individuen von *Callianassa subterranea* je Kern eingesetzt. Das Experiment dauerte drei Monate, während derer jedes Tier einen Bau grub. Die Eh-Lanzen schienen *C. subterranea* dabei ebenso wenig wie die Plexiglaswand der Rohre zu stören. Der Datensatz der "Kunstkerne" ist in Anhang 1 aufgeführt.

Am Ende des Experimentes verliefen an 3 von 10 Eh-Lanzen Gänge in einem Abstand von höchstens 0,5 cm von den Platindrähten entfernt. Eh-Lanze 3-22 war diejenige, bei der die Zuordnung der Eh-Messungen zu dem Gang davor eindeutig war (Abb.13). Dort hatte ein Tier von 3,5 cm Gesamtlänge einen Gang gebaut, dessen Wandungen hellbraun gefärbt waren. Dieser durchgehende Gang verband einen Trichter und einen Hügel mit tieferen Bereichen des Baues. Er verlief gekrümmt, sodaß in 2-4 cm Tiefe der Abstand zu den Pt-Drähten der Lanze mit ≤ 2 mm am geringsten war.

Ein Ausschnitt aus der gesamten Messung (Abb.13) wird in Abbildung 21 vergrößert gezeigt. Die dort gezeigten Pt-Drähte reagierten wahrscheinlich auf alle Aktivitäten des Tieres, durch die O₂ ausreichend weit in die Wandung des Ganges eingetragen wurde. Als Folge davon steigt das Potential an der Pt-Oberfläche (vergl.3.3.). Bei der Betrachtung der Häufigkeit solcher Oxidationsereignisse müssen

zwei Punkte berücksichtigt werden. Da ein Abstand zwischen Ganginnenwand und Redoxlanze besteht, O_2 aber nicht weit ins Sediment eindringt (3.4.3.), kann es sein, daß nicht jede Aktivität des Tieres, die O_2 in den Gang transportiert, ein Oxidationsereignis in der Eh-Messung verursacht. Hinzu kommt, daß die Trägheit der Eh-Messung wahrscheinlich die Aufzeichnung kurzer, einzelner O_2 -Einträge verhindert (s. 4.1.). Beide Punkte führen zu einer Unterschätzung der tatsächlichen Anzahl und Häufigkeit von Oxidationsereignissen.

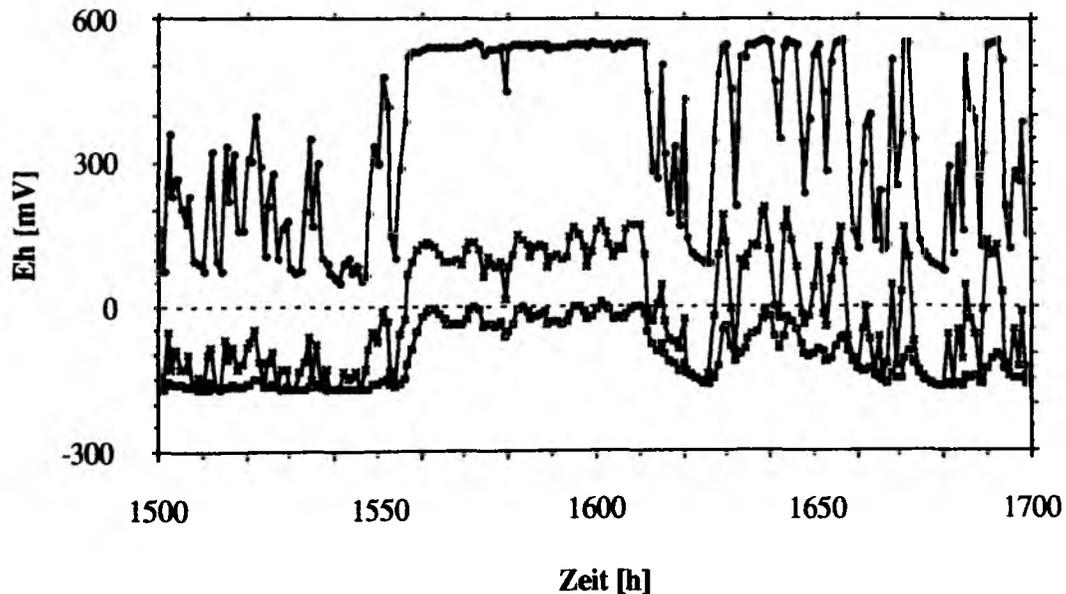


Abb.21: Beeinflussung des Redoxpotentials durch die Aktivitäten von *Callianassa subterranea*. Ausschnitt aus dem Datensatz von "KuKe 3-22" (Anhang 1 und Abb.13). Entwicklung des Eh an drei Pt-Drähten ab Anfang April 1990. Tiefe im Sediment am Ende des Experimentes: (x) 3,3 cm; (□) 3,8 cm; (●) 4,3 cm. Gepunktete Linie: Grenze zwischen reduzierenden und oxidierenden Bedingungen.

Eine nur geringe Häufigkeit ergibt sich, wenn man die Anzahl der Eh-Anstiege (113 mit maximalem $Eh \geq 100$ mV) auf die Gesamtzeit von 3 Monaten bezieht. Diese Abschätzung (Forster und Graf, in Vorbereitung) ergibt als Häufigkeit 1 Ereignis pro Tag. Dieser Wert ist mit Sicherheit zu gering. Die Potentialänderungen an der Gangwandung sind während der Zeit, die in Abbildung 21 aufgeführt ist, häufiger. 9 Oxidationsereignisse pro Tag treten von der 1680.-1700. Stunde auf. Dabei sind einzelne Pulse im Potentialverlauf noch sichtbar. Wahrscheinlich ist die Pulsfolge zwischen der 1550. und 1610. Stunde noch dichter. Deshalb bleibt während dieser Zeit ein konstant hohes Eh von 500 mV in 4,3 cm Sedimenttiefe erhalten. Es ist möglich, die Häufigkeit der Ereignisse während der Zeit, in der die Einzelpulse

miteinander verschmelzen, zu schätzen. In Abbildung 21 sind die Eh-Messungen so aufgezeichnet (s. nächster Absatz), daß Oxidationsereignisse mit 2 Stunden Abstand deutlich voneinander getrennt erscheinen (1518.h, 1618.h). Demnach müßte mindestens jede Stunde ein Oxidationsereignis stattfinden, damit sich ein Plateau des Eh wie in 4,3 cm Sedimenttiefe gemessen, ergibt. Diese Zahl steht in auffallender Übereinstimmung mit der Häufigkeit der Atemwasserströme, die von C. subterranea 34 mal täglich erzeugt werden (3.4.2.).

Die Aufzeichnung der Eh-Daten wurde mit Mittelwertbildung des Eh über eine Stunde durchgeführt (2.5.1.). Dies führt dazu, daß Oxidationsereignisse mit weniger als einer Stunde Abstand, z.B. der Atemwasserstrom, nicht einzeln aufgelöst werden können. Bei Strömungsmessungen am 16. und 17.12.1989 (Abb.17) fielen in 14 von 48 Stunden zwei Atemwasserströme innerhalb einer Stunde zusammen. Diese Stunden (29 %) würden, vernachlässigt man den Einfluß der Entfernung vom Sensor zur Gangwand, mit höherem Eh-Potential im Protokoll auftreten als die übrigen. Eine Korrektur dieser Unterschätzung ist möglich: $2 \times 14 + (48 - 14) = 62$. Mit 9 Redoxpotentialerhöhungen pro Tag, wie sie bei C. subterranea auftreten, ergibt eine entsprechende Rechnung $(2 \cdot 9 + (24 - 9) = 33)$ die Häufigkeit 33 Atemwasserströme pro Tag. Dies zeigt, daß in den Zeiten der größten Häufigkeit von Oxidationsereignissen, Atemwasserströme die Ursache der Eh-Erhöhungen gewesen sein könnten.

3.4.5. Das Vorkommen von amorphem Fe(III) an den Gangwandungen

Das Vorkommen von amorphem Fe(III) wurde als weiterer Parameter gemessen, der durch O₂ beeinflusst wird. Eisenanalysen wurden an 1 Jahr alten Bauten in einem Schichtaquarium und an 2 Proben aus Gängen in einem Großkasten vorgenommen. Tabelle 10 faßt die Ergebnisse zusammen.

Amorphes Fe(III) konnte an der Sedimentoberfläche von Schichtaquarium 4 mit $25 \mu\text{mol Fe(III)-gTG}^{-1}$ im gleichen Konzentrationsbereich gemessen werden, wie an Proben der Sedimentoberfläche aus dem Großkasten (vergl. Tab. 4). Ebenfalls im gleichen Konzentrationsbereich liegen die Werte aus durchgehenden Gängen. Dort kann die Konzentration aber auch Werte ($85 \mu\text{mol Fe(III)-gTG}^{-1}$) annehmen, die höher sind als die höchsten an der Sedimentoberfläche gemessenen ($50 \mu\text{mol Fe(III)-gTG}^{-1}$; Tab.4). Die Färbung des Sedimentes spiegelt in einem gewissen Maße die Fe(III)-Verteilung wieder. Während grau gefärbte Gangwandungen, auch die mit einem fast weiß erscheinenden "Halo", kein Fe(III) zeigen, ist die Konzentration bei Proben mit orangebraunen Farbtönen am höchsten.

Tabelle 10: Konzentration von Fe(III) in Bauten von *C. subterranea* aus Schichtaquarium 4 und aus einem Großkasten, Station Schlicksandgrund vom 23.10 1989. Sedimentprobe in 1 mm Schichten, Abweichungen sind kenntlich gemacht. Alle Werte $\pm 9 \mu\text{mol Fe(III)-g TG}^{-1}$. *) Ort identisch mit dem der Messung in Abb.20; vergleiche auch Übersichtabbildung 22. Farbbezeichnungen in folgenden Abstufungen: orangebraun, hellbraun, hellgrau, schwarzgrau.

Ort der Probenahme	Konzentration [$\mu\text{mol Fe(III)-g TG}^{-1}$]
Schichtaquarium:	
Sedimentoberfläche, hellbraun (2 mm)	25
Trichterinnenwand, hellbraun	7
durchgehender Gang in 17 cm Tiefe, orangebraun *)	26
durchgehender Gang in 17 cm Tiefe, orangebraun	45
Kreuzung im Durchgangsbereich, 14 cm Tiefe, hellbraun	25
senkrechter Gang in 17 cm Tiefe, 1. mm, hellbraun	5
senkrechter Gang in 17 cm Tiefe, 2. mm, hellgrau	0
senkrechter Gang in 17 cm Tiefe, 3. mm, schwarzgrau	0
blind endender Gang, 1/10 mm hellgrauer Wand	0
3 Proben: blind endende Gänge, schwarzgrau	0 / 3 / 0
3 Referenzproben im Sediment abseits, schwarzgrau	0 / 0 / 0
Großkasten:	
Kruste in durchgehendem Gang (1-2mm Schichtdicke), orangebraun	85
unter Kruste liegendes Sediment (1-2mm Schichtdicke), orangebraun	21

3.4.6. Zusammenfassung der Ergebnisse von *C. subterranea*

Die Ergebnisse von Messungen an der Sedimentoberfläche (3.1.) und an den Bauten von *C. subterranea* (3.4.) sind in Abbildung 22 auf Seite 48 zusammengefaßt.

Die Gesamtlängen blind endender und durchgehender Gänge sind etwa gleich. Durchgehende Gänge werden in Irrigationsphasen vollständig von Oberflächenwasser durchspült, in Stagnationsphasen hingegen nur nahe der Öffnungen. Amorphes Fe(III) ist in den Wandungen der durchgehenden Gänge nachweisbar. Wechsel zwischen reduzierenden und oxidierenden Bedingungen sind häufig. Blind endende Gänge hingegen können nicht von Oberflächenwasser durchströmt werden. In ihren Gangwandungen ist kein Fe(III) nachweisbar und Eh-Änderungen treten nicht auf.

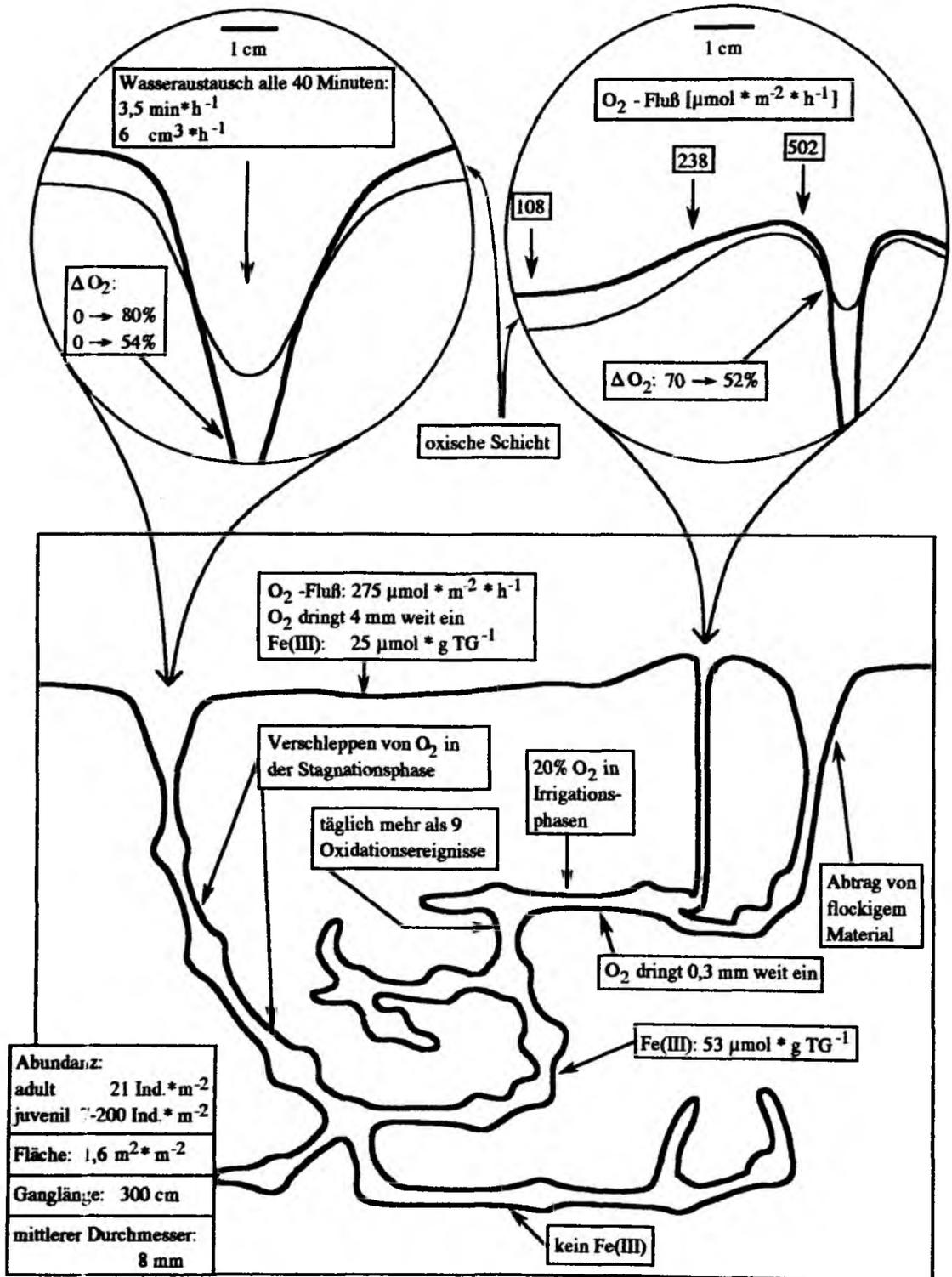


Abb.22: Übersichtsdarstellung der Meßergebnisse von der Sedimentoberfläche und bezogen auf einen imaginärer Bau von *Callianassa subterranea*. ΔO_2 : Änderung der O_2 -Konzentration in % des überstehenden Wassers.

3.4.7. Simulation der Bedingungen mit einem "künstlichen Gang".

Strömungen im Gang und das Vorkommen von Sauerstoff konnten gleichzeitig an Bauten von *C. subterranea* gemessen werden. Eine gleichzeitige Messung von Eh und O₂ war jedoch nicht möglich. Bei einem experimentellen Ansatz wie in Kapitel 3.4.4., wie zur Herstellung der räumlichen Nähe von Gangwandung und Eh-Lanze unbedingt nötig, war eine O₂-Messung aus Platzgründen ausgeschlossen.

Um dennoch O₂ und Eh zeitgleich messen zu können, wurde die Situation des O₂-Eintrages ins Sediment mit einem "künstlichen" Gang simuliert. Die Versuchsanordnung entsprach der in Abbildung 3. Die definierte Lage des Ganges erlaubt es, die Entfernung der Eh-Lanze zur O₂-Quelle (Dialyseschlauchwand) auf 1 mm genau zu bestimmen. Anhang 2 enthält eine Liste solcher Versuche.

Änderungen im Redoxpotential konnten nur dann festgestellt werden, wenn sauerstoffhaltiges Oberflächenwasser durch den künstlichen Gang strömte. Der Versuch mit O₂-freiem Wasser (N₂-Begasung) erzeugte keine Reaktion an der Redoxlanze. Desgleichen konnte mit 0,3 mM Na₂S-Lösung keine weitere Erniedrigung des Eh (-200 mV) erreicht werden.

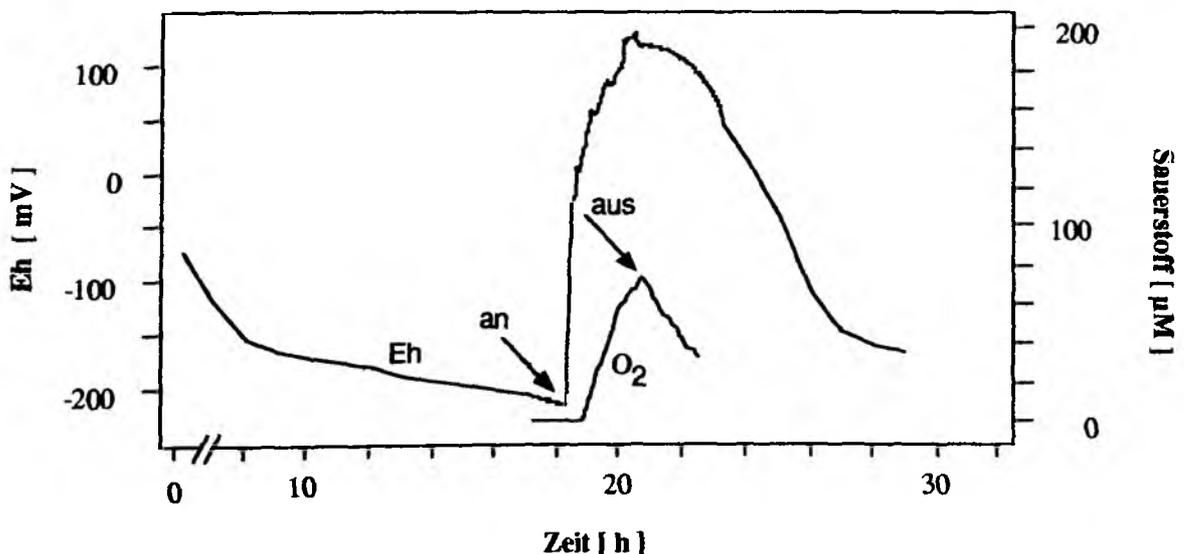


Abb.23: Zeitlicher Verlauf von Eh und O₂-Konzentration in der Grenzschicht um einen künstlichen Gang. "an" und "aus" kennzeichnen den Beginn und das Ende des Durchflusses von O₂-haltigem Oberflächenwasser.

Abbildung 23 zeigt die Veränderung von Eh und O₂-Konzentration an einem künstlichen Gang beim Durchstrom O₂-haltigen Oberflächenwassers. Mit Einsetzen des Wasserstromes reagiert die Eh-Lanze sofort durch steigendes Redoxpotential. Die unmittelbare Reaktion kommt dadurch zustande, daß der Sensor direkt dem

Dialyseschlauch anliegt. Die O_2 -Mikroelektrode, die etwa 0,5 mm von der Gangwand entfernt positioniert ist, zeigt mit Verspätung einen entsprechenden Anstieg. Beim Stoppen des Durchstromes sinkt die O_2 -Konzentration sofort ab. Das Redoxpotential fällt zunächst langsam und ab der 22. Stunde schneller auf das Niveau vor der Messung ab (s. Anhang 2; Exp. 8).

Dieser Verlauf entspricht im übrigen der Darstellung in Abbildung 12c (Anhang 2; Exp. 5). Die Gegenüberstellung der Abbildungen 12c und 12 a,b zeigt wie groß die Ähnlichkeit der Simulation mit Hilfe künstlicher Gänge im Vergleich zu den Meßergebnissen an natürlichen Gemeinschaften ist.

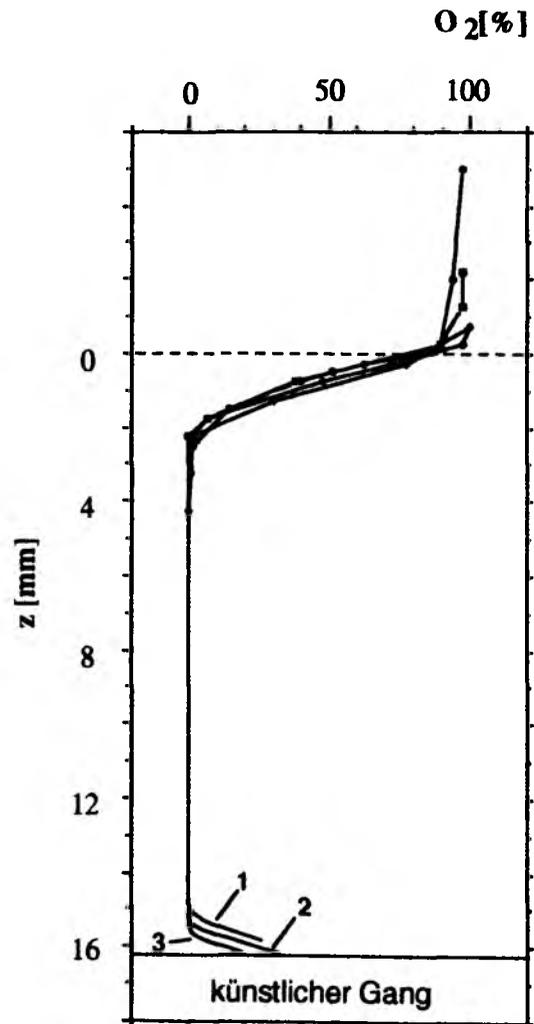


Abb. 24: O_2 -Profilverlauf von der Sedimentoberfläche bis auf die Dialyseschlauchmembran eines künstlichen Ganges. Meßpunkte über dem künstlichen Gang alle 0,025 mm. (1) nach 48 h Diffusion von O_2 aus dem Gang, (2) und (3) 40 und 80 Minuten nach Stoppen des O_2 -Flusses. ($T=15^\circ C$)

Der O_2 -Gradient, der in der Sedimentgrenzschicht am künstlichen Gang entsteht,

wird in Abbildung 24 gezeigt. Nach 48 h andauernder Diffusion von O₂ aus dem Gang beträgt die Dicke der O₂-Grenzschicht 1,4 mm. Die Profile 2 und 3 zeigen Schichtdicken von 1,0 und 0,8 mm an. Sie wurden 40 bzw. 80 Minuten nach dem Stoppen der Diffusion von O₂ aus dem Gang ins Sediment gemessen (Spülung des Ganglumens mit N₂-begastem Wasser). Die O₂-durchlüftete Schicht nimmt stetig ab, wobei der O₂-Gradient und damit der O₂-Fluß ungefähr gleich bleiben.

Die Profile 1-3 (Abb. 24) zeigen dieselben Gradienten (1,12 mM·cm⁻¹) an der Gangoberfläche wie an der Sedimentoberfläche. Der entsprechende Fluß von 360 µmol·m⁻²·h⁻¹ (φ=0,7) liegt im typischen Bereich der O₂-Flüsse an der Sedimentoberfläche (3.1.). An einem zweiten Termin wurden entsprechend ein Gradient von 1,01 mM·cm⁻¹ und O₂-Fluß von 288 µmol·m⁻²·h⁻¹ an beiden Grenzflächen gemessen.

Auch das Vorkommen von Fe(III) wurde an einem künstlichen Gang untersucht. Nach einem 3-wöchigen Experiment (Anhang 2; Exp.9/10) wurden Sedimentproben von 1 mm Schichtdicke untersucht. Entlang der Dialyseschlauchwand hatte sich im Laufe des Experimentes eine Sedimentschicht von weniger als 1 mm Dicke hellbraun gefärbt. In diesem Bereich war Fe(III) mit 10 µmol·gTG⁻¹ zu finden. Proben aus dem 2. und 3. Millimeter darunter sowie Kontrollproben abseits des künstlichen Ganges ergaben 0 µmol Fe(III)·gTG⁻¹.

3.5. Die Bedingungen an den Röhren von *Lanice conchilega*

3.5.1. Lebendbeobachtungen

Der Bäumchenröhrenwurm, *Lanice conchilega*, ein Polychaet aus der Familie der Terebellidae, baut aus Sandkörnern eine Wohnröhre. *L. conchilega* ernährt sich als Substratfresser oder Filtrierer, je nach der Strömungsgeschwindigkeit des Wassers über der Sedimentoberfläche (Buhr 1976). In den Küstengebieten der Nordsee kommt diese Art mit maximal 10000 Individuen pro m² vor (Ziegelmeier 1952, Buhr 1976). In vielen Gemeinschaften ist *Lanice* aber auch in Einzelexemplaren vertreten, so auf der Station Schlicksandgrund. Die Zahlen bei der Makrofaunazählung (Kitlar 1991) schwankten zwischen 25 Ind.·m⁻² im Februar 1989 und 296 Ind.·m⁻² im August 1989. Im August 1975 fanden Salzwedel et al. (1985) 70 Ind.·m⁻² und einer Präsenz von 71%.

Die Orientierung der Röhren wird in der Regel als senkrecht im Sediment und unten blind endend beschrieben (Buhr 1976). Beim Zerteilen von Sedimentkernen und Großkastenproben von Hand fiel häufig der U-förmige Verlauf der Röhren von *L. conchilega* auf der Station Schlicksandgrund auf. Seilacher (1951) beschreibt diese Art des Röhrenverlaufes ebenfalls für Sedimente der Deutschen Bucht. Ein

Sedimentkern wurde im Januar 1990 daraufhin untersucht, wieviele der Röhren wie verliefen. 10 von 12 bewohnten Röhren waren U-förmig. Ihr Scheitel lag im Mittel bei 7,5 cm (Spanne: 5-10 cm) Sedimenttiefe, ihre Länge betrug im Mittel 16 cm (Spanne: 12-20 cm). Eine oxidierte Sedimentschicht um die Röhre herum (Halo) war bis in 3 cm Sedimenttiefe am ausgeprägtesten, jedoch entlang der gesamten Röhre sichtbar. Im Bereich des Scheitels der Röhre war diese hell gefärbte Sedimentlage etwa 0,25 mm dick. Acht Tieren wurde die Röhre auf 8-10 cm Länge gekürzt (nach Buhr 1976). Sie wurden zur Messung von O₂-Profilen in Schichtaquarium verpflanzt. Ein Tier starb, 6 von 7 bauten innerhalb von 2 Wochen ihre Röhre zu einem U aus, sodaß jeweils zwei Öffnungen an der Sedimentoberfläche entstanden. Für die folgenden Betrachtungen gehe ich davon aus, daß U-förmige Röhren von L. conchilega nicht die Ausnahme, sondern die Regel sind.

Unter den herrschenden Versuchsbedingungen (keine Strömung) bewegt sich L. conchilega in der Röhre hin- und her. Zum Pipettieren auf der Sedimentoberfläche mittels der Tentakeln wird das Kopfende bis in das Bäumchen hinauf geschoben. Die Kiemen, am Kopfende gelegen, sind dann am Rand der Röhre deutlich erkennbar. Umgekehrt verschwindet das Tier gänzlich in der Röhre, bevor es Kotpillen an der Öffnung ausstößt, die dem Hinterende entspricht. Ein Wechsel der Orientierung in der U-Röhre konnte nur selten beobachtet werden.

3.5.2. Strömungsmessungen an Röhren von L. conchilega

Strömung wurde an U-förmigen Röhren von Lanice conchilega gemessen. Die Röhrenenden ragten 0,5 bis 2 cm über die Sedimentoberfläche hinaus. Turbulenzen im Wasser über dem Sediment stören bei L. conchilega die Messung stärker als an den meisten Öffnungen von C. subterranea, weil die Termistoren der Sonde nicht im Schutz der relativ ruhigen Grenzschicht unmittelbar über dem Boden plaziert werden können. Die Tentakelbewegung von L. conchilega verursacht zudem ein Hintergrundrauschen im Bereich von 0,01 cm·s⁻¹.

Es ergibt sich ein charakteristisches, wiederkehrendes Aktivitätsmuster (Abb. 25), welches z. B. am 7.3.1990 über 2,5 h hinweg durchgehend auftrat. Mit 0,028 cm·s⁻¹ und 95 s Dauer ist die Leistung bei einem Ereignis sehr gering. Die dabei gepumpte Wassermenge beträgt 0,12 cm³ (± 0,27 rel. Fehler) und entspricht bei 2,5 mm Durchmesser der Röhre einer Wassersäule von 2,4 cm Höhe, die während dieses Ereignisses bewegt wird. Die Pausen zwischen den Ereignissen waren am 7.3.1990 160 s lang. Damit würden 1,7 cm³ Wasser pro Stunde gepumpt, entsprechend 13 cm, der dreifachen Röhrenlänge bei diesem Individuum.

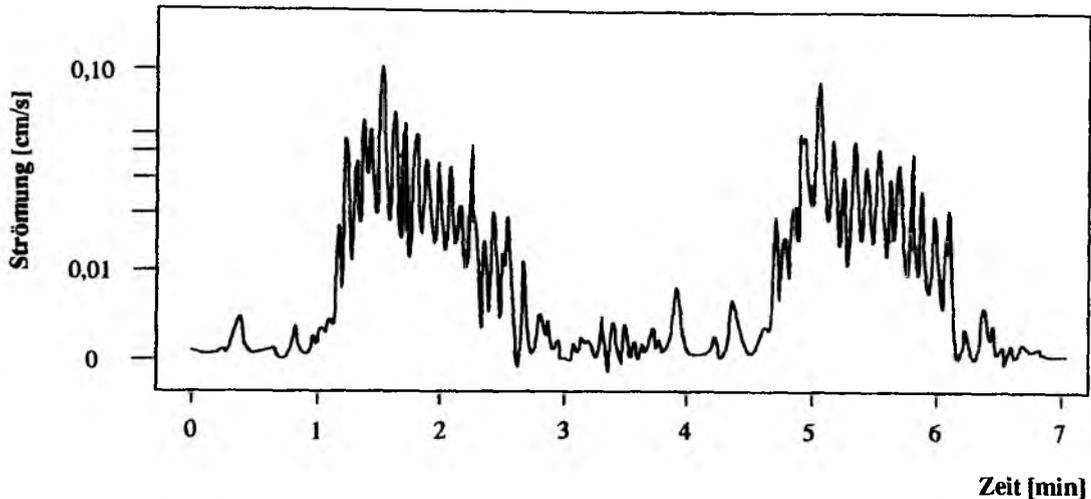


Abb. 25: Aktivitätsmuster der Strömung bei Lanice conchilega. Der Mechanismus der Strömungserzeugung ist unbekannt.

Diese Zahlen bedürfen einer kritischen Einschränkung. Die Schwierigkeit der genauen Positionierung der Sonde und das kleine Strömungssignal führen dazu, daß die tatsächliche Häufigkeit der Ereignisse nicht bekannt ist. Damit ist offen, ob es Phasen gibt, während derer L. conchilega Wasser anders bewegt, als oben beschrieben, aber $1,2 \text{ cm}^3$ alle 4 Minuten. Zudem konnten direkte Beobachtungen eines wie immer gearteten "Pumpvorganges" nicht gemacht werden. Es gibt auch in der Literatur keine Beschreibung des aktiven Pumpens für L. conchilega. Angesichts der Kiemen an den vordersten Körpersegmenten, die sich häufig unmittelbar an der Röhrenöffnung befinden, wäre solch ein Verhalten auch verwunderlich.

Es ist möglich, daß das Tier bei seinen Bewegungen in der Röhre passiv Wasser hereinzieht und hinausdrückt. Dafür spricht, daß L. conchilega den inneren Querschnitt seiner Röhre ausfüllt. Ähnlich wie ein Kolben im Zylinder wird die Bewegung des Tieres in seiner Röhre Wasser bewegen. Diese Art des Wassertransportes wird als "plug-flow" von Vogel (1981) beschrieben. Die Wassermenge, die bewegt wird, entspricht dabei der Weglänge, die das Tier (der Kolben) zurücklegt. L. conchilega braucht sich demnach nur wenige Zentimeter innerhalb seiner Röhre zu bewegen, um das aufgezeichnete Strömungssignal zu erzeugen. Dieser indirekt erzeugte Wasserfluß ("plug-flow") erscheint mir der wahrscheinlichere Mechanismus für den Eintrag von O_2 -haltigem Wasser in die Röhren von L. conchilega.

Die beschriebene Methode des Wassertransportes hätte den regelmäßigen Kontakt der Röhreninnenwände mit Sauerstoff zur Folge. Dabei würden an den Röhrenenden nur jeweils 2-3 cm der Röhrenlänge von O_2 erreicht. Dies wird durch die Beobachtung eines deutlich ausgeprägten Halo bis in 3 cm Sedimenttiefe unterstützt. Dennoch muß durch die Vermischung des Wassers innerhalb der Röhre

von L. conchilega und/oder durch größere Wassermengen, die eingetragen werden, die Oxidation der Röhre und des Sedimentes bis in den Scheitel des U hinein erreicht werden. Die zugehörige Strömung konnte hier nicht gemessen werden.

3.5.3. Verteilung und Konzentrationsänderungen von O₂ entlang der Röhren von L. conchilega

Senkrecht zur Oberfläche gemessene Profile entlang der Röhren von Lanice conchilega ergaben, daß O₂ nahe der Röhre in größerer Tiefe meßbar ist als im umliegenden Sediment (Abb.26). Während Vergleichsprofile im umliegenden Sediment eine O₂-Eindringtiefe von 3 mm anzeigen, liegt die Eindringtiefe nahe der Röhre bei 8 bis über 15 mm. Es gelang nicht, O₂-Profile bis in größere Tiefen entlang einer Röhre von L. conchilega zu messen.

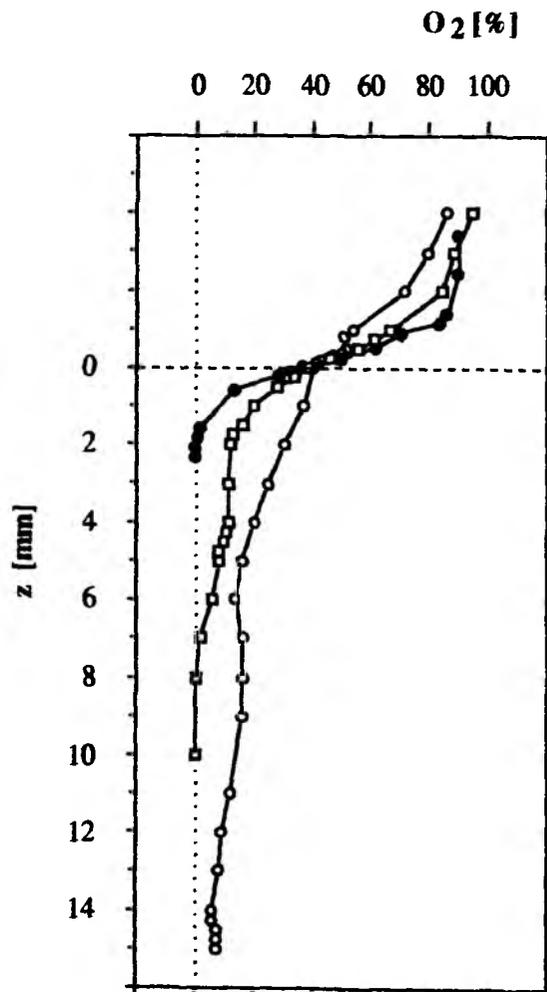


Abb.26: O₂-Profile parallel zur Röhre von L. conchilega. (○,□) Messungen mit O₂-Elektrode (Typ B) in 0,5 bis 1 mm Abstand von der Außenwand der Röhre. (●) Vergleichsprofil abseits der Röhre.

Tabelle 11: Veränderungen des Sauerstoffgehaltes in und nahe der Röhre von L. conchilega. Alle Messungen 1990. Aufgeführt sind: der Ort wie in Abb.28, die Tiefe unter der Sedimentoberfläche; der Abstand senkrecht zur Röhrenaußenwand. n: Anzahl der aufgezeichneten O₂-Konzentrationsänderungen; O₂: O₂-Konzentration vor der Änderung; ΔO₂: mittlere Ab- bzw. Zunahme von O₂, in Tab. 11b mit Standardabweichung; Dauer: mittlere Zeit mit O₂>0, in 11b mit Standardabweichung; Dauer der Messung insgesamt; Anteil der Zeiten mit O₂>0 an der gesamten Messung. Gleichzeitige Strömungsmessungen bei allen Experimenten zeigen O₂-Konzentrationsänderungen nur beim Auftreten von Strömungen.

11a: Veränderungen des Sauerstoffgehaltes im Röhrenlumen von L. conchilega.

Datum	Ort	Position Kopf	Tiefe [mm]	n	O ₂ [%]	ΔO ₂ [%]	Dauer [min] ± 1 s
6.3.	A	B	-	-	100	-0	-
7.3.	B	A	5	-	10	-0	-
7.3.	A	A	-	35	100	-75	1,5
22.3.	A	A	-	13	100	-85	1,5

11b: Veränderungen des Sauerstoffgehaltes nahe der Röhrenwand von L. conchilega

Datum	Ort	Tiefe [mm]	Abstand [mm]	[n]	O ₂ [%]	ΔO ₂ ± 1 s [%]	Dauer ± 1 s [min]	Dauer d. Messung [h]	Anteil [%]
21.3.	C	55	0,6	2	0	nicht berechnet	nicht berechnet	3,4	>70
21.3.	C	55	0,4	8	0	+4±3	12 ±9	13	12
22.3.	A	3,5	1,0	0	0	0	-	17	-
26.3.	B	13	0	6	0	12±6	13 ±6	3,5	43
26.3.	B	4	0,5	5	0	20 ±12	44 ±20	6,7	55
26.3.	B	6	0,5	15	0	4 ±3	19 ±15	24	20

Bei der Veränderung des O₂-Gehaltes in der Röhre (Tab.11a) fällt zunächst auf, daß Veränderungen nicht über der schwanzseitigen Öffnung der Röhre, sondern nur über der Tentakelkrone des Tieres gemessen werden konnten. Im Lumen der Röhre ist eine Messung aus Platzmangel dort nicht möglich, wo das Vorderende von L. conchilega sitzt. An Ort B (Tab.11a; 7.3.1990) war 1 cm unterhalb der Röhrenöffnung etwa 10% O₂, aber keine Veränderungen dieser Konzentration zu erkennen. Am 6.3. war über der schwanzseitigen Öffnung (Ort A; Tab.11a) keine Abweichung von 100% zu messen. Messungen über der Tentakelkrone hingegen zeigen Abnahmen der O₂-Konzentration um etwa 80%, die durchweg mit Strömungssignalen über derselben

Öffnung verbunden sind. Dieses Ergebnis zeigt den Ausstrom O₂-ärmeren Wassers aus dem Röhrenlumen über dem Kopfende an.

Messungen von O₂ im Sediment (Tab.11b) zeigen für alle Tiefen bis zum Scheitel einer U-Röhre Erhöhungen der O₂-Konzentration über 0% an. Eine Messung (22.3.1990) zeigt, daß trotz auftretender Strömungssignale O₂ nicht 1 mm von der Röhrenaußenwand entfernt ins Sediment eingetragen wird. Alle anderen Messungen mit Entfernungen um 0,5 mm von der Röhrenwand zeigen ein Vorkommen von O₂ mit bis zu 38% vom überstehenden Wasser. Der Anteil der Zeit, in der die Konzentration >0 ist, hängt von den erreichten O₂-Maxima ab. Dies drückt sich auch in der Dauer der Ereignisse aus. Abbildung 27 veranschaulicht den Zusammenhang zwischen der Strömung im Lumen der Röhre und dem O₂-Eintrag ins umliegende Sediment (vergl. Tab. 11b; 26.3.1990). Die hier gezeigte Veränderung von mehr als 70 Minuten Dauer wird durch 5 Strömungsereignisse hervorgerufen. Mit jeder neuen Wasserbewegung ist ein erneuter O₂-Eintrag verbunden. Diese einzelnen Pulse verschmelzen miteinander.

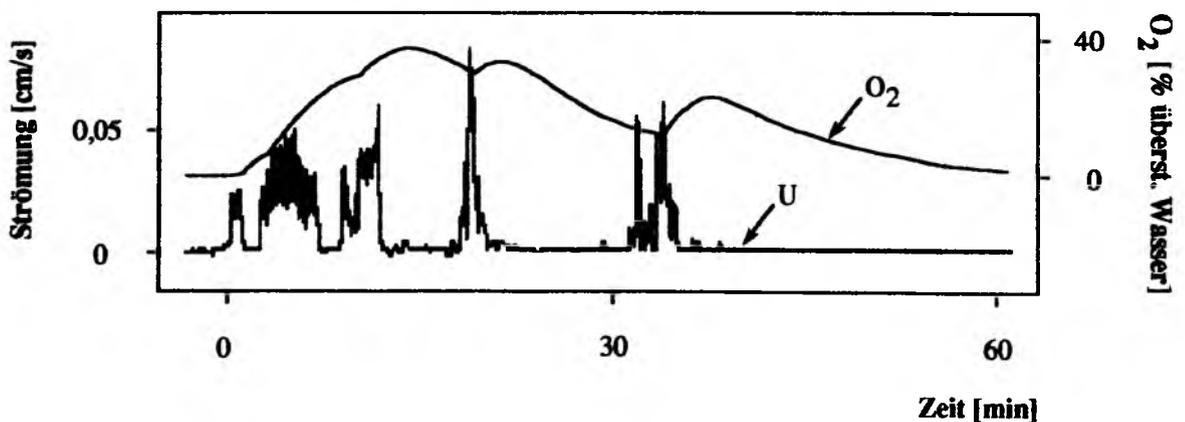


Abb.27: Veränderungen der O₂-Konzentration im umgebenden Sediment in Abhängigkeit von der Strömung im Inneren der Röhre von *L. conchilega*. Ausschnitt aus Messungen am 26.3.1990; Tab.11b. Strömungsmessung über "B" und O₂-Elektrode (Typ B) an "B" (vergl. Positionen in Abb.28).

3.5.4. Zusammenfassung der Ergebnisse an *L. conchilega*.

Weder der Mechanismus der Strömungserzeugung noch die Häufigkeit von Strömungen in der Röhre von *L. conchilega* sind in dem Maße bekannt, wie es für *C. subterranea* der Fall ist. Der Sauerstoffeintrag ins umliegende Sediment bis hinab in den Scheitel der U-förmigen Röhre setzt aber eine Wasserbewegung und Wasserdurchmischung im Inneren der Röhre voraus. Die Wassermenge, die als Strömung gemessen wurde (1-3-faches Volumen der Röhre) beeinflusst vor allem die oberen Sedimentbereiche um beide Röhrenöffnungen.

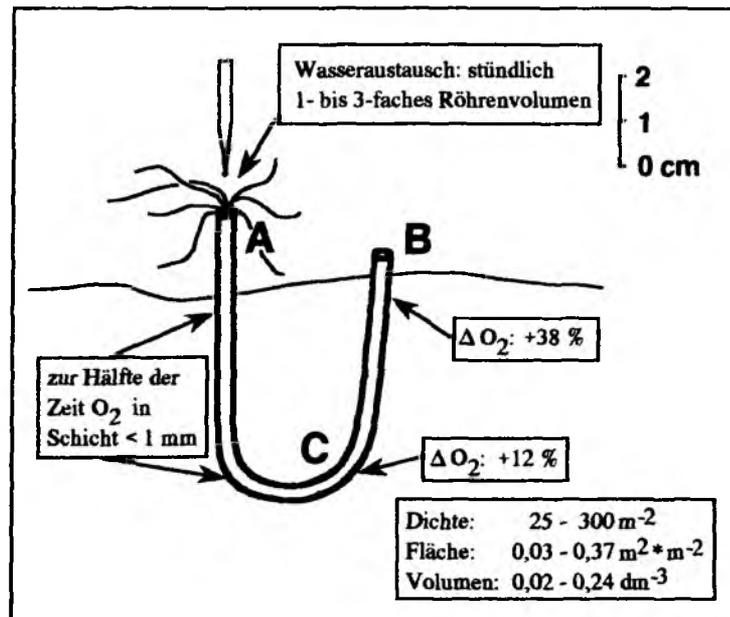


Abb.28: Übersichtsdarstellung der Ergebnisse an der für Station Schlicksandgrund typischen U-förmigen Röhren von *L. conchilega*. A,B,C bezeichnen Orte der Messungen in Tabelle 11. ΔO₂: Änderung der O₂-Konzentration in % des überstehenden Wassers.

4. Diskussion

4.1. Theorie und Interpretation des Potentials der Platinelektrode (Eh)

Wie in den vorhergehenden Kapiteln deutlich wurde, ergeben Redoxlanzen im Dauermeßbetrieb beim Vergleich mit Einstechsonden andere Ergebnisse. Der Unterschied ergibt sich bei prinzipiell gleichen Methoden offenbar nur aus der Dauer der Anwendung. Es ist daher notwendig, die theoretischen Grundlagen der Eh-Messung (Potential der Platinelektrode) zu diskutieren und die Ursache dieses scheinbaren Widerspruches darzulegen.

Seit den 40er Jahren wird das Redoxpotential in Verbindung mit Untersuchungen über die Zusammensetzung des Porenwassers und über den Austausch von gelösten Stoffen durch die Wasser-Sediment -Grenzschicht gemessen (Mortimer 1942, ZoBell 1946, Hayes et al. 1958, Froelich et al. 1979, Elderfield et al. 1981, Balzer et al. 1983). Zusammen mit pH-Messungen wurde das Redoxpotential auch früh für die Charakterisierung der Lebensbedingungen von Mikroorganismen eingesetzt (Baas-Beeking, 1955). In Wasserchemie und Geochemie hat das Redoxpotential vor allem als Größe für die Berechnung von Mineralstabilitäten und für die Klassifizierung von Sedimenten eine grundlegende Bedeutung (Stumm und Morgan 1981).

Das Redoxpotential in einer Lösung ist ein Maß für deren Tendenz, Elektronen aufzunehmen oder abzugeben. Dementsprechend charakterisiert das Redoxpotential die Lösung als reduzierend bzw. oxidierend. Für einfache Redoxreaktionen ist dies in der Nernst'schen Gleichung durch das Konzentrationsverhältnis der oxidierten und der reduzierten Komponente beschrieben. In natürlichen Lösungsgemischen, wie Seewasser eines darstellt, ist eine solche Beziehung zwischen den Konzentrationen der gelösten Ionen und dem gemessenen Potential nur selten gegeben und somit die Aussagekraft des Redoxpotentials stark eingeschränkt (Kölling 1986).

Physikalische und chemische Eigenschaften der Pt-Oberfläche

Die Schwierigkeiten gründen in der Tatsache, daß Platin, das zur Messung in natürlichen Gewässern eingesetzt wird, nicht inert ist. Hinzu kommen Probleme, die mit unterschiedlichen Beträgen der Austauschstromdichte (Bockris und Reddy 1970) und den in natürlichen Systemen immer auftretenden Mischpotentialen zusammenhängen.

Platin ist nicht inert. Die Platinoberfläche kann mit Substanzen des Seewassers reagieren. Sie ändert damit ihre Eigenschaften und kann Potentiale anzeigen, die eher den Veränderungen an der Platinoberfläche als denen in der Umgebung entsprechen (Whitfield 1974).

Große Bedeutung für die Reproduzierbarkeit und die Ansprechzeit von Redoxspannungen hat die Menge der Elektronen, die aus dem Meßmedium in die Elektrode und umgekehrt fließen. Wenn die Einstellung der Spannung erfolgt ist, sind diese

beiden Teilströme gleich groß, aber entgegengerichtet. Ihr Betrag wird Austauschstromdichte genannt [$A \cdot cm^{-2}$]. Kleine Austauschstromdichten bedeuten lange Einstellzeiten und schlechte Reproduzierbarkeit. Entscheidend ist, daß selbst bei gleichbleibendem Konzentrationsverhältnis der Redoxpartner die Verdünnung einer Lösung bereits zur Verringerung der Austauschstromdichte führt. In Substanzgemischen, wie das Porenwasser eines darstellt, treten immer gemischte Potentiale auf. Alle aktiven Redoxpaare beeinflussen die Platinoberfläche, solange sie in ausreichender Konzentration vorhanden sind und ihre Austauschstromdichte groß genug ist. Diese Kombination von Austauschstromdichte und Mischpotentialen führt dazu, daß Rückschlüsse auf ein bestimmtes Redoxpaar im Seewasser aus dem Eh nicht gezogen werden können (Balzer et al. 1983).

In O_2 -haltigen Lösungen liegt eine thermodynamisch stabile monomolekulare Oxidschicht (Pt-O oder PtO_2) auf der Platinoberfläche. Diese "Chemisorption" (Bühler und Baumann 1982) tritt bereits bei mittlerem Sauerstoffpartialdruck auf und ist schwer zu entfernen (Hoare 1968). Eine solche Elektrode ("Oxidelektrode") zeigt nur in reinen Lösungen eine Abhängigkeit vom O_2 -Partialdruck. Überschreitet die Konzentration von Verunreinigungen 10^{-10} M (Bockris und Reddy 1970), dann zeigt sie eine starke pH-Abhängigkeit und die Aussage des Eh-Wertes verliert ihre Gültigkeit. Somit wird im Meerwasser mit seiner Mischung gelöster Substanzen eine Erhöhung des Eh über +300 mV hinaus in keinem Fall eine Aussage über die Konzentration von Sauerstoff zulassen. Andererseits bedeuten Eh-Werte von etwa 300-500 mV O_2 -Konzentrationen nicht nur in Spuren (Whitfield 1974).

Ein weiterer Aspekt der Wechselwirkung von Pt mit O_2 ist hervorzuheben. Whitfield (1974) schreibt von Hinweisen, daß Sauerstoff sich in Platin löst. Bei wiederholter kathodischer Reduktion der Platinoberfläche in N_2 -gesättigter Lösung formten sich durch Diffusion aus dem Metallgitter mehrere neue monomolekulare Oxidschichten. Damit wäre beim Übergang aus sauerstoffhaltigem Wasser in reduzierte Sedimenthorizonte auch dann noch eine Oxidschicht vorhanden, wenn aus thermodynamischen Erwägungen die Platinoberfläche bereits blank vorliegen sollte.

In dem Eh-Bereich unterhalb $\sim +300$ mV zeigt die Pt-Elektrode deutlich geringere pH-Empfindlichkeit. Whitfield (1974) führt dies auf die nicht mehr vollständige Oxidschicht und den mit ihr schwindenden Charakter als "Oxidelektrode" zurück. In diesem Bereich könnte die Pt-Elektrode prinzipiell auf andere Redoxpaare reagieren. Unklarheit herrscht allerdings darüber, welche Redoxpaare das Mischpotential beeinflussen könnten. $Fe^{3+}-Fe^{2+}$ und $Mn^{4+}-Mn^{2+}$ sind wegen der hohen Austauschstromdichten geeignet. In Küstensedimenten würde aber die räumliche Auflösung einer Pt-Elektrode immer beide als Mischpotential erfassen.

Bei stark reduzierenden Systemen ist Platinsulfid (PtS) die thermodynamisch stabile Oberfläche eines Platindrahtes. Viele Messungen des Eh haben gezeigt

(Berner 1963, Whitfield 1969), daß das Potential der Platinelektrode in einem einfachen Zusammenhang mit der Aktivität des S^{2-} -Ions steht. Dieser Zusammenhang gilt für negative Potentiale; steigt der Eh über 0 mV, werden die Sulfidkonzentrationen zu gering, um potentialbestimmend zu wirken (Whitfield 1969). Die Reaktionsgeschwindigkeit für die Bildung von PtS ist offenbar klein. So stellten Hayes et al. (1958) eine viele Stunden anhaltende Drift einer Pt-Elektrode in sulfidhaltigem Schlamm eines Sees fest.

Es stellt sich die Frage, welchen Einfluß die genannten Eigenschaften der Pt-Oberfläche auf die Messungen mit Einstechsonden und Eh-Lanzen haben.

Die Einstellzeit

Ein prinzipielles Problem ergibt sich für beide Sondentypen zu Beginn der Messung (vergl. Abb.11; Mortimer 1942, Hayes et al. 1958). Die Platinoberflächen haben vor der Messung eine Oxidschicht. Diese Schicht wird während der Messung reduziert, kann jedoch eventuell auch durch O_2 -Diffusion aus dem Platindraht länger erhalten bleiben (Whitfield 1974). Das bedeutet bei jedem Schritt, mit dem die Einstechsonde ins Sediment vorgeschoben wird, höhere Potentiale als in der betreffenden Sedimenttiefe eigentlich vorliegen. Die Redoxpotentiale sind auch höher im Vergleich mit einer Eh-Lanze, die nach der Einstellzeit keine Drift mehr zeigt. Dieses Verhalten erkennt man in Abbildung 10. Dasselbe Phänomen der O_2 -Diffusion und der PtO_2 -Schicht beeinflusst auch die Eh-Lanze beim Einstechen ins Sediment. Beide Sonden verschleppen dazu Sediment von der Sedimentoberfläche in die Tiefe und verzögern so die Einstellung eines niedrigen Eh. Ein geändertes Design der Eh-Lanze könnte dies verhindern. Sonden, deren Platindrähte glatt mit der Oberfläche des Sondenkörpers abschließen (Machan und Ott 1972, Hartmann Hansen et al. 1978), zeigen z.T. deutlich kürzere Einstellzeiten (~10h) als die hier verwendeten. Zu unterscheiden ist diese Einstellzeit von der Reaktionszeit der Lanze im Dauerbetrieb.

Eh-Messung im Dauerbetrieb

Im Zusammenhang mit der Messung niedriger Redoxpotentiale wird häufig von Sulfidvergiftung gesprochen. Sulfid erniedrigt die Austauschstromdichte an der Elektrode und wirkt daher bei bestimmten Kontrollanwendungen störend (z.B. in Fermentationsprozessen). Entscheidend für die Anwendung ist, daß die Elektroden reaktionsfähig bleiben. Potentialerhöhungen, ausgehend von -170 mV auf -24 mV innerhalb von 4 Minuten, sind durch das Einspritzen von Oberflächenwasser neben der Elektrode erreichbar. Bei 2 bis 3 Stunden Kontakt mit O_2 stellen sich Eh-Werte bis zu +550 mV ein ("Oxidelektrode"), nachdem die Elektrode wochenlang ≤ -150 mV anzeigte. Auch Kohr (1976) beobachtet, daß eine Eh-Lanze trotz der Einwirkung von Sulfid reaktionsfähig bleibt. Balzer et al. (1983) setzten eine Eh-Elektrode im Dauerbetrieb im Wasser über der Sedimentoberfläche bei einem Erststickungs-experiment ein. Sie schließen aus dem raschen Anstieg des Potentials von -200 auf

+220 mV nach der Belüftung ihrer Glocken, daß (Sulfid-) Vergiftung nicht die Reaktionsfähigkeit oder Reaktionszeit der Elektrode verringert. Sie folgern auch, daß möglicherweise Mischpotentiale gefördert werden und daß sich zumindest kurzfristig typische O_2 -Potentiale über 300 mV nicht einstellen.

Was mißt die Platinelektrode ?

Die Entstehung von Mischpotentialen und der Zusammenhang mit unterschiedlichen und veränderlichen Austauschstromdichten wurde oben angesprochen. Dieses Problem existiert vor allem beim Einsatz von Einstechsonden. Die Platinoberfläche verbleibt nur kurze Zeit in jedem Sedimenthorizont. Dabei ist ihr eigener Zustand (vollständig oder teilweise Chemisorption von O_2) beim Eintritt in jede Sedimentschicht anders. Die Elektrode hat quasi eine Geschichte, die die Mischpotentialeinstellung mit beeinflusst. Dieser Effekt ist am auffälligsten, wenn ein zweites Profil gemessen wird, ohne daß die Pt-Oberfläche einige Minuten in konzentrierter HNO_3 gereinigt wurde. In solch einem Fall wird durch die Messungen in reduzierten Sedimentschichten eine reduzierende Konditionierung der Pt-Oberfläche erreicht (Bühler und Baumann 1982). Die Einstellzeit für hohe Potentiale sinkt (gegenüber einer erstmals benutzten Pt-Elektrode), und das Potential, das sich während der Ablesezeit einstellt, ist geringer als bei der ersten Messung. Das zweite Profil zeigt in den oberen Sedimenthorizonten durchweg niedrigere Eh-Werte als das erste Profil.

Diese gravierenden Einschränkungen führten nach Untersuchungen in der Landwirtschaft (Wartenburg 1935) zu der Aussage, daß Korrelationen zwischen Eh und Bodeneigenschaften auf theoretischer Basis nicht erklärbar und immer Spezialfälle sind. Andererseits ist die Messung des Eh mit Einstechsonden dazu geeignet, qualitative Änderungen im Gesamtzustand des Sedimentsystems zu erkennen. Dazu ist es unbedingt notwendig, daß alle beeinflussbaren Faktoren bei jeder Profilmessung gleich sind (Vorbehandlung der Elektrode, Ablesezeit, aber auch Voltmeter und Elektrode, vergl. Kölling 1986). Eh-Messungen sind ein "operationaler Parameter" (Whitfield 1969), können also nicht in absoluten Eh-Werten, sondern nur bei strikter Einhaltung der Meßbedingungen relativ verglichen werden. Das bedeutet, daß Messungen praktisch nur innerhalb eines Datensatzes überhaupt vergleichbar sind. Mit dieser Beschränkung konnte mit Einstechsonden der Einfluß zunehmender Verschmutzung (Pearson und Stanley 1978) und jahreszeitlicher Schwankungen im Eintrag organischer Substanz und im C-Abbau gezeigt werden (Graf et al. 1983). Sie geben außerdem einen Hinweis auf die Existenz eines Übergangsbereiches, des "suboxischen" Sedimentes, der nicht generell in Kategorien wie oxidiert oder reduziert einzuordnen ist.

Im Dauerbetrieb besteht das Problem der Potentialeinstellung nicht in dieser Weise. In den Sedimenthorizonten mit freiem O_2 oder H_2S stellen sich nach der

Angleichzeit (für die Ähnliches gilt, wie oben zu Einstechsonden aufgeführt wurde) jeweils schnell Potentiale ein, die durch relativ einfache Reaktionen der Pt-Oberfläche erklärbar sind (Whitfield 1972). Dies ist für negative Eh-Werte ein von HS^- bestimmtes Potential ($\text{SO}_4^{2-}/\text{HS}^-$ oder S^0/HS^- , nach Berner 1963, Balzer et al. 1983). Bei Anwesenheit von O_2 stellen sich Eh-Werte über 300 mV ein (Whitfield 1974, Balzer et al. 1983). Bei schnellen Veränderungen des Redoxpotentials ist aber auch die Reaktionskinetik zu berücksichtigen, die z.B. verhindert, daß das Potential sich innerhalb einer Stunde von stark reduziert (-200 mV) auf stark oxidiert (500 mV) verschiebt (Balzer et al. 1983). Auch kann es nach länger anhaltender Oxidation einzelner Pt-Drähte zu dem Phänomen eines verschleppten Angleiches an niedrige Potentiale kommen, weil O_2 erneut in und auf dem Platindraht liegt.

Die Eh-Werte der Dauermessungen müssen dementsprechend interpretiert werden. Negative Eh-Werte zeigen die Anwesenheit oder das zeitweise Auftreten von HS^- an. Sauerstoff ist oberhalb von +300 mV in "mittleren Konzentrationen" vorhanden (Whitfield 1974). Eh-Werte zwischen 0 und 300 mV zeigen entweder einen Übergang vom sulfidischen ins oxidierte System (oder umgekehrt) an oder einen echten suboxischen Bereich (Jørgensen 1988). Ein suboxischer Sedimenthorizont kann sich als Mischpotential zwischen 0 und 300 mV zeigen. Solche Potentiale werden hier nicht weiter interpretiert. Sie wurden nur sehr selten über mehrere Stunden hinweg unverändert gemessen. Meistens stellen Eh-Werte des mittleren Bereiches Übergänge dar. In den Aufzeichnungen mit stündlichen Mittelwerten aus 60 Eh-Messungen werden alle Anstiege des Potentials über die 0 mV-Grenze als Beginn eines Überganges zu voll oxidierten Bedingungen gewertet. Ein Kontakt des Pt-Drahtes mit O_2 , der u. U. nur einige Minuten dauert, kann schon aus Gründen der Kinetik (Balzer et al. 1983, vergl. oben) nicht die volle Einstellung des Gleichgewichtspotential erreichen.

Zusammenfassend läßt sich über die Einsatzmöglichkeiten der Platinelektroden im Dauermessbetrieb folgendes feststellen. Die Elektroden zeigen das Vorkommen von O_2 und H_2S an. Bei Abwesenheit von O_2 stellen sich Potentiale um -200 mV ein. Es wurden auch Eh-Werte um -250 mV gemessen. Möglicherweise zeigen diese tieferen Redoxpotentiale ein Stoffwechselgeschehen im Sediment an, das von der Sulfatreduktion dominiert wird. Inwieweit dies tatsächlich der Fall ist, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten. Ist O_2 vorhanden, so stellen sich hohe Redoxpotentiale ein (>+300 mV). Der Dauereinsatz von Eh-Elektroden eignet sich daher nicht für die Aufzeichnung von Veränderungen im suboxischen Sedimentbereich im Sinne der Messungen mit Einstechsonden. Die Methode der Dauermessung kann nur das Auftreten von H_2S bis zur Sedimentoberfläche und im Wasser darüber (das "Umkippen") anzeigen. Dauermessungen eignen sich aber sehr gut für die Aufzeichnung von Oxidationsereignissen, wie die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen. An

Bauten der Makrofauna zeigen sie, wann O_2 vorhanden ist und wann nicht. Damit geben sie Informationen über die Frequenz, mit der Oxidationsereignisse auftreten, nicht aber über die O_2 -Konzentration. Welche Redoxpotentiale sich einstellen, wenn H_2S und O_2 in Spurenkonzentrationen gleichzeitig auftreten, ist derzeit wegen der fehlenden Meßtechnik nicht zu klären.

4.2. Die Sediment-Wasser-Grenzschicht an der Sedimentoberfläche. ein vergleichsweise gleichförmiger Lebensraum

Eh: Anzeiger für kontinuierliche Übergänge oder für H_2S

Aus dem Vergleich der Eh-Dauermessungen mit Daten der Einstechsonden (Abb.10) wird deutlich, daß die Redoxmessung im Dauerbetrieb nicht dasselbe Ergebnis liefert, wie die bisher benützten Eh-Einstechsonden. Diese zeigen - abgesehen vom Mai 1989 - im Winter eine dickere oxidierte Sedimentschicht als im Sommer. Damit geben die Einstechsonden eine ökologisch sinnvolle Information. Mit steigender Temperatur wird die oxidierte Schicht durch die einsetzende Sulfatreduktion (Jørgensen 1974) und die stärkere O_2 -Zehrung (Pamatmat 1971b) dünner. Die erhöhte Aktivität der Tiere im Sommer mag einen gegenläufigen Effekt haben und durch verstärkten bioturbaten O_2 -Eintrag ins Sediment die Dicke der oxidierten Schicht vergrößern. Inwieweit dies im Mai 1989 der Fall war, kann nicht geklärt werden. Die Veränderung der Schichtdicke über das Jahr würde bei einer anderen Wahl des Kriteriums (+100 mV-Chemokline; RPD) nicht so stark erscheinen. Dieses Ergebnis weist nochmals auf den groben Charakter dieser Messung hin. All dies ändert jedoch nichts an der ökologisch sinnvollen Aussage der Methode.

Die Dauermessungen zeigen keine derartige jahreszeitlichen Veränderungen in der Dicke der Schicht mit positiven Eh-Werten (Abb.10). Sie lassen meistens sehr dicht unter der Sedimentoberfläche bereits reduzierende Bedingungen erkennen (Abb.8). Nach der Diskussion der Theorie (Kapitel 4.1.) kann diese Aussage präzisiert werden: Ergebnisse aus Eh-Dauermessungen zeigen das Vorkommen von H_2S nahe an der Sedimentoberfläche an. Es ist eine allgemeine Beobachtung, daß O_2 in Küstensedimenten nur wenige Millimeter weit eindringt (Revsbech et al. 1980, Blackburn 1987). Abbildung 8 gibt ein Beispiel für die besonders enge Verknüpfung zwischen der O_2 -Eindringtiefe und dem Auftreten positiver Potentiale. Wenn das Redoxpotential der Dauermessungen nur dann positiv ist, wenn O_2 vorhanden ist, wie die Theorie es erwarten läßt, dann sollten O_2 -Eindringtiefe und die Dicke der Sedimentschicht mit positivem Eh gleich sein. Um dies zu prüfen, wurden die Ergebnisse aus Sedimentkernen, an denen beide Messungen vorliegen, gegeneinander aufgetragen (Abb.29). Sie liegen dicht bei dem Verhältnis von 1:1 (Mittel: 0,96), das sich nach dem obigen Überlegungen ergeben müßte. Die Streuung der Werte ist angesichts der Interpolation der Eh-Werte und ungleichen Raumskalen

bei der Messung von O_2 und Eh nicht verwunderlich. Die +100 mV-Grenze wurde gewählt, um den Vergleich zu Daten von Jørgensen und Revsbech (1989) aus verschiedenen Wassertiefen in dänischen Gewässern möglich zu machen. Diese Autoren fanden ein Verhältnis der Dicken von oxidierte Schicht (gemessen mit Eh-Einstechsonden) zu oxischer Schicht von 10:1. Hieraus wird zum einen deutlich, daß die Begriffe, die aus Messungen mit Einstechsonden stammen (oxidiert, reduziert, suboxisch) nicht einfach auf Eh-Werte aus Dauermessungen übertragbar sind. Die oxidierte Schicht im Sinne von Jørgensen und Revsbech (1989) zeigt einen kontinuierlichen Übergang der Bedingungen über die obersten Sedimentzentimeter hinweg an. Im Gegensatz dazu zeigt die Grenze zwischen positivem und negativem Redoxpotentialen bei Eh-Dauermessungen das Vorkommen von H_2S bis zum O_2 hin an.

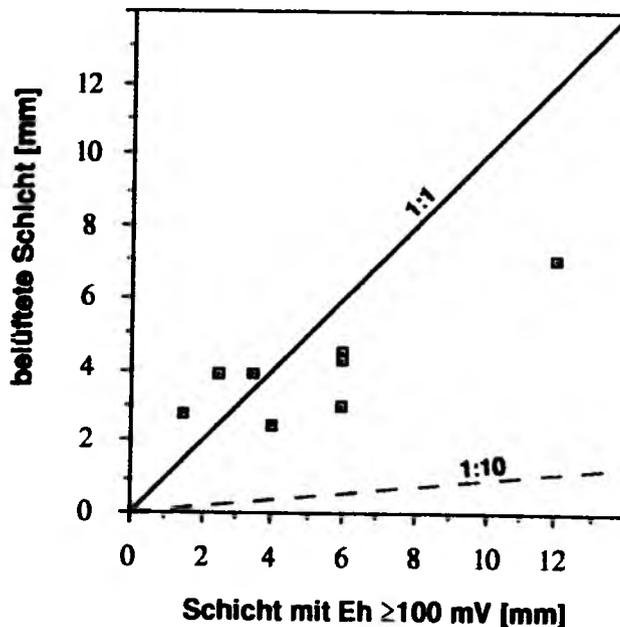


Abb.29: Vergleich der Ausdehnung der oxischen Schicht ($O_2 > 0$) und der Schicht mit $Eh > +100$ mV (Eh-Dauermessungen, Werte interpoliert) auf Station Schlicksandgrund. Alle Messungen wurden an Sedimentkernen im Hälterungsexperiment mit Eh-Lanzen und O_2 -Mikroelektroden durchgeführt. Die Gerade mit Steigung 1:1 gibt das Verhältnis für den Fall an, daß positive Eh-Werte nur in Gegenwart von O_2 auftreten. Jørgensen und Revsbech (1989) verglichen die oxische Schicht (O_2 -Mikroelektrode) mit der oxidierten Schicht (Eh-Einstechsonden). Das Verhältnis der Dicken war 1:10.

Das Auftreten von H_2S in oxischen und suboxischen Sedimenthorizonten, deren hellbraune Färbung bis in mindestens 2 cm Tiefe gegen reduzierende Bedingungen spricht, scheint widersprüchlich. In diesen Sedimenthorizonten liegen Eisen und Mangan vorwiegend in ihren oxidierten Formen vor (Reise 1985). Freies H_2S ist häufig nicht meßbar oder nur in sehr geringen Konzentrationen vorhanden

(Jørgensen 1974, Hines et al. 1982, Canfield, 1989). Aus der Abfolge der Oxidationsmittel ergibt sich, daß nachdem O_2 verbraucht ist Mn^{4+} , NO_3 , Fe^{3+} zur Oxidation der organischen Substanz genützt werden. Erst dann tritt Sulfatreduktion auf, deren aufwärts diffundierendes Endprodukt H_2S in den oberen Sedimentschichten aufoxidiert wird. Ein Zeichen dieser Oxidation von reduzierten Verbindungen (H_2S , NH_4^+) unmittelbar unterhalb der oxischen Schicht ist ein pH-Minimum, das auf Grund der Reaktionen des Karbonatsystems im Bereich der intensiven O_2 -Zehrung im Sediment erklärbar ist (Boudreau 1987, Jørgensen und Revsbech 1989). Neben diesen Befunden gibt es auch Hinweise für die Existenz von H_2S in der oxischen Schicht. So fanden Hastings und Emerson (1988) im geschichteten Wasserkörper des Cariaco Trench intensive Sulfatreduktion in einer 50 m dicken Wasserschicht mit O_2 -Konzentration von 0-5 μM . In Sedimenten des Kattegat stellten Jørgensen und Back (1991) ein typisches Maximum der Sulfatreduktion im oberen reduzierten Sediment fest. Sie fanden Sulfatreduktion ebenfalls in der oxidierten und in der oxischen Sedimentschicht, obwohl in beiden kein H_2S nachweisbar war. Aus parallelen Tracerexperimenten mit verschiedenen Schwefelverbindungen ($^{35}SO_4^{2-}$, $H_2^{35}S$, $^{35}S_2O_3^{2-}$) folgern die Autoren, daß der überwiegende Anteil des gebildeten H_2S im Sediment zu Thiosulfat und elementarem Schwefel oxidiert wird, und daß die Diffusion von H_2S zu einer Grenzfläche diese Oxidation nicht erklären kann.

Vor diesem Hintergrund ist es durchaus möglich, daß H_2S bereits an der Grenze zwischen oxischem und anoxischem Sediment das Potential der Platin-oberfläche bestimmt.

Eisen ist in vielen marinen Sedimenten das Metall mit den höchsten Konzentrationen. Das Vorkommen von Eisen in verschiedenen Oxidationsstufen und Verbindungen wird durch das Zusammenwirken von bakteriell vermittelten und rein chemischen Reaktionen kompliziert (Balzer 1982, Hines et al. 1984). Um Eisen in seinen unterschiedlichen Verbindungen in der Festphase zu messen, muß es zunächst extrahiert werden. In verschiedenen Untersuchungen werden unterschiedliche Extraktionsmittel eingesetzt, mit der Konsequenz, daß aus dem Spektrum der Fe-Verbindungen jeweils ein unterschiedlicher Teil analysiert wird. Daher sind die Konzentrationen nicht direkt vergleichbar. Amorphes Fe(III), wie es in dieser Arbeit gemessen wurde, tritt nur in den obersten Sedimentschichten auf. Lovley und Phillips (1987) fanden es bis zu 1 cm Tiefe im Brackwassersediment des Potomac River. In der vorliegenden Untersuchung wurde es ebenfalls nur etwas mehr als 1 cm tief nachgewiesen. Die geringe Sedimenttiefe, bis zu der amorphes Fe(III) auftritt ist auffällig, da andere Untersuchungen "leicht extrahierbare" Fe-Fractionen bis in viele Zentimeter Tiefe nachweisen (Lovley und Phillips 1987, Canfield 1989). Die Konzentration des amorphen Fe(III) ist vergleichsweise gering. Ausgedrückt in % des

Sedimenttrockengewichtes liegt die höchste Konzentration in der Sedimentoberfläche (0-2 mm) bei 0,28% und die mittlere Konzentration bei 0,13%. Hieraus läßt sich schließen, daß amorphes Fe(III) nur einen sehr kleinen Teil der Eisenmenge ausmacht, die Redoxvorgänge, Färbung und Porenwasserchemie im Sediment beeinflusst.

Die hier angewandte Methode erfaßt nach Angaben von Lovley und Phillips (1986a, 1986b) solche oxidierten Eisenverbindungen, die für anaerobe mikrobielle Reduktion verfügbar sind (fast ausschließlich Ferrihydrit und wenig kristalline, "amorphe" Fe(III)-Verbindungen). In meiner Arbeit werden die Fe(III)-Werte zur Charakterisierung von Grenzsichten benützt. Diese Bereiche mit amorphem Fe(III) müssen mittelbar (über NO_3 oder Mn^{4+}) oder unmittelbar mit O_2 in Kontakt stehen, da sie sonst nicht gebildet würden. Die Reduktion von amorphem Fe(III) ist eine Möglichkeit der Übertragung von Oxidationsäquivalenten auf tiefer gelegene, anoxische Sedimentschichten. Diese Rolle wird Eisen und Mangan generell zugeschrieben (Jørgensen und Fenchel 1974, Aller und Rude 1988, Canfield 1989, Jørgensen und Back 1991).

Der O_2 -Fluß an der Sedimentoberfläche

Aus der Sicht derjenigen Disziplinen der Meeresforschung, die sich vor allem mit Prozessen im offenen Wasser beschäftigen (Ozeanographie, Planktologie), ist das Sediment die untere Begrenzung des Pelagial. Damit verbunden ist z. B. bei der Betrachtung von Nährsalzflüssen die Vorstellung, daß die aus dem Abbau organischer Substanz freigesetzten Nährsalze über die Sediment - Wasser - Grenzschicht dem Meerwasser wieder zugeführt werden. Auch die Betrachtung des Flusses von Sauerstoff ins Sediment und sein Verbrauch zur Oxidation organischer Substanz gehen zunächst von der Sedimentoberfläche als einer horizontalen Grenze aus. Bei der Messung von Raten der Nährsalzfreisetzung und der O_2 -Zehrung ist es daher ein möglicher Ansatz, die zeitliche Veränderung der Konzentrationen in einem abgeschlossenen Wasserkörper zu messen (Pamatmat 1971, Balzer 1984). Einen alternativen Ansatz bietet die Berechnung der Nährsalzflüsse aus Konzentrationsgradienten, die nahe der Sedimentoberfläche bestimmt werden (Berner 1980, Emerson et al. 1984).

Die Entwicklung von O_2 -Mikroelektroden (Revsbech et al. 1980) und die Möglichkeit, Sauerstoff im Sedimentgefüge mit hinreichender räumlicher Auflösung zu messen, hat im letzten Jahrzehnt zu einer zunehmend differenzierten Betrachtung des Transportvorganges von O_2 durch die Sediment - Wasser - Grenzfläche hindurch geführt. Die O_2 -Flüsse werden meistens aus dem steilsten Konzentrationsgradienten an der Sedimentoberfläche errechnet. Dies geschieht, wie in dieser Arbeit, unter Anwendung des Ersten Fick'schen Gesetzes (Berner 1980). Selbst bei einer

Sedimentoberfläche, die durch Makrofaunastrukturen unbeeinflusst ist, beschreibt ein solcher Ansatz den O_2 -Fluß nicht ausreichend. Mehrere Gründe existieren hierfür.

Die Porosität geht im Quadrat in die Berechnung des Diffusionskoeffizienten für Sedimente ein. Andrews und Hargrave (1984) untersuchten feinskalig (1-mm-Schichten) Silikat- und Porositätsprofile im Emerald Basin (Nova Scotia) und fanden starke Gradienten in den obersten 1-3 cm des Sedimentes. Sie folgern, daß Größen wie der Diffusionskoeffizient, die direkt von der Porosität abhängen, im selben Maße wie die Porosität in der Oberflächenschicht abnehmen. Ihr Vergleich der mittleren Porosität aus 1-mm-Schichten (längs halbiertes Sedimentkern im tiefgefrorenen Zustand in Schichten zersägt; 71,9 % H_2O) mit der Porosität dickerer Sedimentscheiben (zweite Hälfte desselben Kernes; 70,0 % H_2O) zeigt eine hervorragende Übereinstimmung. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit weisen ebenfalls einen steilen Gradienten im Wassergehalt unmittelbar unter der Sedimentoberfläche nach. Die Sauerstoffgradienten an der Station Schlicksandgrund vom 22.5.1989 (Abb.7) wurden mit $\Phi = 0,7$ für den obersten halben Zentimeter berechnet. Es liegen keine feinskaligen Porositätsprofile für diese Messung vor. Sollte die Porosität bis zu 0,9 betragen (im November 1989 gemessen), würde das den berechneten O_2 -Fluß um 65% erhöhen. Auch die Arbeit von Revsbech et al. (1986) belegt hohe Porositäten unmittelbar unter der Sedimentoberfläche. Sie untersuchten den effektiven Diffusionskoeffizienten (D_s) mit O_2 -Mikroelektroden an abgetöteten Sedimentkernen ($HgCl_2$). Dabei wurde der Anstieg der O_2 -Konzentration im zunächst anoxischen Sediment gemessen, nachdem das anoxische Wasser über dem Sediment gegen O_2 -haltiges Wasser ausgetauscht worden war ("constant source"-Ansatz, Duursma und Hoede 1967). Dieser Ansatz ergibt mit einer Auflösung von 0,1 mm Sedimentdicke einen konstanten Diffusionskoeffizienten innerhalb der obersten 1,4 mm. Die Porosität, die sich aus dem Vergleich von D_s mit dem Diffusionskoeffizienten für das überstehende Wasser (D_0) bei diesen Autoren ergibt, liegt bei 84 %. Ich schließe daraus, daß $\Phi = 0,9$ die Obergrenze für die Porosität auf Station Schlicksandgrund ist.

Die Sedimentoberfläche wird idealisiert als horizontale, ebene Fläche angesehen. Die Senken und Erhebungen der realen Sedimentoberfläche machen die effektive Fläche, durch die hindurch der O_2 -Fluß stattfindet, größer. In der Bucht von Aarhus (Dänemark) fanden Gundersen und Jørgensen (1990) bei Untersuchungen der Mikrotopographie der Sedimentoberfläche in 15 m Wassertiefe, daß die effektive Oberfläche um 88 % größer ist als die horizontal ebene Fläche. Die Mikrotopographie hat einen weiteren Effekt, der mit zunehmender Strömung über dem Sediment größer wird. Sie beeinflusst die Dicke der Bodenwassergrenzschicht (diffusive boundary layer, DBL), die sich an die Topographie der Sedimentoberfläche anschmiegt. Die Messung eines O_2 -Gradienten in der Vertikalen unterschätzt den tatsächlich existierenden Gradienten in der "schräg" stehenden Bodenwasser-

grenzschicht. Der Fehler wird mit zunehmender Strömungsgeschwindigkeit größer. Durch Oberflächenvergrößerung und steilere Gradienten rechnen Gundersen und Jørgensen (1990) mit einem 2,5-fachen O₂-Fluß gegenüber einer Berechnungsmethode, wie sie in dieser Arbeit vorgenommen wurde. Bei einer ähnlichen Berechnung fanden Jørgensen und Des Marais (1990) in einem Salzsee eine Erhöhung des O₂-Flusses um 49 % bei nur 0,4 cm·s⁻¹ Strömung über der Sedimentoberfläche, die mit Bakterienrasen ("microbial mats") überzogen war. Die Notwendigkeit, während der Messungen der O₂-Aufnahme das Wasser über dem Sediment in Bewegung zu halten, ist lange bekannt (Pamatmat 1971a, Zeitzschel und Davies 1978, Bowmann und Delfino 1980, Boynton et al. 1981). Wie die Bodenwassergrenzschicht in diesem Zusammenhang den O₂-Transport beeinflusst, ist noch nicht geklärt.

Auch eine Erhöhung des Austauschkoeffizienten durch die Bioturbation der Meiofauna ist nicht auszuschließen. Die Röhren des Nematoden Ptycholaimellus ponticus haben einen Durchmesser von nur 50 µm (Nehring et al. 1990). Diese Tiere leben nahe der Sedimentoberfläche und würden zusätzlichen Sauerstoff in einen Sedimenthorizont eintragen, der bereits oxisch ist. Es ist demnach durchaus möglich, daß der Einfluß so kleiner Strukturen wie der Röhren von Nematoden in O₂-Mikroprofilen nicht erkennbar würde.

Alle bisher genannten Effekte würden den O₂-Fluß erhöhen. Wie sie zusammen wirken, ist nicht bekannt. Die einzelnen Erhöhungen des O₂-Flusses können aber sicherlich nicht einfach addiert werden. In Tracerexperimenten mit Br⁻ fand Kitlar (1991) an vergleichbaren Sedimentoberflächen der Station Schlicksandgrund eine Erhöhung der Austauschraten um 30% gegenüber dem molekularen Transport, in guter Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Jørgensen und Des Marais (1990).

Im folgenden werden die gemessenen O₂-Flüsse mit Literaturdaten verglichen. In der südlichen Nordsee wurde in den letzten Jahren die Sauerstoffzehrung an vergleichbaren Sedimenten von zwei Arbeitsgruppen gemessen (Hickel et al. 1989, deWilde et al. 1984). Die Sauerstoffzehrung des Sedimentes am Oyster Ground liegt nach Angaben von de Wilde et al. (1984) im Sommer (T=10-14°C) durchschnittlich bei 363 µmol O₂ m⁻²h⁻¹. Dieses Sediment ist in der Zusammensetzung der Korngrößen und nach dem Vorkommen von Makrofauna, insbesondere Callianassa subterranea, dem Sediment der Station Schlicksandgrund sehr ähnlich (Witbaard und Duineveld 1989). Hickel et al. (1989) untersuchten Stationen in der südöstlichen Nordsee entlang der Halbinsel Jütland. Für diese Sedimente gibt es bis auf eine Station westlich von Helgoland keinen Nachweis für ein Vorkommen von C. subterranea. Die von den Autoren aufgeführten Zehrungsraten vom Juni 1985 (T=10°C) für fein-sandige Sedimente liegen zwischen 313 und 560 µmol O₂ m⁻²·h⁻¹ (9 Mittelwerte aus jeweils 6 Einzelmessungen). An der Station Schlicksandgrund ergibt

sich aus O_2 -Gradienten ein O_2 -Fluß von $275 \pm 16 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, wenn angenommen wird, daß ausschließlich molekulare Diffusion den Transport von O_2 über die Grenzfläche antreibt. Diese Annahme ist zumindest im Sommer, wenn wegen der aktiven Makrofauna erhöhte Austauschraten gemessen werden (Rutgers van der Loeff et al. 1984, Balzer et al. 1987), nicht vertretbar. Die Sedimentoberfläche, in der auf Station Schlicksandgrund O_2 -Mikroprofile gemessen wurden, war nicht erkennbar von Makrofauna beeinflusst, so daß diese hier nicht der Grund für eine Erhöhung des Austauschkoeffizienten sein kann. Nach der vorhergehenden Diskussion ist anzunehmen, daß andere Faktoren zu einer Erhöhung des O_2 -Flusses führen. Zum Vergleich mit Daten aus Zehrungsexperimenten, die immer unter leichter Bewegung der überstehenden Wassersäule durchgeführt werden, wird der molekulare O_2 -Fluß um 30 % erhöht. Der resultierende Fluß von $360 \pm 21 \mu\text{mol} O_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ stimmt mit den Angaben von de Wilde et al. (1984) und Hickel et al. (1989) sehr gut überein. Es zeigt sich, daß auch an der von Makrofauna ungestörten Sedimentoberfläche der O_2 -Transport den rein molekularen Fluß übersteigt.

An der Station Schlickgrund wurden O_2 -Gradienten gemessen, die den Einfluß von flockigem, organischen Material welches auf der Sedimentoberfläche liegt nahelegen. Gründe hierfür wurden bereits in Kapitel 3.1. aufgeführt. Während der Zeit der O_2 -Messungen an Bord (22.5.1989) untersuchte Riebesell (1991) die Aggregatbildung während einer Diatomeenblüte westlich von Helgoland. Er fand das Maximum der Frühjahrsblüte am 9. Mai. Bis zum 19.5.1989 war der größte Teil der Diatomeenblüte aus der Wassersäule verschwunden. Dieses Material könnte in Anbetracht der vorherrschenden Transportwege im Bodenwasser (Reid et al. 1988) und der Nähe der Stationen zueinander für die Beobachtungen bei der O_2 -Messung verantwortlich sein. Der größte molekular bedingte O_2 -Fluß ($680 \mu\text{mol} O_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) könnte aus denselben Gründen, wie sie für die Werte der Station Schlicksandgrund gelten, um bis zu 30% höher und also bei $884 \mu\text{mol} O_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ liegen. Diese Zahl beruht nur auf der Messung eines einzigen O_2 -Gradienten und ihr sollte daher nicht zuviel Gewicht beigemessen werden. Die Untersuchungen von Hickel et al. (1989) enthalten keine O_2 -Messungen vom Schlickgrund; vergleichbare Stationen in der Deutschen Bucht gibt es nicht (Eisma und Irion 1988). Höhere Zehrungsraten sind bei Sedimenten mit höherem C_{org} -Gehalt, wie dies bei Station Schlickgrund der Fall ist, zu erwarten (Pamatmat 1971b).

4.3. Die Sediment-Wasser-Grenzschicht an Gängen und Röhren der Makrofauna

Tiere, insbesondere Vertreter der Makro-Infafauna, durchbrechen die horizontale Schichtung des Sedimentes durch die Konstruktion von Röhren und Gängen, die weit in anoxische Sedimenthorizonte hinabreichen können. Diese Strukturen schaffen

"sekundäre" Oberflächen. Wenn solche Oberflächen mit O₂-haltigem Wasser in Kontakt stehen, kann sich dieselbe Abfolge von oxischem zu anoxischem Sediment ergeben, wie an der Sedimentoberfläche. Somit können die sekundären Oberflächen als Vergrößerung der (primären) Sedimentoberfläche betrachtet werden (Hylleberg und Henriksen 1980, Aller und Yingst 1985).

Die Struktur der Gangsysteme von *C. subterranea* und *L. conchilega*

In der vorliegenden Untersuchung wurde für die Bauten von *C. subterranea* auf der Station Schlicksandgrund eine sekundäre Oberfläche von 1,6 m²·m⁻² berechnet. Die Zahl stimmt mit einer entsprechenden Abschätzung von Witbaard und Duineveld (1989; 1,5 m²·m⁻²) für die *C. subterranea*-Population auf dem Oyster Ground überein. Diese Autoren halten ihre Angabe für eine Unterschätzung der *in-situ* vorhandenen Gangoberfläche, da insbesondere große Tiere bei der Laborhaltung kleinere Gangsysteme konstruieren als *in-situ*. Die Tiere konnten während mehrerer Monate in 5 l Sedimentvolumen ihre Bauten konstruieren (Witbaard und Duineveld 1989). Ein Individuum mit mehr Platz und Zeit (20 l; 7 Monate) konstruierte einen Bau mit 4,5-fach größerer Oberfläche (680 cm²) als Individuen vergleichbarer Größe mit weniger Platz. Dies entspricht meinen Beobachtungen. Einem adulten Tier kann die Konstruktion von etwa 750 cm² (300x0,8x3,14) sekundäre Oberfläche zugeschrieben werden. Die höhere Abundanz auf dem Oyster Ground (52 Ind·m⁻²), im Vergleich mit 21 Ind·m⁻² südlich von Helgoland, führt zu den ähnlichen Zahlen bei der Angabe der sekundären Oberflächen für die Populationen. Es ist aus diesen und anderen Gründen (Juvenile nicht berücksichtigt) anzunehmen, daß die Zahlen von Witbaard und Duineveld (1989) die *in-situ*-Situation um bis zu einem Faktor 2 unterschätzen.

Die Form des Baues und seine Gliederung in Höhlen, Gänge, Hügel und Trichter ist in Übereinstimmung mit den Beschreibungen von Lutze (1938), Witbaard und Duineveld (1989) und Schäfer (1962). Aus einer vergleichenden Literaturübersicht über die *Thalassinidea* (Dworschak 1983) läßt sich entnehmen, daß diese Form der Bauten unter den bekannten *Callianassidae* vorherrscht. Zwei oder mehrere Öffnungen an der Sedimentoberfläche sind üblich. Einige Arten, wie *C. kraussi* oder *C. major*, bauen aber nur eine Öffnung oder legen extrem lange, blind endende Gänge an (*Axius serratus*; *Axiidae*). Die maximale Tiefe der Konstruktionen liegt bei vielen Arten bei 60 - 100 cm. Größere Arten wie *Thalassinia anomala*, *C. major* oder *Axius serratus* graben 240, 500 bzw. >300 cm tief ins Sediment. Fast alle *Thalassinidea* bewohnen ihren Bau allein. Eine Ausnahme ist *C. affinis*, wo mehrere Individuen einen Bau bewohnen, und die Arten *C. californiensis* und *C. major*, die Verbindungen, unter den einzelnen Bauten herstellen (Dworschak 1983). Aus dieser Übersicht wird deutlich, daß die Geometrie der Gänge von Art zu Art sehr unterschiedlich sein kann. Die Geometrie hat entscheidenden Einfluß auf die Wasserbewegungen innerhalb des Baues. Bauten mit mehrfachen Öffnungen lassen

Wasserströme in verschiedenen Richtungen durch das Gangsystem zu. Bei nur einer Öffnung wird ein Durchstrom schwerer. Für blind endende Gänge gilt Gleiches. Dabei ist es zunächst gleichgültig, ob der Bewohner des Baues die Strömung erzeugt oder ob diese durch Strömungen im freien Wasser über dem Sediment erzeugt wird (Vogel und Bretz 1972, Ray und Aller 1985).

Die Gangwandung hatte weder eine sichtbare Auskleidung, noch gab es Anzeichen für ein Verkleben der Sedimentpartikel, wie Lutze (1938) es für Bauten von C. subterranea in Sandsedimenten, nicht aber in Schlicksand beschreibt. C. subterranea kommt in Sandsedimenten mit weniger als 10% Feinanteilen nicht vor (Adema et al. 1982). Nach Türkay (pers. Mitteilung) war die Art, die Lutze als C. subterranea beschrieb und untersuchte, wahrscheinlich zum Teil C. tyrrhena. Diese Art wiederum kleidet Teile des Baus aus, insbesondere senkrechte Stollen und die obere Hälfte der waagerechten Gänge (Dworschak 1983). Die einzige Art, die nachweislich die Sandkörner der Innenwandung mit einem Mucopolysaccharid verkittet, ist Upogebia pugettensis (Thompson 1972). Die Verwendung eines ähnlichen Sekretes ist also prinzipiell bei C. subterranea nicht auszuschließen.

Das Gangsystem von C. subterranea und mit ihm das vieler verwandter Thalassinidea ist insofern untypisch, als es nicht den U-förmigen oder aus mehreren U's zusammengesetzten Verlauf der Gänge aufweist, die von vielen röhrenbewohnenden Vertretern des Benthos konstruiert werden. Die in der vorliegenden Arbeit untersuchte Art Lanice conchilega ist ein Vertreter mit U-förmig verlaufenden Röhren. In den Flachwasserbereichen von Wattenmeer und Wesermündung hat diese Art allerdings senkrechte Röhren (Buhr 1976). Die Abundanz übersteigt dort aber den hier gefundenen Wert bis zu 30 mal ($>10000 \text{ Ind}\cdot\text{m}^{-2}$).

Die folgende Tabelle (Tab. 12) führt die Größe der sekundären Oberflächen von Röhren und Gängen einiger Tierarten auf. Sie zeigt, daß die beiden hier untersuchten Arten diesbezüglich keine Besonderheit darstellen. Es zeigt sich aber auch, daß die Angaben verschiedener Autoren über die Ausdehnung der sekundären Oberflächen einer Art (Nereis virens) sehr unterschiedlich sein können. Meist ist über diesen Aspekt der Biologie sedimentbewohnender Arten wenig bekannt.



Tabelle 12: Abundanz, Größe der sekundären Oberflächen und Volumen der Bauten von Infauna einiger Tierarten nach den Untersuchungen verschiedener Autoren. * kennzeichnet Zahl, die aus den Angaben der Autoren errechnet wird.

Artname	Literatur	Abundanz [Ind.·m ⁻²]	sek. Oberfläche [m ² ·m ⁻²]	Volumen [dm ³ ·m ⁻²]
<i>C. subterranea</i>	Witbaard & Duineveld (1989)	54	1,5	6
<i>C. subterranea</i>	diese Arbeit	21	1,6	3,2
<i>Upogebia pusilla</i>	Dworschak (1981, 1983)	87	5	11
<i>Lanice conchilega</i>	diese Arbeit	300	0,37	0,24
<i>Nereis diversicolor</i>	Reise (1981)	1000	2,2 *	
<i>N. virens</i>	Reise (1981)	90	0,9	
<i>N. virens</i>	Kristensen (1988)	700	1,5	0,66 *
<i>Ptycholaimellus ponticus</i>	Nehring et al. (1990)	4·10 ⁶	5-12 *	0,12-0,30 *

Der O₂-Eintrag in die Gangwandungen ist artspezifisch

Für die Bewohner der Bauten gibt es zwei Gründe, Wasser zu pumpen: Stoffwechselbedarf und Nahrungserwerb.

Dem Nahrungserwerb dienen starke Strömungen, die von Filtrierern in ihrer Röhre erzeugt werden. *Nereis diversicolor* und *Chaetopterus variopedatus* erzeugen regelmäßige Wasserströme durch ihre Röhren, wobei sie suspendiertes Material in Schleimnetzen aus dem Wasser filtern. Ein Individuum von *C. variopedatus* pumpt 500 cm³·h⁻¹, entsprechend 25 - 50 l Wasser pro ml eigenem O₂-Verbrauch (Riisgård 1989). Damit pumpt diese Art mehr als das 100-fache des O₂-Eigenbedarfs mit dem Filtrierstrom durch ihren Röhre. *Nereis diversicolor*, der etwa 450 cm³·h⁻¹ pumpt, erreicht über 40 l Wasser pro ml eigenem O₂-Verbrauch (Riisgård 1991), 200-fache O₂-Menge gegenüber dem Eigenbedarf. Nach Jørgensen (1975) muß ein Filtrierer für den Nahrungserwerb mehr als 10 l Wasser pro ml O₂-Eigenverbrauch pumpen, um einen Nettogewinn an Energie zu erreichen. Durch diesen stetig eingetragenen gewaltigen Überschuß an O₂ sollte im Lumen der Röhren filtrierender Arten praktisch immer die O₂-Konzentration des überstehenden Wassers anzutreffen sein. Messungen, die die O₂-Verteilung in Röhren von diesen Arten zeigen, sind mir nicht bekannt. Es läßt sich aber ableiten, daß der O₂-Fluß sich an diesen Grenzflächen, wie an der Sedimentoberfläche, im "steady-state" befindet. Verändert wird die Situation durch die organischen Substanzen, die sowohl von *N. diversicolor* als auch von *C. variopedatus* als Auskleidung der Röhren abgeschieden werden und zu stärkerer Besiedelung durch Bakterien und steileren O₂-Gradienten führen.

Eine andere Situation existiert bei denjenigen Arten, die zum Nahrungserwerb nicht auf einen Wasserstrom angewiesen sind. Einen solchen Fall stellt C. subterranea dar. Baumorphologie und Beobachtungen der Tiere führen Witbaard und Duineveld (1989) zu dem Schluß, daß diese Art sich als Substratfresser ernährt, wobei die genaue Nahrungsquelle bisher ungeklärt ist. Die Beobachtungen während meiner Arbeit haben gezeigt, daß C. subterranea Sediment unterschiedlicher Herkunft gezielt an bestimmten Orten des Baus ablegt. Eventuell wird sogar Oberflächenmaterial aus der Trichterwand mit anoxischem Sediment aus der Tiefe gemischt. C. subterranea sortiert das Sediment vor der Ingestion. Witbaard und Duineveld (1989) fanden einen 3-4-fach höheren Anteil kleiner Partikel (<50 µm) im Kot der Tiere, der nach meiner Beobachtung im Bau an bestimmten Stellen konzentriert verbleibt. All dies läßt keine endgültigen Schlüsse zu, spricht aber für eine Aufbereitung des organischen Kohlenstoffes aus dem Sediment im Sinne des "gardening".

C. subterranea muß O₂ aufnehmen und Stoffwechselendprodukte, vor allem NH₄⁺, abgeben. Koike und Mukai (1983) untersuchten zwei verwandte Arten und fanden im ausströmenden Wasser bis zu 20 mal höhere NH₄⁺-Konzentrationen als im überstehenden Wasser. Witbaard und Duineveld (1989) konnten nur bei einer Messung eine Erhöhung der NH₄⁺-Konzentration feststellen. Die Tatsache, daß einige thalassinide Krebse unter hypoxischen und anoxischen Bedingungen leben können, ist gut belegt (Pritchard und Eddy 1979, Zebe 1982). Die Untersuchungen gehen dabei auf Bedingungen ein, denen Arten im Eulitoral während der Ebbe ausgesetzt sind. C. californiensis wird dabei stundenlanger Anoxia ausgesetzt, die die Art durch herabgesetzte Stoffwechselraten und spezielle metabolische Anpassungen erträgt. Artsspezifische Unterschiede im Aufbau des Hämocyanin, im Glycogenvorrat, und den Bohreffekt betreffend wurden gefunden (Taylor und Spicer 1987). Für C. subterranea liegen keine Untersuchungen vor. Die vorliegende Arbeit zeigt aber, daß die Tiere sich überwiegend (94 % der Zeit während einer Stunde) in Gängen mit keinem oder geringem O₂-Vorkommen aufhalten. Langzeitprotokolle ergeben, daß dieses Verhalten tagelang zu beobachten ist, so daß C. subterranea nur relativ kurz (18 % der Zeit) während der Irrigationsphasen O₂-Konzentrationen >20 % des überstehenden Wassers ausgesetzt ist. C. subterranea muß einen Stoffwechsel betreiben, der es erlaubt, trotz der sehr kurzen O₂-Aufnahme (2-3 Minuten) über viele Tage grabend tätig zu sein (Witbaard und Duineveld 1989, diese Arbeit). Die Tatsache, daß dem Tier dies im Labor ohne zusätzliche Futterquellen über 1 Jahr lang möglich war, macht einen Laboreffekt unwahrscheinlich. Daher ist anzunehmen, daß C. subterranea auch in situ auf die beobachtete Weise leben kann. Die Pumpraten sind im Vergleich mit anderen nicht filtrierenden Sedimentbewohnern sehr gering.

Die Messungen der Strömung an Bauten von Lanice conchilega sind aus einem anderen Grund von Bedeutung. Diese Art lebt als Filtrierer und Substratfresser (Buhr, 1976) und ist daher nicht auf die Erzeugung eines Wasserstromes angewiesen. Die Atmung erfolgt im freien Wasser, da die Kiemen der Tiere am Kopfende liegen, welches sich die meiste Zeit über dem Röhrenrand befindet. Aus der Literatur ist mir keine Beschreibung eines aktiv erzeugten Wasserstromes für Lanice conchilega bekannt. Ausgehend von den Messungen der Strömung und der Diskussion in Kapitel 3.5.2. scheint L. conchilega indirekt durch aktive Kriechbewegungen in der Röhre einen Wasserstrom zu erzeugen. Dieser Prozess steht im Gegensatz zur passiven Ventilation von Gängen durch die Strömung im überstehenden Wasser (Vogel und Bretz 1972, Ray und Aller 1985). Insofern könnte L. conchilega ein Beispiel für viele Tiere sein, die sich entsprechend ernähren und in Röhren leben. Dies sind vor allem kleinere Polychaeten, für die keinerlei Ergebnisse zu Strömungen in den Bauten vorliegen. Aber auch röhrenbauende Nematoden würden, falls sie O₂ in ihre Röhren eintragen, erheblichen Einfluß auf das Sediment haben. Wie das Beispiel Ptycholaimellus ponticus zeigt, kann die sekundäre Oberfläche von Röhren dieser Art in Prielen des Wattenmeeres >5 m²·m⁻² werden (Nehring et al. 1990, Tab. 11).

Die bisher diskutierten Aspekte zeigen, daß sowohl die Biologie der Tiere (O₂-Bedarf, Pumprate, Bewegung im Bau) als auch die Morphologie ihrer Gänge (sekundäre Oberfläche, Volumen) den advektiven Eintrag von O₂ mit dem überstehenden Wasser entscheidend beeinflussen

Die oxische Schicht an Makrofaunabauten pulsiert, der O₂-Fluß dort ist nicht im "steady state".

Die O₂-Messungen in der vorliegenden Arbeit zeigen, daß die Eindringtiefe von O₂ senkrecht zur Gangwandung sehr gering ist. An den Röhren von L. conchilega konnte in 1 mm Abstand von der Außenwand kein O₂ nachgewiesen werden. In 0,4 und 0,5 mm Abstand waren die maximalen O₂-Konzentrationen 4% des überstehenden Wassers. Bei C. subterranea ist die Eindringtiefe in den Gangbereichen verschieden, weil im Lumen der Gänge unterschiedliche O₂-Konzentrationen erreicht werden. Nahe der Sedimentoberfläche, wo bei der Erzeugung des Atemwasserstromes im Lumen des Ganges die höchste O₂-Konzentration erreicht wird, erreicht die O₂-Konzentration in 0,2 mm Abstand von der Gangwandung 80 % des überstehenden Wassers. In der Wand tiefer gelegener Gänge konnte in etwa 0,7 mm Abstand kein O₂ nachgewiesen werden. Dort war die maximale Eindringtiefe 0,3 mm und die O₂-Konzentration im Lumen 22 % des überstehenden Wassers.

Messungen mit O₂-Mikroelektroden am Schwanzschaft des Baues von Arenicola marina (Scherer 1984) belegen eine Eindringtiefe von 1,5 mm. Meyers et al. (1988) untersuchten die Meiofaunaverteilung an künstlichen Bauten (Dialyseschlauch). Sie fanden bei stetiger Belüftung konstante Eindringtiefen von 3 mm. Diese erhöhte Eindringtiefe ist in Übereinstimmung mit den eigenen Messungen an künstlichen Gängen (Kapitel 3.4.7.) Beide Beispiele erfassen aber nicht den in dieser Arbeit demonstrierten dynamischen Charakter der oxischen Schicht um Bauten.

An den oberflächennahen Gangwandungen von C. subterranea ist O₂ längstens 19 min·h⁻¹ (33% der Zeit) vorhanden. In den Wandungen der Gänge, die tiefer im Sediment liegen, kommt während der Stagnationsphasen überhaupt kein O₂ vor. Hier dringt O₂ nur während der Irrigationsphasen ein, die 18% der Zeit bei den Langzeitbeobachtungen ausmachen (Abb. 17). Der Anteil der Zeit, in dem O₂ außerhalb der Röhre im Sediment überhaupt nachweisbar ist, beträgt bei L. conchilega 50%.

Während dieser Zeiten ist die O₂-Konzentration in der Gangwandung nie konstant. Sie steigt mit jedem Strömungsereignis an, welches Wasser ins Lumen des Baus einträgt, an und fällt wieder ab, wie die Beispiele in Abbildungen 19 und 27 zeigen. Die Menge des eingetragenen O₂, die Überlagerung einzelner O₂-Pulse (Abb. 27) und die Respiration im angrenzenden Sediment bestimmen den Verlauf der O₂-Konzentration. Dieser ist damit vom Abstand zur Gangwandung und der Lage im Bau abhängig, d. h. prinzipiell an jedem Ort entlang der Bauten verschieden.

Die Standardabweichungen der O₂-Konzentrationen (Tab.9 und 11b) zeigen eine große Variabilität. Für einen Organismus im Sediment nahe der Gangwandung besteht daher nicht die Gewähr, daß mit jedem Puls dieselbe O₂-Konzentration im interstitiellen Porenwasser zur Verfügung steht. Für das Vorkommen und die Freisetzung von Metallen kann eine pulsierende oxische Schicht ebenfalls Bedeutung haben. Änderungen der O₂-Konzentrationen in Zeitskalen von Minuten und Stunden haben bisher keinen Eingang in die Betrachtung der Schwermetallproblematik gefunden (Kersten 1988). Beide Aspekte, die Bedeutung für die Organismen und für geochemische Prozesse, sollen im folgenden an Beispielen diskutiert werden.

Ein Lebensraum, in dem O₂ als terminaler Elektronenakzeptor nicht immer zur Verfügung steht, kann von obligat aeroben Organismen nicht dauerhaft besiedelt werden. Die Vorstellung, daß bestimmte Sedimenthorizonte ausschließlich von Bakterien eines einheitlichen Stoffwechseltypes besiedelt werden, wird zunehmend aufgegeben (Jørgensen und Back 1991). Denitrifizierer sind indirekt auch auf O₂ und NH₄⁺ angewiesen, wodurch Nitrifikation und damit Bereitstellung von NO₃ ermöglichen (Aller 1982) wird. Andererseits kann NO₃ als alternativer Elektro-

nenakzeptor bei sinkenden O₂-Konzentrationen genutzt werden (Fenchel und Blackburn 1979). Der Nachweis von aerober Atmung bei sulfatreduzierenden Bakterien (Dilling und Cypionka 1990) gibt einen weiteren Hinweis auf die große Flexibilität im Metabolismus von Bakterien. Vor diesem Hintergrund ist anzunehmen, daß sich verschiedene Bakterien sehr gut auf dem pulsierenden Charakter der oxischen Schicht einstellen können.

Erhöhte Abundanzen der Meiofauna an Bauten von Makro-Infafauna werden von verschiedenen Autoren beschrieben. Reise (1981) schließt aus seinen Untersuchungen, daß die Mikrohabitate entlang der Makrofaunabauten mehr Meiofaunaindividuen enthalten als das gesamte reduzierte Sediment unterhalb der Sedimentoberfläche. Er führt dies auf die stabilen oxischen Bedingungen zurück, die durch den Halo aus oxidiertem Sediment angezeigt werden. Für die sehr variablen Bedingungen an den Bauten von L. conchilega und C. subterranea kann dieser Zusammenhang so nicht zutreffen. Es kann aber aus den sich ständig verändernden O₂-Konzentrationen nicht abgeleitet werden, daß sich auch die Gradienten von anderen gelösten Stoffen in demselben Maße oder Rhythmus verändern. Es ist also auch hier mit zunehmendem Abstand von der Gangwand die Abfolge von oxidierten zu reduzierten Schichten zu erwarten.

Amorphes Fe(III) wurde an der Sedimentoberfläche und an den Gängen von C. subterranea gefunden. An der Sedimentoberfläche sind in den obersten 2 mm im Mittel 24 µmol Fe(III)-gTG⁻¹ zu finden. Genauso hoch ist die Konzentration in den durchgehenden Gängen von C. subterranea in 17 cm Sedimenttiefe. In einigen Proben ist eine deutlich höhere Konzentrationen (bis 85 µmol Fe(III)-gTG⁻¹) festzustellen.

Die Menge an amorphem Fe(III) in der Sedimentoberfläche ist größer als die an Gangwandungen gemessene Menge, da die vertikale Ausdehnung mit 5 mm gegenüber 1 mm deutlich größer ist. Wie kann es aber zu den hohen Konzentrationen kommen? Amorphes Fe(III) ist reaktives Eisen, das in Kulturen und Flußsedimenten durch mikrobielle Atmung schnell (in Tagen) reduziert wird (Lovley und Phillips 1986a). Wallmann (1990) bestätigt eine schnelle Reduktion von Ferrihydrit nach Untersuchungen von Nordseesedimenten in Suspension. Ein Verbrauch des amorphen Fe(III) während der Zeit anoxischer Bedingungen an der Gangwand scheint daher wahrscheinlich. Dies würde auch eine Pufferkapazität erklären, wie sie in der suboxischen Zone des Sedimentes existiert. Dort übernimmt, nach Verbrauch von O₂, Fe(III) neben anderen (NO₃; Mn⁴⁺) die Oxidation reduzierter Substanzen und erhält somit den suboxischen Übergangsbereich (Froelich et al. 1979, Wallmann 1990). Der verringerte Gehalt an reaktivem Eisen wird durch die Oxidation von gelöstem Fe²⁺ mit O₂ erneuert. Dies kann u. a. durch Sedimentation, Stürme, und Bioturbation geschehen. In den Gängen von C. subterranea kann nur der O₂-Kontakt

über das Lumen gelöstes Fe^{2+} als unlösliches amorphes Fe(III) an den Wandungen ausfallen. Da O_2 nur zeitweise in den Gängen vorhanden ist, sollte das Verhältnis von Bildung zu Verbrauch von amorphem Fe(III) eher für geringe Konzentrationen sprechen.

Aus dem pulsierenden Charakter der oxischen Schicht ergibt sich eine mögliche Erklärung für eine Eisenanreicherung. O_2 dringt zu Anfang eines Pulses aus dem Ganglumen ins Sediment ein. Dort liegt im Porenwasser Fe^{2+} gelöst vor, das oxidiert wird. Nachdem die Strömung im Gang kein O_2 nachliefert, zieht sich die " O_2 -Front" aus dem Sediment zurück. Es bleibt ein Sedimentbereich nahe der Gangwandung mit keinem oder weniger Fe^{2+} als im angrenzenden reduzierten Sediment. Der einsetzende Fe^{2+} -Fluß auf Grund des Gradienten stellt die Ausgangssituation wieder her, so daß der folgende O_2 -Puls erneut auf gelöstes Fe^{2+} trifft. Der skizzierte Verlauf eines Prozesses, der so nur bei Wechsel zwischen oxischen und anoxischen Bedingungen ablaufen könnte, vernachlässigt viele Details, wie die Reaktionskinetik und die Konzentrationen. Wilson et al. (1986) schlagen einen ähnlichen Prozess für die Anreicherung von Fe und Mn in pelagischen Sedimenten unter bestimmtem "non-steady-state"-Bedingungen des O_2 -Flusses vor. Der Einfluß von Lanice conchilega auf das Porenwassermilieu ist bereits nachgewiesen. Remane (1990) fand bei Untersuchungen des Einflusses von Lanice conchilega auf Schwermetalle im Sediment eine Verschiebung von den unlöslichen zu den leichter mobilisierbaren Fe-Verbindungen. Sie fand im Porenwasser nahe der Röhrenwandungen geringere Fe^{2+} -Konzentrationen als im anoxischen Sediment.

4.4. Zusammenstellung der O_2 -Flüsse an den Grenzflächen

Für die Bilanz wurde der O_2 -Verbrauch in vier Zonen des Sedimentes berechnet:

- a) die Sedimentoberfläche,
- b) der Sedimentauswurf (Hügel),
- c) die Gänge von C. subterranea,
- d) die Röhren von L. conchilega.

Alle Werte wurden auf die horizontale Sedimentoberfläche und die gesamte Population bezogen. Diffusionskoeffizienten und O_2 -Gehalt des überstehenden Wassers sind für 10°C berechnet.

a) Die molekulare Diffusion von O_2 durch die Sedimentoberfläche wurde mit $275 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ berechnet (Kapitel 3.1.). Auf Grund der Diskussion von Prozessen, die den O_2 -Fluß an der Grenzschicht erhöhen, wurde in Kapitel 4.2. der Wert für den tatsächlichen Fluß von O_2 abseits biogener Strukturen mit $360 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ errechnet. Dies entspricht $8,64 \text{ mmol } \text{O}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$.

b) Der Auswurf reduzierten Sedimentes als Hügel erhöht den O₂-Fluß. Auf dem Hügel von C. subterranea wurde ein 4-fach höherer O₂-Fluß gemessen als in der Ebene (Kapitel 3.4.3./Tab.8). Das reduzierte Sediment liegt in einem Kreis von 4-6 cm Durchmesser um die Auswurföffnung (angenommene Fläche: 12 cm²). Mit zwei Hügeln pro adultem Tier ergeben sich für die Population von C. subterranea 500 cm²·m⁻² mit erhöhtem O₂-Fluß (12 x 2 x 21). Diese 5% der Sedimentoberfläche zehren 1440 statt 360 µmol O₂ m⁻²·h⁻¹. Dies entspricht 17% des gesamten O₂-Flusses durch die Sedimentoberfläche (0,05·144 / 0,05·1440 + 0,95·360) oder 1,73 mmol O₂ m⁻²·d⁻¹ für den Sedimentauswurf von C. subterranea.

c) Die Berechnung des O₂-Verbrauches in den Gängen von C. subterranea erfolgte, indem für 3 Situationen unterschiedliche Annahmen gemacht wurden (A-C in Tab. 13 a). Diese Annahmen werden hier dargelegt und diskutiert, während die Berechnungen tabellarisch zusammengefaßt sind (Tab. 13 a).

Sauerstoff, der durch den Atemwasserstrom in die Gänge eingetragen wird, verschwindet vollständig infolge der Diffusion durch die Gangwandungen oder wegen der Aufnahme durch C. subterranea selbst. Gangwandung und Tier werden in diesem Ansatz als ein Verbraucher behandelt. Der Verlauf der O₂-Konzentration gleicht somit dem in Abbildung 19, so daß mit jedem Atemwasserstrom die O₂-Menge entsprechend dem gepumpten Wasservolumen in die Bilanz eingeht (Tab.13 a; A).

Vom Ansatz her gleich behandelt wurde das Abklingen der O₂-Konzentration nach einer Irrigationsphase (Tab.13 a; C). Hier wurde davon ausgegangen, daß das Wasser während der Irrigationsphase eine O₂-Konzentration von 22% des überstehenden Wassers erreicht, wie Messungen in Abbildung 20 es zeigen. Wenn diese Annahme falsch wäre und der O₂-Gehalt auf 100% ansteigen würde, so hätte dies kaum Einfluß auf die Bilanz (s.u.). Der Anteil des O₂-Verbrauches durch die Aktivitäten von C. subterranea am gesamten O₂-Verbrauch würde mit <1 % beeinflusst, also nicht verändert.

Während der Irrigationsphase (Tab.13 a; B) wurde ein anderer Ansatz gewählt. Dieser ist unabhängig von der Konzentration im Lumen des Ganges und geht von einer Diffusion im steady-state aus. Der Gradient entspricht dem, der bei der Simulation mit einem künstlichen Gang gemessen wurde. Der Gradient ist mit 1,12 mM·cm⁻¹ so steil wie die Gradienten an der Sedimentoberfläche. Ein steilerer Gradient wäre dort möglich, wo intensiver O₂-Verbrauch im Sediment herrscht. Dies gilt in Grenzsichten mit hoher Sulfidkonzentration (Revsbech et al. 1986). Auch an den mit Sekreten der Makrofauna ausgekleideten Röhren kann sich ein hoher O₂-Verbrauch einstellen (Kristensen 1988). Beides ist an den Gängen von C. subterranea nicht erkennbar. Zur Berechnung des Flusses wurde der molekulare Diffusionskoeffizient verwendet. Ein deutlich größerer Transport auf Grund höherer,

Tabelle 12a: Übersicht über die Berechnung des O₂-Verbrauches an Bauten von *Calianassa subterranea*.

D_s=0,73·10⁻⁵ cm²·s⁻¹ (9°C, Φ=0,7); O₂-Sättigungskonzentration: 292 μM; A) und C) Situationen in denen aller O₂ verbraucht wird. B) Situation mit konstantem O₂-Gradienten an 0,8 m²·m⁻². Weitere Angaben in Tab.7 und Abb. 24.

	Verlauf der O ₂ -Konzentration	Wasservolumen pro Individuum [cm ³]	O ₂ pro Individuum [μmol]	Gradient [μM·cm ⁻¹]	O ₂ -Fluß für Population [μmol·m ⁻² ·d ⁻¹]	Summe B + C	Zeitfaktor	anteiliger O ₂ -Fluß [μmol·m ⁻² ·d ⁻¹]
A) nach Atemwasserstrom	Abfall, vergl. Abb. 19	6	1,75	—	1251	—	0,82	1026
B) während Irrigationsphase	konstante Konzentration	—	—	1,12	5650			
C) Ende der Irrigationsphase	wie A	75	5	—	102	5752	0,18	1035

Summe: 2051

Tabelle 12b: O₂-Verbrauchsrate an verschiedenen Zonen im Sediment und Anteile in % am Gesamtverbrauch auf Station Schlicksandgrund.

Zonen	mmol·m ⁻² ·d ⁻¹	Anteil von	%
a) Sedimentoberfläche	8,64	a. an Summe	58
b) Gangwandungen von <i>C. subterranea</i>	2,05	b. an Summe	14
c) Sedimentauswurf von <i>C. subterranea</i>	1,73	c. an Summe	12
d) Röhren von <i>L. conchilega</i>	2,40	b.+ c. an Summe	26
		d. an Summe	16
		b.+ c.+ d. an Summe	42
Summe:	14,82		

effektiver Diffusionskoeffizienten (Kitlar 1991) scheidet aus, da dies bei durchmischem Wasser im Ganglumen entweder mit einer größeren Eindringtiefe oder höherer Netto-Respirationsrate im Sediment einhergehen müßte. Die O₂-Eindringtiefe lag bei $\leq 0,3$ mm (Kapitel 3.4.3.). Die Netto-Respirationsrate entspricht einer Größenordnung für "normales" Sediment (Hall et al. 1989) und nicht einer Situation mit hohem O₂-Verbrauch (Revsbech et al. 1986). Ein geringfügig erhöhter Transport ist allerdings nicht auszuschließen, da über Auswirkungen der Mikrotopographie und die Ausprägung einer Grenzschicht in den Gängen nichts bekannt ist (vergl. 4.2., Sedimentoberfläche). Eine weitere Größe, die Fläche (0,8 m²), über die der Fluß berechnet wurde, ist zu diskutieren. Es ist möglich, daß nicht alle durchgehenden Gänge gleichermaßen mit O₂ in Kontakt standen. Dann wäre der O₂-Fluß in Tabelle 13 a (B) eine Überschätzung. Ein um 20% geringerer O₂-Fluß an dieser Stelle (Tab. 13 a, B) verringert den Anteil von C. subterranea am Gesamtverbrauch um 1,5%.

Abschließend wurden die Ergebnisse für A (Stagnationsphase) und für die Summe B+C (Irrigationsphase) entsprechend dem zeitlichen Auftreten der beiden Aktivitätsphasen gewichtet und addiert. Es ergibt sich ein O₂-Fluß von 2,05 mmol O₂ m⁻²·d⁻¹ durch die Gangwandungen der C. subterranea-Population unter einem m² Sediment.

d) Der O₂-Fluß an Röhren von L. conchilega wurde auf zwei Weisen berechnet. Ein Ansatz betrachtet die O₂-Pulse, die in das Lumen eingetragen wurden, so wie beim Atemwasserstrom von C. subterranea. Die Berechnungen wurden aber nicht allein auf Strömungsmessungen gestützt, da diese mit einem großen relativen Fehler behaftet sind (Kapitel 3.5.2.). Alternativ dazu wurde der Ansatz mit konstantem Gradienten berechnet.

Pulse: Bei einem Strömungsereignis werden 0,12 cm³ Wasser gepumpt (Kapitel 3.5.2.). 14 mal pro Stunde wird somit eine Menge von 0,035 µmol O₂ mit dem überstehenden Wasser (292 µM) eingetragen. Für die Population von L. conchilega (Abundanz: 300 Ind.·m⁻²; sek.Oberfläche: 0,37 m·m⁻²) bedeutet dies einen Eintrag von 3,53 mmol O₂ m⁻²·d⁻¹. Die einzelnen Strömungsereignisse folgen dichter aufeinander als dies bei den Atemwasserströmen von C. subterranea der Fall ist. So taucht die Frage auf, ob die eingetragene Menge O₂ auch tatsächlich im Lumen und in den Gangwandungen verbraucht werden kann. Dies kann abgeschätzt werden. Das eingetragene O₂-haltige Wasser (0,12 cm³) wird von 1,92 cm² Röhrenwand umgeben. Da O₂ bis 0,05 cm außerhalb der Röhre nachgewiesen wurde, liegt ein Sedimentvolumen von 0,096 cm³ um die Röhre. Mit der gemessenen Netto-Respiration ($4,2 \cdot 10^{-4}$ µmol·cm⁻³·s⁻¹; $\Phi = 0,7$) ergibt sich, daß erst nach etwa 20 min der eingetragene O₂ verbraucht wäre. Der zeitliche Abstand zwischen zwei Strömungsereignissen beträgt aber nur 4 min. Die Vermischung mit O₂-freiem Wasser aus der

Röhre im Verhältnis 1:4 könnte die Zeitspanne bis zum vollständigen Verbrauch des O_2 auf etwa 4 Minuten reduzieren. Dann wäre beinahe die gesamte Röhrenwandung mit O_2 in Kontakt, so daß dann einzeln ausgeprägte O_2 -Pulse an der Röhre eigentlich nicht mehr meßbar wären. Dies weist darauf hin, daß nicht die gesamte O_2 -Menge eines jeden Strömungsereignisses in die Bilanz eingehen darf.

Konstanter Gradient: Dieser O_2 -Fluß wurde mit den Werten aus der Simulation durch einen künstlichen Gang (Kapitel 3.4.7.; vergl. B, Tab.13 a) berechnet. Die gesamte Röhrenoberfläche und die Dauer 12 von 24 h wurden dafür zugrunde gelegt. Das Ergebnis beträgt $1,30 \text{ mmol } O_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. Ein steady-state und die hier angenommenen Gradienten existieren im Experiment nicht. Auch ist deutlich, daß dieser Ansatz einen geringeren O_2 -Fluß ergibt als die Berechnung aus O_2 -Pulsen. Als O_2 -Eintrag ins Sediment durch die Aktivitäten von L. conchilega wurde der Mittelwert beider Rechenansätze genommen: $2,40 \text{ mmol } O_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$.

Tabelle 13 b listet die einzelnen Zonen und die dazugehörigen O_2 -Verbrauchswerte auf. C. subterranea und L. conchilega haben einen Anteil von 26 bzw 16% am gesamten O_2 -Verbrauch unter einem m^2 Sedimentoberfläche. Die Aufteilung in Sedimentauswurf (12%) und Gangwandungen (14%) für C. subterranea zeigt, daß diese Zonen etwa denselben Anteil haben. Auch der Anteil der Gänge von C. subterranea (14%) und der Röhren von L. conchilega (16%) am O_2 -Verbrauch sind in etwa gleich groß (Verhältnis 0,9) obwohl C. subterranea mehr zur Oberflächenvergrößerung beiträgt als L. conchilega. Das Verhältnis der sekundären Oberflächen mit O_2 -Kontakt für diese beiden Arten ist 2,2 (0,8/0,37). Über die kleinere Oberfläche von L. conchilega fließt relativ mehr O_2 . Auch die Unsicherheit bei der Berechnung des O_2 -Verbrauches für Röhren von L. conchilega ändert an dieser Schlußfolgerung nichts. Selbst bei Annahme des geringeren O_2 -Eintrages für L. conchilega ($1,3 \text{ mmol } O_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) beträgt das Verhältnis immer noch 1,7 (15% / 9%).

Witbaard und Duineveld (1989) schätzen für die Population von C. subterranea auf dem Oyster Ground einen Anteil von 17% am O_2 -Verbrauch unter einem m^2 Sedimentoberfläche ($8,7 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$; de Wilde et al. 1984). Nach Angaben der Autoren waren die Bauten der Tiere im Experiment nicht vollständig. Dies erklärt den geringeren O_2 -Verbrauch ($1,5 \text{ mmol } O_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) im Vergleich zur Station Schlicksandgrund, obwohl die Abundanz von C. subterranea auf dem Oyster Ground etwa doppelt so hoch ist.

Die Summe des O_2 -Verbrauches aller vier Zonen wurde oben mit dem Gesamtverbrauch von O_2 pro m^2 gleichgesetzt. Dies wird in Ermangelung von *in situ*-Bestimmungen des O_2 -Verbrauches notwendig. Vielen *in-situ*-Messungen mit Respirationskammern aus Metall muß nach Untersuchungen, die Cramer (1989) am Oyster Ground durchführte, mißtraut werden, da sie den O_2 -Fluß ins Sediment massiv

überschätzen. Gleichwohl wird eine Unterschätzung des O₂-Verbrauchs bei Messungen an Bord oder im Labor allgemein angenommen (Bowmann und Delfino 1980, de Wilde et al. 1986, Cramer 1989), wenn eine aktive Makrofaunagemeinschaft existiert. In in situ-Experimenten mit Kunststoffglocken als Respirationskammern wurden in der Ostsee und im Gulmarsfjord (Schweden) 2-10 fache Erhöhungen der Stoffflüsse aus dem Sediment gemessen (Balzer et al. 1987, Rutgers van der Loeff et al. 1984). Die Autoren führen diese Erhöhungen, die vom Frühsommer bis Herbst auftraten, auf die Bioturbation an den Stationen zurück. Nach einem Experiment in 22 m Wassertiefe im Gulmarsfjord berechneten Rutgers van der Loeff et al. (1984) den effektiven Austauschkoeffizienten mit $11,9 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ (²²Na-Tracerexperiment). Der molekulare Diffusionskoeffizient (D_s für Silikat) betrug 1/25 dieses Wertes. Leider ist die Zusammensetzung der Fauna an dieser Station den Autoren nicht bekannt. Tunberg (1986) fand den thalassiniden Krebs Upogebia deltaurea mit durchschnittlich 50 Ind.·m⁻² in ähnlichen Sedimenten des gesamten Untersuchungsgebietes (Gulmarsfjord) zwischen 6 und 27 m Wassertiefe. Ein Einfluß dieser Tiere auf die Ergebnisse von Rutgers van der Loeff et al. (1984) ist nicht ausgeschlossen. Der in der vorliegenden Arbeit aus der Summe einzelner "Verbraucher" addierte Wert von 14,8 mmol O₂ m⁻²·d⁻¹ liegt innerhalb der von Hickel et al. (1989) für den Sommer 1986 als hoch eingestuften Messungen von $18,8 \pm 3,7 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ (n=7).

In der Bilanz (Tab.13 b) fehlen viele Verbraucher. Die Respiration der Tiere wird lediglich für C. subterranea berücksichtigt. Die Respiration von L. conchilega, der seinen Sauerstoff wenigstens teilweise aus der Wassersäule bezieht, ist nicht vollständig in der Bilanz enthalten. Die Atmung der Meio- und Mikrofauna mag in die Berechnungen des O₂-Flusses an der Sedimentoberfläche mit eingehen, soweit sie dort lebt. Völlig fehlen hingegen die Respiration der sonstigen Makrofauna (Kitlar 1991) und der an Gängen lebenden Meiofauna, die 5-33% der gesamten Abundanz ausmachen können (Reise 1981). Zusätzlich zur Atmung der Makrofauna kommt der Einfluß der Organismen, wie er für L. conchilega und C. subterranea in der vorliegenden Arbeit beschrieben wurde. Beispiele sind Chaetopterus variopedatus mit einer hohen Pumprate ($500-1000 \text{ cm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$, Riisgård 1989), Owenia fusiformis mit großen, sehr variablen Abundanzen auf Station Schlicksandgrund (maximal 5750 Ind.·m⁻², Kitlar 1991) und großer sekundärer Oberflächenbildung ($0,28 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$). Die Wirkung der Wühltätigkeit von Arten ohne feste Röhre, wie Echinocardium cordatum, ist nicht bekannt.

Die vorliegende Arbeit hat gezeigt, daß der Einfluß von Tieren auf den O₂-Eintrag ins Sediment artspezifisch ist. Es müssen daher noch weitere Beispiele untersucht werden, um eine vollständigere O₂-Bilanz aus der Summen der einzelnen Verbraucher zu erstellen. Der hier angegebene Wert ist ein Minimalverbrauch.

Ein Aspekt, der sowohl die Ergebnisse der oben vorgenommenen O₂-Bilanz als auch von in situ-Experimenten mit Respirationskammern in Frage stellt, ist das Auftreten starker Strömungen auf Grund der Tiden in der Deutschen Bucht. Schon Strömungsgeschwindigkeiten von 5 cm·s⁻¹ können den passiven Austausch von Wasser in unbewohnten, offenen Röhren erzeugen (Ray und Aller 1985). Dies ist prinzipiell für C. subterranea vorstellbar, da das Tier während der Grabaktivität in der Tiefe des Baus die durchgehenden Gänge offen läßt. Inwieweit dieser Prozess auch bei anderen bewohnten Bauten eine Rolle spielt, muß untersucht werden (Vogel und Bretz 1972).

Ausblick

Die meisten bisherigen Betrachtungen betreffen Vorgänge auf engem Raum. Es wurde versucht, den Kausalzusammenhang zwischen der Aktivität der Makrofauna und den O₂-Einträgen ins Sediment zu klären. Redoxmessungen im Dauerbetrieb zeigten dabei, daß der Übergang von reduzierten zu oxidierten Bedingungen sehr häufig sein kann. Bei C. subterranea war dieser Redoxumschlag 9 mal täglich meßbar.

Andererseits bietet die Verwendung der Redoxmessung eine Möglichkeit, in Zukunft Informationen über die Häufigkeit von Redoxveränderungen auf der Gemeinschaftsebene zu erhalten. Ein Ansatz dazu ist die Messung der Häufigkeit von Oxidationsereignissen, wie sie an Sedimentkernen im Labor vorgenommen wurde. Diese Häufigkeiten (Tab.5) betragen für die Station Schlicksandgrund 2 Oxidationsereignisse in 100 h und für Station Schlickgrund 0,3 Oxidationsereignisse in 100 h.

Das Problem bei der Umrechnung dieser Werte auf reale Oxidationsereignisse, also O₂-Einträge ins Sediment, besteht darin, daß durch das Einstechen der Lanze an irgendeinem Platz im statistischen Sinne eine "Stichprobe gezogen wird". Eine Abschätzung des "Probenumfangs" einerseits und der "Grundgesamtheit" andererseits muß für die real existierende Gemeinschaft vorgenommen werden.

Ein "Probenumfang" kann ermittelt werden, indem das Volumen der Sedimentscheibe berechnet wird, in der von einer Redoxlanze gemessen wird. Bei einer Anordnung der Drähte (1 cm Länge) bis 5,5 cm Sedimenttiefe und höchstens 3 mm Distanz, über die Platin die Auswirkungen von O₂ anzeigt, ergibt sich ein Sedimentvolumen von 3 cm³ (1,5 x 6 x 0,3). Diese Abschätzung kann als relativ sicher gelten, obwohl über Reaktionen der Pt-Oberfläche mit Spuren von O₂ oder H₂S nichts bekannt ist (Kapitel 4.1.).

Die "Grundgesamtheit" ist mit der Verteilung der Orte im Sediment verbunden, an denen O₂ eingetragen werden kann. Röhren haben unterschiedliche Durchmesser und verlaufen in verschiedenen Winkeln zur Sedimentoberfläche durch die oberen 6 cm des Sedimentes. Damit werden Röhren eine unterschiedliche Anzahl derjenigen Sedimentscheiben streifen oder durchqueren, die eine Redoxlanze an einem beliebigen Platz messend erfassen kann. Eine möglichst genaue Kenntnis der Lage

der existierenden Röhren und der Häufigkeitsverteilung der Durchmesser würden einen ersten Ansatz bieten, diese Problematik zu erfassen. Bei Tierarten ohne festen Bau, die O₂-haltiges Wasser ins Sedimentes pumpen, ist die Abschätzung der Geometrie, des Volumens, das die zugeführte Wassermenge einnimmt, noch schwieriger. Im Rahmen dieser Arbeit wurden diese Aufgaben nicht angegangen.

Literaturangaben

- Adema, F.P.H.M., Creutzberg, F., Noort, G.J.V. (1982): Notes on the occurrence of some poorly known Decapoda (Crustacea) in the southern North Sea. *Zoologische Bijdragen*. 28: 9-32.
- Aller, R.C. (1982): The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and overlying water. *In: Animal-sediment relations, the biogenic alteration of sediments*, McCall, P.L. und Tevesz, M.J.S. (eds.), pp. 53-104. Plenum Press, New York.
- Aller, A.C. (1983): The importance of the diffusion permeability of animal burrow linings in determining marine sediment chemistry. *J. Mar. Res.* 41: 299-322.
- Aller, R.C. und Yingst, J.Y. (1985): Effects of the marine deposit-feeders *Heteromastus filiformis* (Polychaeta), *Macoma baltica* (Bivalva), and *Tellina texana* (Bivalva) on averaged sedimentary solute transport, reaction rates and microbial distributions. *J. Mar. Res.* 43: 615-645.
- Aller, J.Y. und Aller, R.C. (1986): Evidence for localized enhancement of biological activity associated with tube and burrow structures in deep-sea sediments at the HEBBLE site, western North Atlantic. *Deep-Sea Res.* 33 (6): 755-790.
- Aller, R.C. und Rude, P.D. (1988): Complete oxidation of solid phase sulfides by manganese and bacteria in anoxic marine sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 52: 751-765.
- Anderson, J.G. und Tufail, A. (1986): Bioturbation, microbial activity and sediment properties in an estuarine ecosystem. *Proc. Roy Soc. Edinburgh* 90B: 129-142.
- Andrews, D. und Hargrave, B. (1984): Close interval sampling of interstitial silicate and porosity in marine sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 48: 711-722.
- Baas-Beeking (1955): Biological processes in the estuarine environment I. Ecology of the sulfur cycle. *Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wet. (B)* 58
- Balzer, W. (1982): On the distribution of iron and manganese at the sediment/water interface: thermodynamic versus kinetic control. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 46: 1153-1161.
- Balzer, W. (1984): Organic matter degradation and biogenic element cycling in a nearshore sediment (Kiel Bight). *Limnol. Oceanogr.* 29: 1231-1246.
- Balzer, W., Grasshoff, K., Diëckmann, P., Haardt, H., Petersohn, U. (1983): Redox-turnover at the sediment/water interface studied in a large bell jar system. *Oceanol. Acta.* 6: (4): 337-344.
- Balzer, W., Erlenkeuser, H., Hartman, M., Müller, P.J., Pollehne, F. (1987): Diagenesis and exchange processes at the benthic boundary. *In: Seawater-Sediment Interactions in Coastal Waters - an interdisciplinary approach*. Ruhmor, J., Walger, E., Zeitschel, B. (eds), pp. 111-161, Springer, Berlin.
- Baumgärtl, H. und Lübbers, D. W. (1983): Microcoacial needle sensors for polarographic measurements of local oxygen-pressure in the cellular range of living tissue. Its construction and properties. *In: Polarographic oxygen sensors*. Gnaiger, E. und Forstner, H. (eds), Springer, Berlin, pp. 37-65.

- Berner, R.A. (1963): Electrode studies of hydrogen sulfide in marine sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 27: 563-575.
- Berner, R.A. (1980): Early diagenesis. A theoretical approach. Princeton University Press, Princeton, 241 pp.
- Blackburn, T.H. (1987): Microbial food webs in sediments. In: *Microbes in the sea.* Sleight, M. A. (ed.), pp. 11-37, J. Wiley & Sons, New York.
- Blackburn, H., Kleiber, P., Fenchel, T. (1975): Photosynthetic sulfide oxidation in marine sediments. *Oikos* 26: 103-108.
- Bockris, J.O. und Reddy, A.K.N. (1970): *Modern electrochemistry, Vol. 2.*, McDonald.
- Boudreau, B.P. (1987): A steady-state diagenetic model for dissolved carbonate species and pH in the pore water of oxic and suboxic sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 51: 1985-1996.
- Bowmann, G.T. und Delfino, J.J. (1980): Sediment oxygen demand techniques: a review and comparison of laboratory and *in situ* systems. *Water Res.* 14: 491-499.
- Boynton, W.R., Kemp, W.M., Osborne, C.G., Kaumeyer, K.R., Jenkins, M.C. (1981): Influence of water circulation rate on *in situ* measurements of benthic community respiration. *Mar. Biol.* 65: 185-190.
- Broecker, W.S. und Peng, T. (1974): Gas exchange rates between air and sea. *Tellus* 26 (1-2): 21-35.
- Bühler, H. und Baumann, R. (1982): Redoxmessungen - Grundlagen und Probleme. Dr. W. Ingold AG, Urdorf, Schweiz
- Buhr, K. (1976): Suspension-feeding and assimilation efficiency in *Lanice conchilega* (Polychaeta). *Mar. Biol.* 38: 373-383.
- Canfield, D.E. (1989): Reactive iron in marine sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 53: 619-132.
- Cramer, A. (1989): A common artefact in estimates of benthic community respiration caused by the use of stainless steel. *Neth. J. Sea. Res.* 23 (1): 1-6.
- deWilde, P.W.A.J., Berghuis, E.M., Kok, A. (1984): Structure and energy demand of the benthic community of the Oyster Ground, central North Sea. *Neth. J. Sea Res.* 18: 143-159.
- deWilde, P.A.W.J., Berghuis, E.M., Kok, A. (1986): Biomass and activity of benthic fauna on the Fladden Ground (northern North Sea). *Neth. J. Sea Res.* 20 (2/3): 313-323.
- deWitt, R., van de Ende, H.M., van Gemerden, H. (1989): In situ fluctuations of oxygen and sulfide in marine microbial sediment ecosystems. *Neth. J. Sea Res.* 23: 271-281.
- Dietrich, G., Kalle, K., Krauss, W., Siedler, G. (1975): *Allgemeine Meereskunde.* Gebr. Borntraeger, Stuttgart, 593 pp.

- Dilling, W. und Cypionka, H. (1990): Aerobic respiration in sulfate-reducing bacteria. *FEMS Microbiol. Lett.* 71: 123-128.
- Dörjes, J. (1976): Primärgefüge, Bioturbation und Makrofauna als Indikatoren des Sandversatzes im Seegebiet vor Norderney (Nordsee). II. Zonierung und Verteilung der Makrofauna. *Senckenbergiana marit.* 8 (4/6): 155-169.
- Duursma, E.K. und Hoede, C. (1967): Theoretical, experimental and field studies concerning molecular diffusion of radioisotopes in sediments and suspended solid particles in the sea. *Neth. J. Sea Res.* 3 (3): 423-457.
- Dworschak, P.C. (1981): The pumping rates of the burrowing shrimp *Upogebia pusilla* (PETAGNA) (Decapoda, Thalassinidea). *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 52: 25-35.
- Dworschak, P.C. (1983): The biology of *Upogebia pusilla* (PETAGNA) (Decapoda, Thalassinidea) I. The Burrows. *Mar. Ecol.* 4 (1): 19-43.
- Eisma, D. und Irion, G. (1988): Suspended matter and sediment transport. In: *Pollution of the North Sea, an assessment.* Salomons, W., Bayne, B.L., Duursma, E. K., Förstner, U. (eds), pp. 20-35. Springer, Berlin.
- Elderfield, H., Luedtke, N., McCaffrey, R.J., Bender, M. (1981): Benthic flux studies in Narragansett Bay. *Am. J. Science* 281: 768-787.
- Emerson, S., Jahnke, R., Heggie, D. (1984): Sediment-water exchange in shallow water estuarine sediments. *J. Mar. Res.* 42: 709-730.
- Fenchel, T. und Riedl, R.J. (1970): The sulfide system: a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. *Mar. Biol.* 7: 255-268.
- Fenchel, T. und Blackburn, T.H. (1979): *Bacteria and mineral cycling.* Academic Press, London, 225 pp.
- Forster, S. (1985): Was bedeutet "Sauerstoffzehrung" bei marinen Sedimenten? Diplomarbeit, C. A. Universität, Kiel.
- Forster, S. und Graf, G. : Continuously measured changes in redox potential influenced by oxygen penetrating from burrows of *Callinassa subterranea*. *Hydrobiologia*, in press
- Froelich, P.N., Klinkhammer, G.P., Bender, M.L., Luedtke, N.A., Heath, G.R., Cullen, D., Dauphin, P., Hammond, D., Hartman, B., Maynard, V. (1979): Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic: suboxic diagenesis. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 43: 1075-1090.
- Graf, G., Schulz, R., Peinert, R., Meyer-Reil, L. (1983): Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow-water station in the western Kiel Bight. *Mar. Biol.* 77: 235-246.
- Grasshoff, K. (1976): *Methods of seawater analysis.* Verlag Chemie, Weinheim, 317 pp.
- Gundersen, J. und Jørgensen, B.B. (1990): Microstructure of diffusive boundary layers and the oxygen uptake of the sea floor. *nature* 345: 604-607.
- Gust, G., K., B., W.Helder, Sundby, B. (1987): On the velocity sensitivity (stirring effect) of polarographic oxygen microelectrodes. *Neth. J. Sea Res.* 21 (4): 255-263.

- Hall, P.O.J., Anderson, L.G., Rutgers van der Loeff, M.M., Sundby, B., Westerlund, S.F.G. (1989): Oxygen uptake kinetics in the benthic boundary layer. *Limnol. Oceanogr.* 34: (4): 734-746.
- Hartmann Hansen, M., Ingvorsen, K., Jørgensen, B.B. (1978): Mechanisms of hydrogen sulfide release from coastal marine sediments to the atmosphere. *Limnol. Oceanogr.* 23 (1): 68-76.
- Hastings, D. und Emerson, S. (1988): Sulfate reduction in the presence of low oxygen levels in the water column of the Cariaco Trench. *Limnol. Oceanogr.* 33 (3): 391-396.
- Hayes, F.R., Reid, B.L., Cameron, M.L. (1958): Lake water and sediment. 2. Oxidation-reduction relations at the mud water interface. *Limnol. Oceanogr.* 3: 308-317.
- Hickel, W., Bauerfeind, E., Niermann, U., Westernhagen, H.v. (1989): Oxygen deficiency in the south-eastern North Sea: Sources and biological effects. *Ber. Biol. Anst. Helgoland.* (4): 1-148.
- Hines, M.E., Orem, W.H., Lyons, W.B., Jones, G.E. (1982): Microbial activity and bioturbation-induced oscillations in pore water chemistry of estuarine sediments in spring. *nature* 299: 433-435.
- Hines, M.E., Lyons, W.B., Armstrong, P.B., Orem, W.H., Spencer, M.J., Gaudette, H.E., Jones, G.E. (1984): Seasonal metal remobilization in the sediments of Great Bay, New Hampshire. *Mar. Chem.* 15: 173-178.
- Hoare, J.P. (1968): The electrochemistry of Oxygen. J. Wiley & Sons, New York.
- Holme, N.A. und McIntyre, A.D. (1971): Methods for the study of marine benthos. IBP Handbook Nr 16, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hüttel, M. (1988): Zur Bedeutung der Makrofauna für die Nährsalzprofile im Wattenmeer. Dissertation, Kiel, Ber. Inst. Meeresk. Nr. 182.
- Hylleberg, J. und Henriksen, K. (1980): The central role of bioturbation in sediment mineralization and element recycling. *Ophelia* (Suppl.) 1: 1-16.
- Jørgensen, B.B. (1988): Ecology of the sulfur cycle: oxidative pathways in sediments. In: The nitrogen and sulfur cycles, Cole, J.A. and Ferguson, S.J. (eds.), pp. 31-63, Cambridge University Press, Cambridge.
- Jørgensen, B.B. und Fenchel, T. (1974): The sulfur cycle of a marine sediment model system. *Mar. Biol.* 24: 189-201.
- Jørgensen, B.B. und Revsbech, N.P. (1989): Oxygen uptake, bacterial distribution, and carbon-nitrogen-sulfur cycling in sediments from the Baltic Sea - North Sea transition. *Ophelia* 31 (1): 29-49.
- Jørgensen, B.B. und Des Marais, D.J. (1990): The diffusive boundary layer of sediments: Oxygen microgradients over a microbial mat. *Limnol. Oceanogr.* 35 (6), 1343-1355.

- Jørgensen, B.B. und Back, F. (1991): Pathways and microbiology of thiosulfate transformations and sulfate reduction in a marine sediment (Kattegat, Denmark). *Appl. Environ. Microbiol.* 53 (3) in press.
- Jørgensen, C.B. (1975): Comparative physiology of suspension feeding. *Ann. Rev. Physiol.* 30: 381-454.
- Kersten, M. (1988): Geobiological effects on the mobility of contaminants in marine sediments. In: *Pollution of the North Sea, an assessment.* Salomons, W., Bayne, B., L. Duursma, E. K., Förstner, U. (eds). pp. 36-58. Springer, Berlin.
- Kitlar, J. (1991): Der Einfluß der Bioturbation auf den Transport gelöster Stoffe im Porenwasser. Dissertation, C.A. Universität, Kiel.
- Kohr, P. (1976): Ein Meßverfahren zur Bestimmung der Tiefe der Redoxdiskontinuität über lange Zeiten. *Kiel. Meereshforsch. Sonderheft* 3: 11-15.
- Koike, I. und Mukai, H. (1983): Oxygen and inorganic nitrogen contents and fluxes of the shrimps *Callinassa japonica* and *Upogebia major*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12: 185-190.
- Kölling, M. (1986): Vergleich verschiedener Methoden zur Bestimmung des Redoxpotentials natürlicher Wässer. *Meyniana* 38: 1-119.
- Kristensen, E. (1983a): Comparison of polychaete (*Nereis* spp.) ventilation in plastic tubes and natural sediment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12: 307-309.
- Kristensen, E. (1983b): Ventilation and oxygen uptake by three species of *Nereis* (Annelida: Polychaeta). I. Effects of hypoxia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12: 289-297.
- Kristensen, E. (1983c): Ventilation and oxygen uptake by three species of *Nereis* (Annelida: Polychaeta). II. Effects of temperature and salinity changes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12: 299-306.
- Kristensen, E. (1988): Benthic fauna and biochemical processes in marine sediments: microbial activities and fluxes. In: *Nitrogen cycling in Coastal Marine Environments*, Blackburn, T.H., Sørensen, J. (eds), J. Wiley & Sons, New York.
- Kristensen, E., Jensen, M.H., Andersen, T.K. (1985): The impact of polychaete (*Nereis virens* Sars) burrows on nitrification and nitrate reduction in estuarine sediments. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 85: 75-91.
- Lovley, D.R. und Phillips, E.J.P. (1986a): Availability of ferric iron for microbial reduction in bottom sediments of the freshwater tidal Potomac River. *Appl. Environ. Microbiol.* 52 (4): 751-757.
- Lovley, D.R. und Phillips, E.J.P. (1986b): Organic matter mineralization with reduction of ferric iron in anaerobic sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 51 (4): 683-689.
- Lovley, D.R. und Phillips, E.J.P. (1987): Rapid assay of microbially reducible ferric iron in aquatic sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 53 1536-1540.
- Lutze, J. (1938): Über Systematik, Entwicklung und Ökologie von *Callinassa subterranea*. *Helg. wiss. Meeresuntersuchungen.* 1: 162-199.

- Machan, R., and Ott, J. (1972): Problems and methods of continuous *in situ* measurements of redox potentials in marine sediments. *Limnol. Oceanogr.* 17: 622-626.
- Mackin, J.E. und Swider, K.T. (1989): Organic matter decomposition pathways and oxygen consumption in coastal marine sediments. *J. Mar. Res.* 47: 681-716.
- Meyers, M.B., Powell, E.N., Fossing, H. (1988): Movement of oxybiotic and thiobiotic meiofauna in response to changes in pore-water oxygen and sulfide gradients around macro-infaunal tubes. *Mar. Biol.* 98: 395-414.
- Mortimer, C.H. (1942): The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. *J. Ecol.* 30: 147-201.
- Nehring, S., Jensen, P., Lorenzen, S. (1990): Tube-dwelling nematodes: tube construction and possible ecological effects on sediment-water interfaces. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 64: 123-128.
- Pamatmat, M.M. (1971a): Oxygen consumption by the sea bed - IV. Shipboard and laboratory experiments. *Limnol. Oceanogr.* 16: 536-550.
- Pamatmat, M.M. (1971b): Oxygen consumption by the sea bed - VI. Seasonal cycle of chemical oxydation and respiration in Pudget Sound. *Limnol. Oceanogr.* 16: 536-550.
- Pamatmat, M.M. (1988): Catalase activity and hydrogen peroxide cycle. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 31: 107-114.
- Pearson, T.H. und Stanley, S.O. (1979): Comparative measurement of the redox potential of marine sediments as a rapid means of measuring the effect of organic pollution. *Mar. Biol.* 53: 371-379.
- Pritchard, A.W. und Eddy, S. (1979): Lactate formation in *Callinassa californiensis* and *Upogebia pugettensis* (Crustacea: Thalassinidea). *Mar. Biol.* 50: 249-253.
- Rachor, E. (1977): Faunenverarmung in einem Schlickgebiet in der Nähe Helgolands. *Helgoländer wiss. Weeresunters.* 30: 633-651.
- Ray, A.J. und Aller, R.C. (1985): Physical irrigation of relict burrows: implications for sediment chemistry. *Mar. Geol.* 62: 371-379.
- Reid, P.C., Taylor, A.H., Stephens, J.A. (1988): The hydrography and hydrographic balances of the North Sea. In: *Pollution of the North Sea, an assessment.* Salomons, W., Bayne, B.L., Duursma, E. K., Förstner, U. (eds). pp. 3-19. Springer, Berlin.
- Reimers, T. (1976): Anoxische Lebensräume: Struktur und Entwicklung der Mikrobiozönose an der Grenzfläche Meer/Meeresboden. Dissertation, C. A. Universität Kiel.
- Reineck, H., Dörjes, J., Gadow, S., Hertweck, G. (1968): Sedimentologie, Fazieszonierung und Faziesabfolge vor der Ostküste der inneren Deutschen Bucht. *Senckenbergiana biologica* 49 (3/4): 265-272.
- Reise, K. (1981): High abundance of small zoobenthos around biogenic structures in tidal sediments of the Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters.* 34: 413-425.

- Reise, K. (1985): Tidal flat ecology. 191 pp., Springer, Berlin. Ecological studies 54. Billings, W.D., Golley, F., Lange, O.L., Olsen, J.S., Remmert, H. (series eds.).
- Remane, K. (1990): Influence of the bioturbation of *Callianassa subterranea* and *Lanice conchilega* on the heavy metal profiles (Fe, Mn, Zn) of the muddy sand sediment of the German Bight. Diplomarbeit, Neuchatel, Kiel.
- Revsbech, N.P. (1983): In situ measurements of oxygen profiles of sediments by use of oxygen microelectrodes. In: Polarographic oxygen sensors. Gnaiger, E. und Forstner, H. (eds), Springer, Berlin, pp. 265-273 .
- Revsbech, N.P. und Ward, D.M. (1983): Oxygen microelectrode that is insensitive to medium chemical composition: use in acid microbial mat dominated by *Cyanidium caldarium*. Appl. envir. Microbiol. 45 (3): 755-759.
- Revsbech, N.P., Jørgensen, B.B., Blackburn, T.H. (1980): Oxygen in the sea bottom measured with a microelectrode. Science. 207: 1355-1356.
- Revsbech, N.P., Madsen, B., Jørgensen, B.B. (1986): Oxygen production and consumption in sediments determined at high spatial resolution by computer simulation of oxygen microelectrode data. Limnol. Oceanogr. 31 (2): 293-304.
- Riebesell, U. (1991): Particle aggregation during a diatom bloom. I. Physical aspects. Mar. Ecol. Prog. Ser. (69): 273-280.
- Riisgård, H. U. (1989): Properties and energy cost of the muscular piston pump in the suspension feeding polychaete *Chaetopterus variopedatus*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 56: 157-168.
- Riisgård, H. U. (1991): On suspension feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 70: 29-37.
- Rutgers van der Loeff, M.M. (1990): Oxygen in pore waters of deep-sea sediments. Phil. Trans. R. Soc. Lond. (A) 331: 69-84.
- Rutgers van der Loeff, M.M., Anderson, L. G., Hall, P.O.J., Iverfeldt, A., Josefson, A.B., Sundby, B., Westerlund, S.F.G. (1984): The asphyxiation technique: an approach to distinguishing between molecular diffusion and biologically mediated water transport at the sediment-water interface. Limnol. Oceanogr. 29: 675-686.
- Salzwedel, H., Rachor, E., Gerdes, D. (1985): Benthic macrofauna communities in the German Bight. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 20: 199-267.
- Schäfer, W. (1962): Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee. W. Kramer, Frankfurt, 666 pp.
- Scherer, B. (1984): Meiofauna der "Sulfidschicht" im Wattenboden der Nordsee. Dissertation, Universität Göttingen.
- Seilacher, A. (1951): Der Röhrenbau von *Lanice conchilega* (Polychaeta). Ein Beitrag zur Deutung fossiler Lebensspuren. Senckenbergiana 32: 267-280.
- Stripp, K. (1969): Das Verhältnis von Makrofauna und Meiofauna in den Sedimenten des Helgoländer Bucht. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 12: 143-148.

- Stumm, W. (1967): Redox potential as an environmental parameter; conceptual significance and operational limitation. *Adv. Water Pollut. Res.* 1: 283-307.
- Stumm, W. und Morgan, J.J. (1981): *Aquatic Chemistry*. J. Wiley & Sons, New York, 780 pp.
- Taylor, A.C. und Spicer, J.I. (1987): Metabolic responses of the prawns *Palaemon elegans* and *P. serratus* (Crustacea: Decapoda) to acute hypoxia and anoxia. *Mar. Biol.* 95: 521-530.
- Thompson, R.K. (1972): Functional morphology of the hind-gut gland of *Upogebia pugettensis* (Thalassinidea) and its role in burrow construction. Dissertation, University of California, Berkeley.
- Tunberg, B. (1986): Studies on the population ecology of *Upogebia deltaurea* (Leach) (Crustacea, Thalassinidea). *Estuarine, Coastal Shelf Science* 22: 753-765.
- Vogel, S. (1981): *Life in moving fluids*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 352 pp.
- Vogel, S. und Bretz, W.L. (1972): Interfacial organisms: passive ventilation in the velocity gradient. *Science* 175: 210-212.
- Wallmann, K. (1990): Die Frühdiagenese und ihr Einfluß auf die Mobilität der Spurenelemente As, Cd, Co, Cu, Ni, Pb und Zn in Sediment- und Schwebstoffsuspensionen. Dissertation, Technische Univ. Hamburg-Harburg.
- Wartenburg, V.H. (1935): Über die katalytischen Effekte des Platins und des Goldes in Bodenaufschlämmungen und über das "Redox-potential" des Bodens. *Zeitschr. Pflanzenernähr., Düngung u. Bodenk.* 37: 149-174.
- Westerhagen, H. v., Hickel, W., Bauerfeind, E., Niermann, U., Kröncke, I. (1986): Sources and effects of oxygen deficiencies in the south-eastern North Sea. *Ophelia* 26: 457-473.
- Wheatland, A.B. (1955): Some factors affecting the presence of sulfide in a polluted estuary. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 12: 772-783.
- Whitfield, M. (1969): Eh as an operational parameter in estuarine studies. *Limnol. Oceanogr.* 14: 547-558.
- Whitfield, M. (1972): The electrochemical characteristics of natural redox cells. *Limnol. Oceanogr.* 17: 383-393.
- Whitfield, M. (1974): Thermodynamic limitations on the use of the platinum electrode in Eh measurements. *Limnol. Oceanogr.* 19: 857-865.
- Wilson, T.R.S., Thomson, J., Hides, D.J., Colley, S., Culkin, F., Sørensen, J. (1986): Oxidation fronts in pelagic sediments: diagenetic formation of metal-rich layers. *Science* 232: 972-975.
- Witbaard, R. und Duineveld, G.C.A. (1989): Some aspects of the biology and ecology of the burrowing shrimp *Callinassa subterranea* (Montagu) (Thalassinidea) from the southern North Sea. *Sarsia* 74: 209-219.

- Zebe, E. (1982): Anaerobic metabolism in *Upogebia pugettensis* and *Callianassa californiensis* (Crustacea, Thalassinidea). *Comp. Biochem. Physiol.* 72 B: 613-617.
- Zeitzschel, B. und Davies, J.M. (1978): Benthic growth chambers. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* 173: 31-42.
- Ziegelmeier, E. (1952): Beobachtungen über den Röhrenbau von *Lanice conchilega* (Pallas) im Experiment und am natürlichen Standort. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 4: 107-129.
- ZoBell, C.E. (1946): Studies on the redox potential of marine sediments. *Bull. Amer. Petrol. Geol.* 30: 477-513 .

Anhang 1: Oxidationsereignisse in Sedimentkernen (20 cm ø). Neben Kernen mit der natürlichen Gemeinschaft der Makrofauna wurde Kerne mit gesiebttem Sediment verwendet, in das ausschließlich Individuen der Art *Calianassa subterranea* gesetzt wurden ("Kunstkerne"). Anzahl der Ereignisse in 4 Klassen der Eh-Änderung je eingesetzter Eh-Lanze.

1. Spalte: Kernbezeichnung, Datum des Beginns und Gesamtdauer des Meßprotokolles.
 West: Schlicksandgrund; Ost: Schlickgrund.
 2.-5. Spalte: 4 Klassen der Eh-Änderung und mittlere Dauer in Klammern.
 6. Spalte: mittlere Dauer aller Oxidationsereignisse.
 7. Spalte: Angaben zur Tiefe (•) oder zum Tiefenbereich, in dem die Pulse vorallem auftreten. Zusätzliche Oxidationsereignisse, sofern sie durch außergewöhnliche Länge die mittlere Dauer in der entsprechenden Klasse stark verändert hätten.

WEST/OST Beginn und Dauer der Messung	Δ Eh 50-100 mV	Δ Eh 101-200 mV	Δ Eh 201-300 mV	Δ Eh > 300 mV	Dauer [h]	Tiefe [cm] außerordentliche Ereignisse
1988						
W 6 28.10.1988 (140 h)	—	—	—	1 (67)	67	• 1- 2,5 cm; ein großer Eh- anstieg mit max. 460 mV
W 7 28.10.1988 (580 h)	4 (3)	1 (5)	—	—	5	• 0 cm
W 14 31.10.1988 (510 h)	1 (3)	—	—	—	3	• 3 cm
W 17 28.10.1988 (100 h)	—	—	—	—	—	
W 27 28.10.1988 (580 h)	8 (3)	21 (3)	28 (6)	7 (15)	6	• 1cm und 4,5 cm
W 39 3.11.1988 (490 h)	5 (3)	2 (9)	11 (10)	—	8	ausschl. in 2. Hälfte des Protokolles; • 0 - 5,5 cm
W 12-A1 3.11.88 (770 h)	1 (2)	1 (4)	—	1 (12)	6	• 1,5 / 3 cm; + 400 h - Ereignis mit max. 650 mV
W 12-II 3.11.88 (720 h)	8 (2)	11(4)	5 (13)	4 (70)	11	• 1 / 2,5 cm;
W 12-A2 3.11.88 (770 h)	5 (8)	5 (16)	3 (13)	—	12	• 1 cm, später • 1 - 2,5 cm
W 12-II2 3.11.88 (740 h)	2 (7)	3 (7)	1 (82)	2 (45)	7	zunächst • 0,5 - 1,5 cm später • 2 - 3,5 cm
W 11-A1 3.11.88 (750 h)	1 (1)	2 (2)	—	—	2	• 0 cm; + 180 h - Ereignis mit max. 220 mV
W 11-II 3.11.88 (770 h)	22 (2)	—	—	—	2	• 1 / 2,5 cm
W 11-A2 3.11.88 (740 h)	3 (7)	7 (14)	4 (9)	2 (33)	14	• 0,5 / 5,5 cm; + 156 h - Ereignis mit max.. 135 mV

WEST/OST Beginn und Dauer der Messung	ΔEh 50-100 mV	ΔEh 101-200 mV	ΔEh 201-300 mV	ΔEh > 300 mV	Dauer [h]	Tiefe [cm] außerordentliche Ereignisse
W 11-12 3.11.88 (740 h) 1989	2 (8)	10 (6)	21 (8)	—	7	• 2,5 cm
W 2 9.2.1989 (120 h)	—	—	—	—	—	
W 5 9.2.1989 (75 h)	—	—	—	—	—	
W 10 9.2.1989 (95 h)	—	3 (9)	—	—	9	• 1,5 cm
W 13 7.2.1989 (330 h)	1 (22)	26 (12)	—	—	12	• 2,5 cm; dichte Pulsfolge mit 2 Pulsen pro Tag
W 14 7.2.1989 (60 h)	—	—	—	—	—	
W 15 7.2.1989 (300 h)	3 (6)	2 (4)	12 (13)	5 (10)	11	• 2,5 cm
W 16 7.2.1989 (240 h)	—	—	—	—	—	
Ø 21 9.2.1989 (100 h)	—	1 (14)	—	—	—	• 2 cm
Ø 22 9.2.1989 (100 h)	—	—	—	—	—	
Ø 27 7.2.1989 (160 h)	—	—	—	—	—	
Ø 30 7.2.1989 (180 h)	—	—	—	—	—	
Ø 32 7.2.1989 (400 h)	1 (1)	1 (22)	—	—	—	• 0 cm
Ø 35 7.2.1989 (230 h)	—	—	—	—	—	
Ø 14 27.5.1989 (2000 h)	5 (5)	3 (10)	—	—	7	• 1 cm; fortschreitende Oxid. bis 1,5 cm (100 mV)
W 16-1 26.5.1989 (2200 h)	2 (14)	—	—	1 (1400)* ¹	—	* ¹ Oxidat.welle bis 2,5 cm 10-Ø-Rohr mit <u>Lanice</u>
W 16-2 26.5.1989 (2200 h)	—	—	—	1 (1000)* ²	—	* ² Oxidat.welle bis 5 cm 10-Ø-Rohr mit <u>Lanice</u>
W 5-1 26.5.1989 (2150 h)	2 (26)	4 (17)	—	—	20	• 0,5 / 1,5 cm; 10-Ø-Rohr

ANHANG 1

WEST/OST Beginn und Dauer der Messung	ΔEh 50-100 mV	ΔEh 101-200 mV	ΔEh 201-300 mV	ΔEh > 300 mV	Dauer [h]	Tiefe [cm] außerordentliche Ereignisse
W 5-2 26.5.1989 (2240 h)	3 (11)	5 (11)	1 (550) ^{*3}	—	11	• 1 cm; ^{*3} Ereignis nur bei • 0,5 cm; 10-Ø-Rohr
W 2-1 26.5.1989 (1940 h)	—	2 (7)	5 (8)	1 (40)	8	• 0,5 / 2 cm
W 2-2 26.5.1989 (1940 h)	2 (6)	16 (8)	1 (17)	—	9	• 3 cm
W 2-3 26.5.1989 (1940 h)	2 (4)	7 (14)	—	—	—	• 0,5 cm
W 11 30.8.1989 (790 h)	1 (4)	3 (10)	—	—	—	• 0,5 - 3,5 cm
Ø 23 30.8.1989 (790 h)	—	1 (10)	—	—	—	• 1 cm
W 13 30.10.1989 (350 h)	—	1 (13)	4 (10)	—	—	• 0,5 cm; + Oxidation am Ende (> 50 h; • 0,5 - 2 cm)
W 21 30.10.1989 (500 h)	—	3 (5)	—	—	—	• 3,5 cm; Eh > 500 mV bis zu 3 cm Tiefe
W 24 30.10.1989 (500 h)	—	—	—	—	—	Auswurf von Sediment zeigt sich an 1. - 4. Draht
W 25 30.10.1989 (570 h)	—	—	—	2 (8)	—	• 0 cm; Schwankungen des Eh bei • 0 cm deutlich

KUNSTKERNE Beginn und Dauer der Messung	ΔEh 50-100 mV	ΔEh 101-200 mV	ΔEh 201-300 mV	ΔEh > 300 mV	Dauer [h]	Tiefe [cm] außerordentliche Ereignisse
1990 "Kunstkerne"						
KuKe 2- 9 6.2.90 (2400 h)	—	—	6 (50)	—	50	• 0,5 - 2 cm
KuKe 2-10 6.2.90 (2400 h)	26 (5)	71 (9)	11 (12)	—	8	• 5 / 0,5 - 2 cm; dichte Pulsfolge mit 2 Pulsen d ⁻¹
KuKe 2-11 6.2.90 (2400 h)	26 (7)	14 (8)	—	—	8	• 4,5 / 9 - 10 cm
KuKe 2-12 6.2.90 (2400 h)	11 (6)	33 (11)	19 (13)	1 (50)	12	• 4,5 / 7,5 cm; zunehmend auch • 4,5 - 9 cm
KuKe 2-14 6.2.90 (2400 h)	17 (7)	7 (18)	1 (10)	—	10	• 4,5 / 6,5 cm; häufig Schwankung um ≤ 50 mV
KuKe 3-17 8.2.90 (2400h)	—	2 (77)	—	—	77	• 0,5 / 3,5 cm

KuKe 3-18 8.2.90 (2400h)	11 ^{*4} (2)	11 (10)	—	—	6	• 4,5 / 10 cm; ^{*4} davon 2 90 und 163 h
KuKe 3-19 8.2.90 (2400h)	2 (11)	—	1 (8)	—	10	• 2 / 7 cm
KuKe 3-20 8.2.90 (2400h)	11 (3)	9 (6)	—	—	4	• 6 / 13,5 cm
KuKe 3-22 8.2.90 (2400h)	7 (5)	3 (18)	9 (5)	113 (6) ^{*5}	6	• 4 / 3 - 6 cm; + 200 h - Er- eignis • 3 cm (max. 2 mV) ^{*5} s. Ergebnisteil III.2.2.1.

ANHANG 2

Anhang 2: An künstlichen Gängen erzeugte Oxidationsereignisse:

- 1.Spalte: Abstand der Eh-Lanze vom künstlichen Gang
 2.Spalte: Anzahl der Pt-Drähte, die auf O₂ reagieren
 3.Spalte: Temperatur im Experiment
 4.Spalte: Eh-Änderung und maximal erreichter Eh-Wert
 5.Spalte: Dauer des Ereignisses; Definition siehe Kapitel 2.5.1.
 6.Spalte: Ursachen sind O₂ (oder Na₂S) im Oberflächenwasser, das durch den Gang gepumpt wurde. Bei Nummern 1 und 2 wurde Oberflächenwasser direkt mit einer Kanüle ins Sediment eingespritzt; • gibt Tiefenhorizont der Reaktion an.

laufende Nummer Datum	Abstand [mm]	Anzahl der Drähte	Temperatur [°C]	ΔEh max Eh	Dauer max Eh	Ursache der Eh-Änderung
1. 24.2.89			5	301 +143	2 d	2 cm ³ H ₂ O eingespritzt • 4,5 cm
2. 8.3.89		5	5	320 +102	10 h	5 cm ³ H ₂ O eingespritzt • 1 -3,5 cm
3. 27.5.89	?	3	13	373 +154	4 d	künstlicher Gang / Oberflächenwasser
4. 10.1.90	1,5	2	14	343 +130	10 h	künstlicher Gang / Oberflächenwasser
5. 8.2.90	2,5	1	14	410 +200	95 h	künstlicher Gang / Oberflächenwasser
6. 8.2.90	2,5	-	14	-	-	künstlicher Gang / 0,32 mM S ²⁻
7. 8.2.90	2,5	-	14	-	-	künstlicher Gang / O ₂ - freies Oberflächenwasser
8. 26.4.90	5	-	6	-	-	künstlicher Gang / Oberflächenwasser
9. 26.4.90	3	1	6	309 +74	100 h	künstlicher Gang / Oberflächenwasser
10. 26.4.90	1,5	2	6	290 +105	135 h	künstlicher Gang / Oberflächenwasser