

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Das Werk bzw. der Inhalt darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtsinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

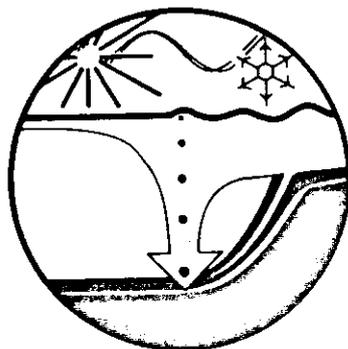
Copyright and Moral Rights for this thesis are retained by the author and/or other copyright owners. The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

BERICHTE

aus dem

SONDERFORSCHUNGSBEREICH 313

VERÄNDERUNGEN DER UMWELT - DER NÖRDLICHE NORDATLANTIK



09. Nov. 1992



Nr. 35

**Mikrobieller Abbau von organischem
Material an Grenzzonen**

- erläutert an Beispielen von Sedimenten der Nordsee und
des Europäischen Nordmeeres

MARION KÖSTER

Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel	Nr. 35	S. 1-148	1.8.1992
--	--------	----------	----------

Nr. 35

Mikrobieller Abbau von organischem Material an Grenzzonen

- erläutert an Beispielen von Sedimenten der Nordsee und des Europäischen Nordmeeres



Marion Köster

Inhaltsverzeichnis

Seite

1. Einleitung	1
2. Charakterisierung der Untersuchungsgebiete	6
2.1. Sedimente in der Nordsee	6
2.2. Sedimente im Europäischen Nordmeer	9
3. Methoden zur Analyse physikochemischer, chemischer und mikrobiologischer Parameter	15
3.1. Aufarbeitung der Sedimentkerne	15
3.2. Sedimenteigenschaften	16
3.2.1. Temperatur, pH-Wert, Oxidations-Reduktions- potential	16
3.2.2. Wassergehalt	16
3.2.3. Organischer Kohlenstoff und Stickstoff	17
3.3. Enzymatischer Abbau von organischem Material	19
3.3.1. Grundlagen der Messung	19
3.3.2. Aufarbeitung der Proben	21
3.3.3. Standardisierung der Methode	24
3.4. Anorganische Nährstoffe	33
3.4.1. Nährsalze (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ , PO_4^{3-})	33
3.4.2. Eisen	33
3.4.3. Karbonatsystem und Nettofreisetzungsraten von CO_2	37
3.5. Bakterielle Besiedlung	39
3.5.1. Gesamtbakterienzahl	39
3.5.2. Bakterielle Biomasse	40
3.5.3. Biomasseproduktion	43

4. Einfluß abiotischer Parameter auf den enzymatischen Abbau von organischem Material	45
4.1. Temperatur	46
4.2. Druck	50
4.3. Salinität	52
5. Enzymatischer Abbau und mikrobielle Remineralisierung von organischem Material	54
5.1. Variationen der Abbauprozesse in Sedimentprofilen der Nordsee	54
5.1.1. Charakterisierung der Aktivitätsgradienten in sandigen Schlicksedimenten	55
5.1.2. Einfluß der Makrofauna in schlickigen Sand-sedimenten	59
5.1.3. Entwicklung der Redoxsprungschicht als Ausdruck mikrobieller Abbauprozesse	65
5.1.4. Variationen der Bakterienzahl und des Größenspektrums bakterieller Biomasse an Grenzflächen	69
5.2. Stimulation der Abbauprozesse durch biogene Strukturen in Sedimentprofilen des Europäischen Nordmeeres	75
5.2.1. Einfluß epibenthischer Foraminiferen auf den Abbau und die Ablagerung von organischem Material	76
5.2.2. Beitrag der Infauna zu enzymatischen Abbauprozessen	83
5.2.3. Bedeutung unterschiedlicher Besiedlungsstrukturen für den Abbau und die Remineralisierung von organischem Material	87
6. Induktion enzymatischer Aktivitäten	98
6.1. Konzeption eines Fütterungsexperimentes	99
6.2. Eintrag und Einarbeitung von organischem Material in das Sediment	99
6.3. Induktion mikrobieller Aktivitäten	101
6.3.1. Enzymatische Aktivitäten	101
6.3.2. Inkorporation der Hydrolyseprodukte	103
6.3.3. Zellzahl, Biomasse	104

7. Diskussion	106
7.1. Bedeutung der Messung enzymatischer Abbauaktivitäten	106
7.2. Konzentration enzymatischer Abbauaktivitäten an Grenzzonen in küstennahen Sedimenten	109
7.3. Enzymatischer Abbau und Ablagerung von organischem Material in pelagischen Sedimenten	116
7.4. Enzymatische Substratumsätze als Schlüsselparameter für mikrobielle Aktivitäten	122
8. Zusammenfassung	133
9. Summary	135
10. Literatur	138

1. Einleitung

In den Sedimenten borealer und polarer Meeresgebiete des Nordatlantiks (Nordsee, Europäisches Nordmeer) spielen bei der Zersetzung von organischem Material sowohl die Mikroorganismen (mikroskopisch kleine Organismen $< 150 \mu\text{m}$, KARL 1982) als auch die benthische Meio- und Makrofauna eine wichtige Rolle. Letztere schaffen durch Grab-, Fortbewegungs-, Ventilations- und Freßaktivitäten spezielle Habitats für Mikroorganismen. Es ist zu erwarten, daß sich durch die Aktivität der Benthosorganismen verursachte Partikel- und Flüssigkeitstransporte unmittelbar auf mikrobielle Besiedlungsmuster und Abbauaktivitäten auswirken (ALLER 1982, RHOADS 1982). Beiträge zu wechselseitigen Beziehungen zwischen Infauna und physikochemischen Sedimenteigenschaften in marinen und limnischen Lebensräumen werden in dem Buch "Animal-Sediment Relations" (MCCALL and TEVESZ 1982) zusammengefaßt.

Abbildung 1 gibt einen schematischen Überblick über die Abbauprozesse von organischem Material im Sediment. Der Großteil des sedimentierten organischen Materials liegt als partikulärer Kohlenstoff vor, der erst in gelöster Form von den Mikroorganismen als Nährstoff- und Energiequelle genutzt werden kann. Der wesentliche Schritt beim Abbau von partikulärem organischem Material wird durch die enzymatische Hydrolyse eingeleitet, an der sowohl mikrobielle Enzyme als auch Enzyme von Meio- und Makrofauna beteiligt sind. Höhermolekulares partikuläres Material wird enzymatisch in kleinere Moleküle gespalten, die in gelöster Form von den Mikroorganismen aufgenommen und in Biomasse eingebaut oder unter Verbrauch verschiedener Elektronenakzeptoren (O_2 , Mn^{4+} , NO_3^- , Fe^{3+} , SO_4^{2-} und CO_2) respiriert werden. Endprodukte mikrobieller aerober und anaerober Abbauaktivitäten sind regenerierte Nährsalze und Kohlendioxid (Abb. 1), die in das Bodenwasser diffundieren können und damit den Primärproduzenten wieder zur Verfügung stehen. Da die Konzentrationen der Elektronenakzeptoren das diagenetische Milieu im Sediment bestimmen, beeinflussen die mikrobiellen Abbaureaktionen unmittelbar das Oxidations-Reduktionspotential im Sediment.

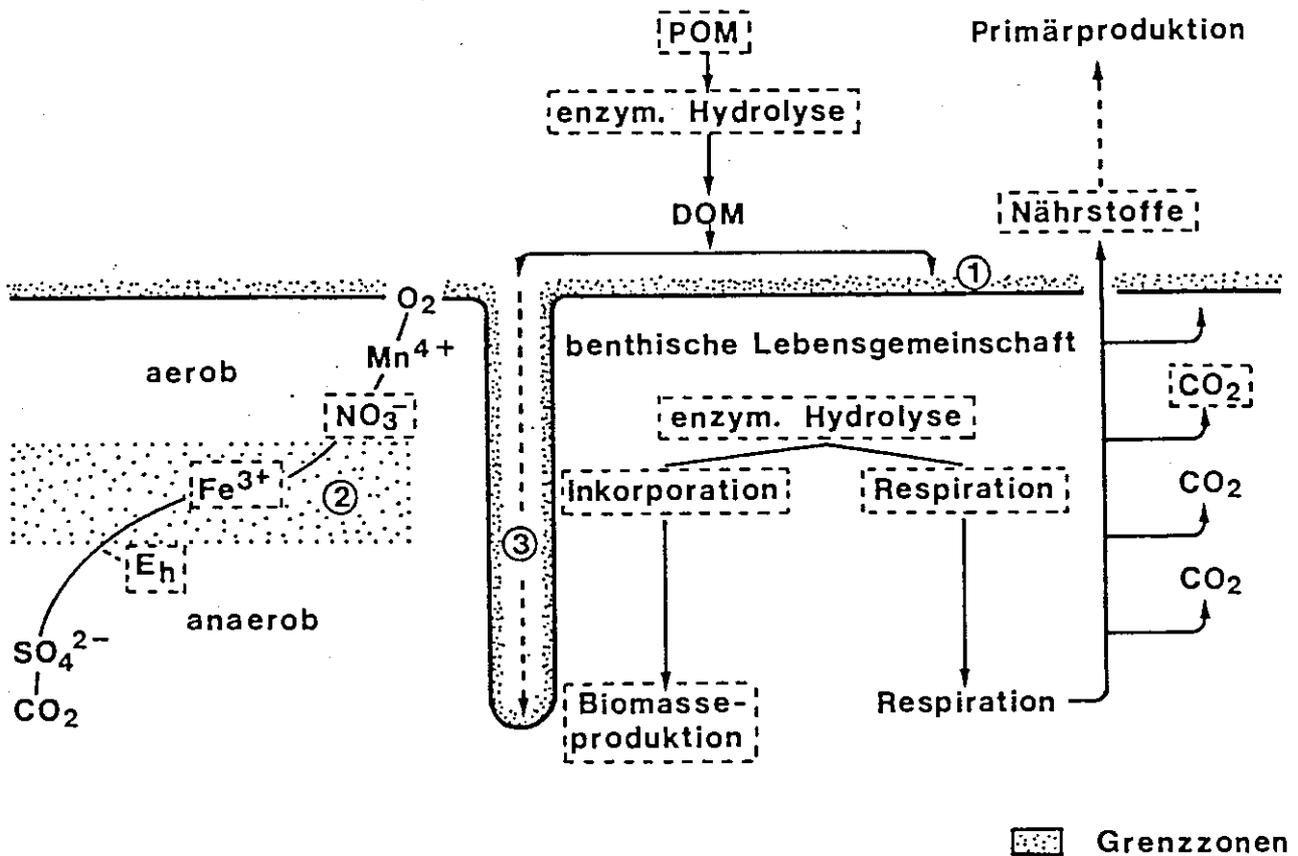


Abb. 1: Schematische Darstellung von Abbauprozessen von organischem Material an Grenzschichten im Sediment (1=Sedimentoberfläche, 2=Redoxsprungschicht, 3=Gangsystem). Im linken Teil der Abbildung ist die mikrobielle Oxidation von gelöstem organischem Material (DOM) unter Verbrauch verschiedener Elektronenakzeptoren dargestellt. Die Konzentration der Elektronenakzeptoren bestimmt unmittelbar das Redoxpotential (E_h). Die vorliegende Arbeit nimmt insbesondere auf die Messung der eingerahmt dargestellten Parameter Bezug.

Bei der Messung des enzymatischen Abbaus von partikulärem organischem Material war es häufig schwierig, zwischen "bakteriellen" (solche, die ausschließlich auf Bakterien zurückzuführen sind) und "mikrobiellen" Prozessen (solche, an denen neben Bakterien auch andere mikroskopisch kleine Organismen wie beispielsweise Cyanobakterien, Pilze, einzellige Algen und Protozoen beteiligt sein können) zu unterscheiden. Daneben sind in benthischen Systemen die mit Meio- und Makrofaunaorganismen assoziierten enzymatischen Aktivitäten zu berücksichtigen. Bei den gemessenen Aktivitäten wurde, wenn keine eindeutige Zuordnung möglich

war, der Begriff "mikrobiell" verwendet. Bei der Bestimmung der Zellzahl und Biomasse konnte auf Grund der mikroskopischen Analyse eine eindeutigere Differenzierung der Mikroorganismen vorgenommen werden. Es zeigte sich, daß Bakterienzellen eindeutig dominierten und deshalb die Begriffe "Bakterienzahl" und "Bakterienbiomasse" rechtfertigen.

Die Abbildung 1 zeigt, daß Grenzflächen, die durch Gradienten physikochemischer und biologischer Parameter charakterisiert sind, für enzymatische Abbauprozesse von fundamentaler Bedeutung sind. Als solche Grenzzonen sind z.B die Sedimentoberfläche, die Redoxsprungschicht (Grenzzone zwischen oxischen und anoxischen Bedingungen) und biogene Strukturen zu charakterisieren. Besondere Bedeutung für den Stoffaustausch und -umsatz kommt der Kontaktzone Sediment/Bodenwasser zu, da hier eine Intensivierung biologischer Prozesse zu erwarten ist. An dieser Grenzfläche wird sedimentiertes Material durch benthische Aktivitäten modifiziert und abgebaut. Dabei werden Nährstoffe regeneriert und aus dem Porenwasser in das Bodenwasser freigesetzt. Die Redoxsprungschicht zeigt den Übergang vom oxischen zum anoxischen Milieu an. Das Aneinanderstoßen extrem gegensätzlicher Milieubedingungen kann zu einer Stimulation mikrobieller Stoffwechselaktivitäten führen (z.B. gesteigerte CO₂-Fixierung, erhöhter enzymatischer Abbau, erhöhte Bakterienzahlen und Biomasseproduktion; REICHARDT 1986 b, 1988 b). Neben detaillierten Untersuchungen der Abbauprozesse an der Sedimentoberfläche und an der Redoxsprungschicht wird besondere Beachtung auf enzymatische Aktivitäten gelegt, die mit biogenen Strukturen (Gangsysteme, fecal pellets, Meio- und Makrofaunaorganismen) assoziiert sind. Ventilationsprozesse (Irrigation) und Freßaktivitäten der Infauna führen dazu, daß sedimentiertes organisches Material in Gangsysteme transportiert und dort angereichert wird. Somit stellen Gangsysteme Sekundäroberflächen dar, die von Mikroorganismen bevorzugt besiedelt werden. In den Untersuchungen wird versucht, einen detaillierten Einblick in die Abbaumuster von organischem Material in diesen Mikrohabitaten zu gewinnen.

Bisher beschäftigen sich nur wenige Arbeiten damit, wie sich Grenzzonen und spezifische Besiedlungsstrukturen auf die Konzentration, den enzymatischen Abbau und die Remineralisierung von organischem Material in Sedimenten auswirken. Mit Hilfe ausgewählter Beispiele aus Sedimenten der Nordsee und des Europäischen Nordmeeres wird versucht, die Abbaumuster von organischem Material in Abhängigkeit von den Umgebungsfaktoren zu beschreiben. Nordseesedimente werden in dieser Arbeit gegenüber den pelagischen Sedimenten des Europäischen Nordmeeres als Flachwassersedimente bezeichnet. Die Flachwassersedimente, die saisonalen Einflüssen (Licht, Temperatur, Durchmischungsprozesse) unterliegen, sind dadurch gekennzeichnet, daß relativ große Nährstoffmengen zur Verfügung stehen. Das organische Material wird schnell in das Sediment eingearbeitet und abgebaut. Unter stagnierenden Bedingungen können anoxische Bedingungen direkt an der Sedimentoberfläche auftreten. Pelagische Sedimente sind dagegen nährstofflimitiert. Der Abbau von organischem Material konzentriert sich generell auf die Sedimentoberfläche. Dabei bleiben aerobe Bedingungen wahrscheinlich bis in mehrere Dezimeter Sedimenttiefe erhalten.

Die Bestimmung mikrobiologischer, chemischer und physikochemischer Parameter ermöglichte es, ein detailliertes Bild des Abbaus von organischem Material in komplexen benthischen Lebensräumen zu gewinnen. Dabei müssen mit geeigneten Methoden Konzentration, enzymatischer Abbau und Remineralisierung von organischem Material erfaßt werden. Verteilungsmuster von organischem Kohlenstoff, Stickstoff sowie der C/N-Verhältnisse lassen auf die Menge, Zusammensetzung und Verwertbarkeit von organischem Material schließen. Als Maß für die Hydrolyse von organischem Material wurden enzymatische Abbauaktivitäten, als Maß für Remineralisierungsprozesse und benthische Gesamtrespiration Verteilungsmuster von Nährsalzen und CO₂-Nettoreisetzungsraten bestimmt. Ergänzende mikroskopische Untersuchungen gaben Aufschluß über bakterielle Besiedlungsmuster. Biomasseproduktionsraten wurden durch die mikrobielle Aufnahme gelöster radioaktiv-markierter Substanzen bestimmt. Da viele der angewandten Methoden für benthische Systeme modifiziert und standardisiert werden mußten,

werden sie ausführlich im Methodenteil dieser Arbeit beschrieben. Insbesondere wird beim enzymatischen Abbau von organischem Material auf den Einfluß von Umgebungsparametern wie Temperatur, Druck, Salinität und Nährstoffversorgung eingegangen. Der Einfluß benthischer Besiedlungsmuster und anderer oben genannter Umgebungsparameter auf den mikrobiellen Abbau von organischem Material wird an Beispielen von Sedimenten der Nordsee und des Europäischen Nordmeeres erläutert. Am Ende des Ergebnisteils wird ein Experiment vorgestellt, in dem die Reaktion einer Benthosgemeinschaft auf die Verfügbarkeit von Nährstoffen verfolgt wird.

Die Beziehungen zwischen den enzymatischen Aktivitäten und anderen Faktoren wie Nährstoffversorgung (Konzentration von organischem Kohlenstoff und Stickstoff), Besiedlungsstrukturen (Epifauna, Infauna), Respiration, bakterielle Zahl, Biomasse und Biomasseproduktion werden an Beispielen der Flachwassersedimente und pelagischen Sedimente herausgearbeitet und diskutiert.

2. Charakterisierung der Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungen zum enzymatischen Abbau von organischem Material in marinen Sedimenten werden anhand von charakteristischen Beispielen aus verschiedenen benthischen Lebensräumen vorgestellt. Die Untersuchungen erstrecken sich auf Flachwasser- und pelagische Sedimente des Nordatlantiks (Nordsee, Europäisches Nordmeer). Die Abbauprozesse von organischem Material in Sedimenten der Nordsee werden wesentlich durch saisonale Variationen in den Umweltbedingungen (Temperatur- und Salinitätsschwankungen, terrigene Einträge, Sedimentation von Planktonblüten) beeinflusst. In den Sedimenten des Europäischen Nordmeeres herrschen dagegen relativ stabile Umweltbedingungen vor: permanente Dunkelheit, niedrige Temperatur, konstanter Salzgehalt und hoher Druck. Wesentlicher Steuerungsfaktor für Abbauprozesse in der Tiefsee ist die Verfügbarkeit von Nährstoffen, die in der Regel gering ist und ausgeprägten saisonalen Variationen unterliegt. Insofern sind pelagische Sedimente des Europäischen Nordmeeres ideale Sedimente, um den Einfluß von lokal und saisonal variierenden Parametern, wie Nährstoffversorgung und benthische Besiedlungsstrukturen, auf mikrobielle Aktivitäten unter Ausschluß komplexer Beeinflussungen durch physikochemische Parameter zu untersuchen.

2.1. Sedimente in der Nordsee

Lage der Untersuchungsstationen, Probenentnahmen. Die für die Probennahme ausgewählten Flachwasserstationen liegen in der Deutschen Bucht, ungefähr 10 Seemeilen südwestlich bzw. südöstlich von Helgoland. Diese Stationen (Stat. NS 1, 54°01'N 07°49'E, Wassertiefe 35 m; Stat. NS 2, 54°03'N 08°05'E, Wassertiefe 28 m, in der Elbwasserfahne gelegen) wurden im Rahmen eines BMFT-Projektes ("Biomechanische Einwirkungen auf Schad- und Nährstoffe im Meeressediment") von Anfang Februar 1989 bis Ende Januar 1991 in vierteljährlichen Abständen aufgesucht (nähere Darstellung des Projektes bei FORSTER 1991, KITLAR 1991, TEUCHER 1991). Während des Untersuchungszeitraumes lag die Temperatur der Sedimente zwischen 5 °C (im Winter) und 18 °C (im

Spätsommer und Herbst). In der folgenden Tabelle 1 sind die Daten über den Zeitpunkt der Probennahme, die in-situ Sedimenttemperaturen und die eingesetzten Probennahmegeräte zusammengestellt.

Tab. 1: Übersicht über den Zeitpunkt der Probennahme, die in-situ Temperatur und die eingesetzten Probennahmegeräte (MC: Multicorer, GKG: Großkastengreifer).

Stat. NS 1	Stat. NS 2	Temperatur [°C]	Probennahmegerät
23.10.88	24.10.89	14	MC
03.02.89	04.02.89	6	MC
22.05.89	23.05.89	9	GKG
22.08.89	23.08.89	17-18	GKG
22.10.89	23.10.89	14	MC
30.01.90	31.01.90	5-6	GKG

Da aus logistischen Gründen nicht immer der Multicorer (ausgerüstet mit 8 Stechrohren; innerer Durchmesser 10 cm, Länge 60 cm; nähere Beschreibung bei BARNETT et al. 1984) für die Beprobung der Nordseesedimente eingesetzt werden konnte, erfolgte die Probenentnahme alternativ mit Plexiglas-Stechrohren (innerer Durchmesser 10 cm, Länge 30 cm), die aus dem Großkastengreifer (Oberfläche 0.25 m²) gezogen wurden. Nach der Probenentnahme wurden die Sedimentkerne belüftet und bis zum Zeitpunkt der Aufarbeitung bei in-situ Temperaturen gehältert.

Sedimentcharakterisierung. Die ausgewählten Stationen unterschieden sich in ihren Sedimenteigenschaften (Wassergehalt, Korngrößenverteilung, organischer Gehalt, Karbonatgehalt) und in ihrer benthischen Besiedlung (Tab. 2). Daher waren sie geeignet, um unterschiedliche Muster im enzymatischen Abbau von organischem Material in benthischen Systemen zu verfolgen.

Die überwiegende Fraktion in Sedimenten der Station NS 1 bestand aus schlickigem Sand mit einem relativ geringen Anteil an organischem Kohlenstoff (C_{org} 0.1-0.6% TG; Tab. 2). An der Station NS 2 überwog der sandig-schlickige Anteil in den Sedimenten. Der Anteil an organischem Kohlenstoff war hier um das 6 bis 10

fache (C_{org} 1.0-3.5% TG; Tab. 2) gegenüber den C_{org} -Werten in den schlackigen Sandsedimenten erhöht.

Benthische Besiedlung. Die Sedimente der Station NS 1 waren zu allen Jahreszeiten stark mit Makrofaunaorganismen (siehe Tab. 2) besiedelt. Im August 1989 wurde ein starkes Auftreten einer *Lanice*-Population beobachtet (ca. 10-15 Individuen pro Stechrohr). Die Bioturbationsaktivitäten der Infauna ließen sich bis in mehrere cm Tiefe verfolgen. Die Sedimente der Station NS 2 waren dagegen generell wenig mit Makrofauna besiedelt. Eine quantitative und qualitative Bestimmung der Makrofauna wurde von KITLAR (1991) für den Zeitraum von Oktober 1988 bis August 1989 zusammengestellt.

Tab. 2: Charakterisierung der Sedimente an den Stationen NS 1 und NS 2.

Station	NS 1	NS 2
Wassergehalt [%]	24-37	40-80
C_{org} [%TG]	0.1-0.6	1.0-3.5
Karbonat [% C_{gesamt}]	60-70	30-50
dominante Korngrößenfraktion	Feinsand (Mittelsand) mit Schlickanteil	Silt mit Sandteil
benthische Besiedlung (dominante Vertreter)	Crustacea: <i>Callianassa subterranea</i> Echinodermata <i>Echiurus echiurus</i> <i>Ophiura albida</i> Bivalvia: <i>Abra alba</i> <i>Nucula nitida</i> Polychaeta: <i>Nephtys spec.</i> <i>Lanice conchilega</i> <i>Owenia fusiformis</i>	keine nennenswerten Makrofauna
Bioturbation	stark	kaum

2.2. Sedimente im Europäischen Nordmeer

Lage der Untersuchungsstationen, Probenentnahmen. Mikrobielle Abbauaktivitäten in Sedimenten des Europäischen Nordmeeres wurden im Rahmen des Sonderforschungsbereiches 313 ("Sedimentation im Europäischen Nordmeer") untersucht. Forschungsschwerpunkt dieses Sonderforschungsbereiches sind Sedimentationsprozesse im Europäischen Nordmeer. Im Vordergrund der interdisziplinären Untersuchungen steht die Rekonstruktion der Zirkulation der ozeanischen Wassermassen und ihre Abbildung im Sediment. Da im Europäischen Nordmeer extrem gegensätzliche Wassermassen (vom Golfstrom beeinflusster Norwegischer Strom und von arktischen Wassermassen beeinflusster Ostgrönlandstrom) nebeneinander auftreten, bieten die Sedimente in dieser Region ein einzigartiges Beispiel der Abbildung von rezenten und fossilen Sedimentationsereignissen.

In der 2. Antragsphase des SFB 313 (1988-1990) wurden die sedimentmikrobiologischen Untersuchungen zum Abbau von organischem Material im Teilprojekt A3 ("Reaktion des Benthals auf den Partikelfluß") ausgeführt. Dieses Teilprojekt befaßte sich mit der Modifikation und Abbildung von pelagischen Signalen in Sedimenten. Insbesondere wurde die Reaktion des Benthals auf pulsartige Einträge von organischem Material verfolgt.

In den Jahren 1988 bis 1990 führten die Expeditionen vom Vøring-Plateau, über den zentralen Teil des Europäischen Nordmeeres (Jan Mayen Bruchzone) bis zum westlichen Kontinentalschelf der Barentssee (südlich von Spitzbergen). Insbesondere wurden in der Jan Mayen Bruchzone gelegene Stationen bearbeitet. Daneben waren nordwestlich von Jan Mayen Stationen am Hang einer Tiefseekuppe und am Kontinentalhang der westlichen Barentssee gelegene Stationen ("Bäreninselprofil"; Abb. 2, 3) von großem Interesse.

Die Tabelle 3 gibt einen Überblick über die Expeditionen, auf denen Probenmaterial bis in 31 cm Sedimenttiefe mit Multicorer oder Großkastengreifer gewonnen wurde. Aus Abbildung 2 ist die Lage der bearbeiteten Stationen in der Norwegisch-Grönländischen See zu entnehmen; die Positionsdaten der Stationen sind in Tabelle 4 zusammengestellt.

Tab. 3: Übersicht über die Expeditionen mit den Hauptuntersuchungsgebieten (VP: Vøring-Plateau, JMFZ: Jan Mayen Bruchzone, KP: Kuppenprofil nordwestlich Jan Mayen, KBS: Kontinentalhang der Barentssee) und die eingesetzten Probennahmegeräte (MC: Multicorer, GKG: Großkastengreifer).

Expedition	Datum	Region	Probennahmegerät
M 7/4-5	17.08.-28.09.88	VP, JMFZ	MC, GKG
M 10/3	15.06.-12.07.89	JMFZ, KP	MC
M 13/1	06.07.-31.07.90	KBS	MC

Die Temperatur der untersuchten Sedimente lag zwischen -1 und 0 °C, der Salzgehalt im Bodenwasser bei etwa 35‰, der Druck in Abhängigkeit von der Wassertiefe zwischen 150 und 300 bar.

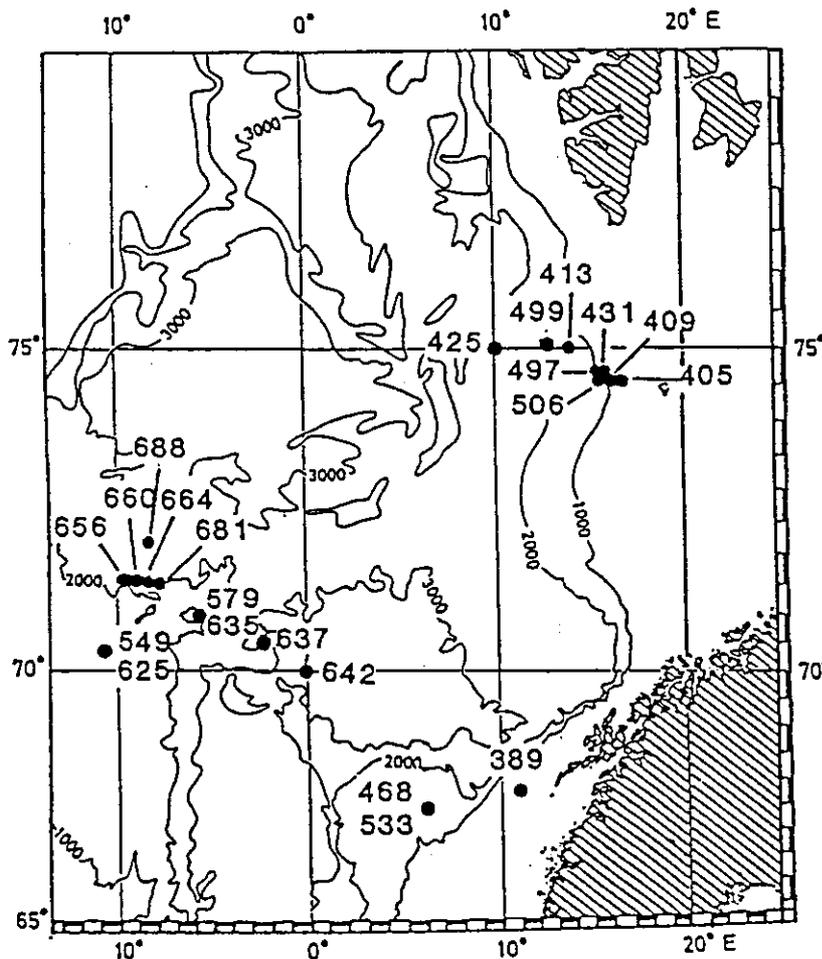


Abb. 2: Lage der bearbeiteten Stationen (Meteorexpeditionen M 7/4-5, M 10/3 und M 13/1) in der Norwegisch-Grönländischen See.

Tab. 4: Positionsdaten der während der Meteorexpeditionen M 7/4-5, M 10/3 und M 13/1 untersuchten Stationen im Europäischen Nordmeer.

Stat.	Datum	Wassertiefe [m]	Position Breite	Länge
1988: M 7/4-5				
468	19.08.88	1243	67° 44.1' N	05° 55.0' E
533	30.08.88	1240	67° 44.0' N	05° 55.6' E
549	09.09.88	1735	70° 57.4' N	05° 32.4' W
576	18.09.88	1745	70° 20.1' N	10° 37.8' W
579	19.09.88	1735	70° 57.4' N	05° 32.9' W
1989: M 10/3				
625	18.06.89	1710	70° 20.0' N	10° 37.5' W
635	21.06.89	1751	70° 57.4' N	05° 32.7' W
637	22.06.89	2728	70° 32.0' N	02° 00.2' W
642	24.06.89	3230	70° 02.2' N	00° 09.1' E
656	30.06.89	1922	71° 35.9' N	08° 29.4' W
660	02.07.89	1887	71° 35.9' N	08° 31.8' W
664	04.07.89	1390	71° 37.0' N	08° 40.6' W
681	06.07.89	1168	71° 37.8' N	08° 41.0' W
688	09.07.89	2530	72° 06.5' N	08° 34.1' W
1990: M 13/1				
389	12.07.90	1421	68° 29.5' N	10° 51.4' W
405	15.07.90	376	74° 50.9' N	16° 02.1' E
409	16.07.90	879	74° 51.0' N	15° 23.0' E
413	17.07.90	1747	75° 00.1' N	13° 59.9' E
425	19.07.90	2528	75° 20.0' N	10° 00.0' E
431	21.07.90	1306	74° 59.4' N	14° 41.1' E
497	26.07.90	1338	74° 59.5' N	14° 41.8' E
499	26.07.90	2003	75° 10.0' N	12° 39.8' E
506	27.07.90	1084	74° 53.3' N	15° 12.0' E

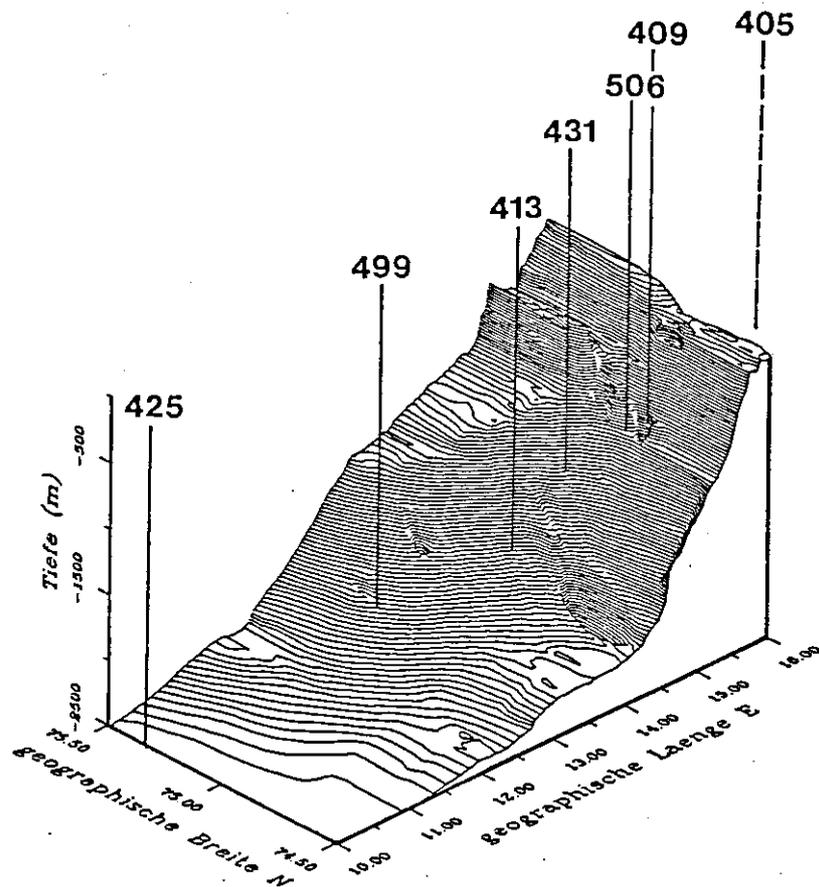


Abb. 3: Dreidimensionale Darstellung des Kontinentalhanges der westlichen Barentssee mit der Lage der untersuchten Stationen (nach BLAUME 1991).

Sedimentcharakterisierung. Sedimente der Norwegisch-Grönländischen See sind durch einen hohen Ton/Feinsilt Anteil (50-80%) charakterisiert. In der Regel sind diese Sedimente erst in größerer Tiefe anoxisch. Bei der Probennahme mit dem Multicorer und dem Großkastengreifer (Eindringtiefe in das Sediment maximal 30-40 cm) wurden die anoxischen Sedimentzonen nicht erreicht. Die in Oberflächensedimenten (0-30 cm) gemessenen Redoxprofile lagen stets in einem Bereich > 400 mV.

Am Kontinentalhang (z.B. Bäreninselprofil) oder am Hang einer Tiefseekuppe kann sich die Sedimentzusammensetzung des Oberflächensedimentes regional stark ändern. Da leichtes, feinputikuläres Material mit der Strömung hangabwärts transportiert wird, nimmt mit zunehmender Entfernung vom Schelf der Sandanteil in den Oberflächensedimenten ab. Im Flachwasserbereich des Kontinental-

schelfs bestehen die Sedimente an der Oberfläche zu einem großen Teil aus Sand (z.B. Stat. 405); Sedimente am Fuß des Kontinentalhangs (z.B. Stat. 425) bestehen dagegen fast ausschließlich aus siltigem Schlick. Die Oberflächensedimente der Stationen am Hang einer Tiefseekuppe nordwestlich von Jan Mayen (Stat. 656, 660, 664, 681) wiesen einen hohen Anteil an Grobsand auf; in größerer Sedimenttiefe nahm dann der Tonanteil zu.

Benthische Besiedlung. Grundlegende Arbeiten über benthische Besiedlungsstrukturen (ROMERO-WETZEL 1987, 1989 a, 1989 b) zeigten, daß Sedimente des Vøring-Plateaus (Wassertiefe 1243 m) durch hohe biologische Aktivitäten gekennzeichnet sind. Die Besiedlungsdichten der Makrofaunaorganismen (Epifauna und Infauna) erreichten Werte von bis zu 1000 Individuen m^{-2} . Um abzuschätzen, inwieweit benthische Aktivitäten (Bioturbationseffekte) den Abbau von organischem Material beeinflussen, war vor allem das Vorkommen gangbauender Makrofaunaorganismen von besonderem

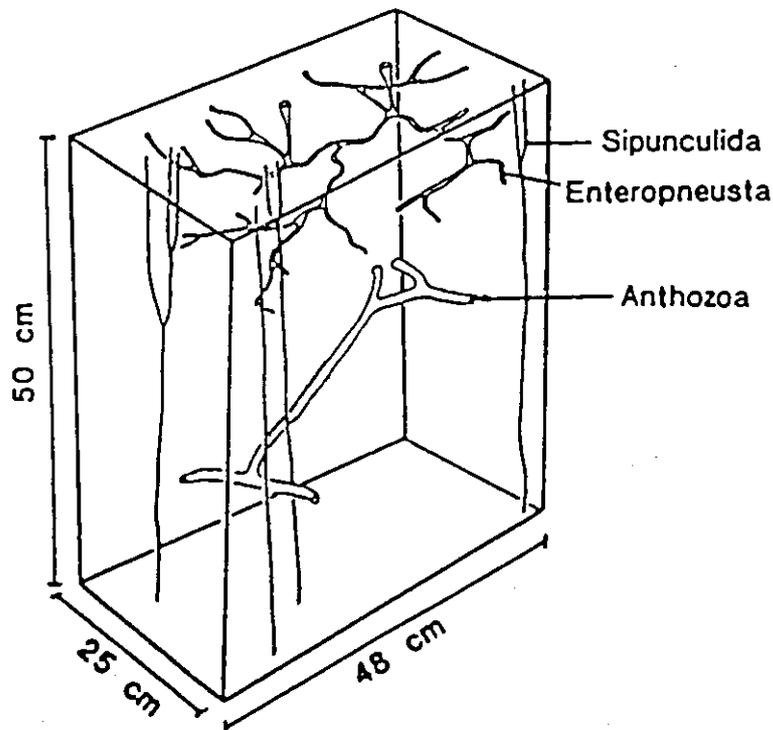


Abb. 4: Darstellung der wichtigsten Gangsysteme von Infaunaorganismen in Sedimenten des Vøring-Plateaus (modifiziert nach ROMERO-WETZEL 1989).

Interesse. Zu den Hauptvertretern der Infauna zählten Enteropneusten (*Stereobalanus canadensis*), Echiuriden (*Echiurus spec.*), Sipunculiden (*Nephasoma spec.*) und Anthozoen (*Cerianthus vogtii*). Der Verlauf der Gangsysteme der Infaunaorganismen ist schematisch in einem Blockdiagramm (Abb. 4) dargestellt. Die zumeist horizontal verlaufenden Gangsysteme der Enteropneusten konzentrierten sich auf eine Zone in 8-10 cm Sedimenttiefe, in der graues siltiges Sediment an grüngraues Sediment angrenzte. Die millimeterdicken, stark verzweigten und vertikal verlaufenden Gangsysteme der Sipunculiden und die mehrere Zentimeter dicken Gänge der Anthozoen konnten bis in eine Tiefe von 40 cm nachgewiesen werden.

Für die Untersuchung des Einflusses von epibenthischen Organismen auf den enzymatischen Abbau von organischem Material waren in der Jan Mayen Bruchzone Stationen von besonderem Interesse, deren Oberflächensedimente dicht mit agglutinierten Großforaminiferen der Gattungen *Hyperammina* und *Reophax* (THIES 1991) besiedelt waren (Stat. 549, 576, 625, 635 und 681).

In Sedimenten der Stationen am Kontinentalhang der westlichen Barentssee (Bäreninselprofil) traten benthische Besiedlungsmuster auf, die sich stark in ihrer Artenzusammensetzung voneinander unterschieden (näher beschrieben im Kapitel 5.2.3.). Eine am Kontinentalhang auftretende Hochakkumulationszone, in der durch erhöhte Sedimentation die Mächtigkeit des Holozäns mehrere Meter umfaßte, war von besonderem Interesse, um mikrobielle Abbauaktivitäten zu untersuchen.

3. Methoden zur Analyse physikochemischer, chemischer und mikrobiologischer Parameter

3.1. Aufarbeitung der Sedimentkerne

Pro Station wurden in der Regel 4-5 Sedimentkerne aufgearbeitet. Das generelle Aufarbeitungsschema ist aus Tabelle 5 zu entnehmen. Redoxpotential, anorganische Nährstoffe sowie enzymatische Aktivitäten wurden unmittelbar nach der Probennahme bestimmt. Für die Bestimmung des Wassergehaltes sowie der Konzentrationen an organischem Kohlenstoff und Stickstoff wurden sofort nach der Probennahme mehrere 50 cm³ Spritzen eingefroren. Wegen der zeitaufwendigen Analysen konnten nicht immer alle Parameter für die entsprechende Station bearbeitet werden.

Tab. 5: Generelles Schema für die Aufarbeitung der Sedimentkerne. Mit * markierte Parameter wurden sofort bestimmt; die mit + bezeichneten Parameter wurden zwecks späterer Aufarbeitung eingefroren.

Sedimentkern	Parameter
Nr. 1	* Temperatur, * Redoxpotential, * pH, + Wassergehalt
Nr. 2	* Nährsalze (NO ₃ ⁻ , NO ₂ ⁻ , NH ₄ ⁺ , PO ₄ ³⁻) + Fe ³⁺
Nr. 3	* enzymatische Aktivitäten + Gesamtbakterienzahl und Biomasse
Nr. 4	(*) Inkorporation von radioaktiv markierten Substraten, * CO ₂ -Nettoreisetzung
Nr. 5	+ organischer Kohlenstoff und Stickstoff

3.2. Sedimenteigenschaften

3.2.1. Temperatur, pH-Wert, Oxidations-Reduktionspotential

Sofort nach der Probennahme wurde in einem der Sedimentkerne die Temperatur (in ca. 3 cm Sedimenttiefe) mit einem Digitalthermometer gemessen. Vertikalprofile von Redoxpotential und pH-Wert wurden mit Platinelektroden (Ingold) bis in eine Tiefe von 10 cm aufgenommen. Um die Heterogenität in den Sedimentkernen zu berücksichtigen, wurden die Profilmessungen an 2-3 verschiedenen Stellen im Kern durchgeführt. Nach einer Angleichszeit von etwa 15 Minuten wurde das Redoxpotential abgelesen. Die Potentialwerte wurden um + 207 mV gegen eine Normalwasserstoffelektrode unter Berücksichtigung der in-situ Temperatur korrigiert. Die Zone der stärksten Änderung des Redoxpotentials zeigte die Redoxsprungschicht an. Zu bedenken bleibt, daß bei der Messung des Redoxpotentials mit Ingold-Platinelektroden die Meßgenauigkeit ± 50 mV beträgt. Somit konnte nur die ungefähre Lage der Redoxsprungschicht bestimmt werden. Innerhalb der Redoxsprungschicht, im oxisch-anoxischen Grenzbereich, war es von großem Interesse, die enzymatischen Abbauaktivitäten zu verfolgen.

3.2.2. Wassergehalt

Für die Bestimmung des Wassergehaltes in verschiedenen Sedimenttiefen wurden mehrere 2 cm³ Spritzen pro Horizont horizontal in die Sedimentsäule eingeführt. Die Proben wurden in Nalgene Plastikbeutel überführt, zugeschweißt und bei -20 °C eingefroren. Bei der späteren Aufarbeitung im Labor wurde nach dem Auftauen des Sedimentes das Naßgewicht bestimmt und nach zweitägiger Trocknung bei 60 °C das Trockengewicht. Die Differenz zwischen Naßgewicht (100%) und Trockengewicht ergibt den Wassergehalt. Für die Oberflächensedimente wurden Dreifachbestimmungen ausgeführt, für die tieferen Horizonte Doppelbestimmungen. Die Abweichungen der Parallelbestimmungen betragen weniger als 5%.

3.2.3. Organischer Kohlenstoff und Stickstoff

Konzentration und Zusammensetzung des organischen Materials bestimmen mikrobielle Substratumsätze in Sedimenten. Die Konzentrationen an organischem Kohlenstoff und Stickstoff in den Sedimentproben wurden mit einem Perkin Elmer CHN-Analyzer (240 C) analysiert. Getrocknete Proben (48 h, 60 °C) wurden in Silberschiffchen eingewogen. Für sandige Sedimente mit einem relativ geringen Gehalt an organischer Substanz wurden Einwaagen im Bereich von 100 mg Trockengewicht benötigt, für schlickige Sedimente dagegen waren Einwaagen von etwa 50 mg Trockengewicht ausreichend. Für Oberflächenhorizonte wurden 3 Parallelproben eingewogen, für tiefere Horizonte 2 Proben. Die eingewogenen Proben wurden in Teflongestellen in einen Exsikkator gestellt und 48 Stunden mit konzentrierter HCl bedampft, um Karbonate als CO₂ auszutreiben. Nach 2 Tagen wurden die behandelten Proben nochmals mit 1-2 Tropfen konzentrierter HCl beträufelt, um eventuell vorhandene Karbonatreste vollständig zu entfernen. Da die Behandlung der Proben mit konzentrierter HCl erfolgte, ist eine teilweise Decarboxylierung des organischen Materials nicht auszuschließen (Folge: erniedrigte C_{org} Werte). Nach der Säurebehandlung wurden die Proben erneut bei 60 °C getrocknet und bis zum Zeitpunkt der Analyse im Exsikkator aufbewahrt.

Vor und nach einer jeden Meßserie wurden Eichungen mit Acetanilid (71.09% C, 10.36% N) durchgeführt. Die mit der Eichsubstanz Acetanilid durchgeführten Kalibrierungskurven verliefen für Kohlenstoff und Stickstoff in einem Bereich von 320 bis 3555 µg C bzw. 47 bis 518 µg N (entspricht einer Einwaage der Eichsubstanz zwischen 450 und 5000 µg) linear (Korrelationskoeffizienten und Anzahl der Meßpunkte der Eichkurven für organischen Kohlenstoff und Stickstoff: $r_C = 1.000$, $n_C = 18$; $r_N = 1.000$, $n_N = 20$). Dieser untersuchte Konzentrationsbereich entspricht dem Meßbereich des CHN-Analyzers. Die Abweichungen zwischen den Parallelproben betragen weniger als 5%.

Bestimmung des Karbonatgehaltes. Eine angenäherte Bestimmung der Karbonatkonzentration erfolgte aus der Differenz des Kohlen-

stoffgehaltes in nicht angesäuerten und angesäuerten Proben. Unter der Annahme, daß der weitaus größte Teil der Karbonate in den Sedimenten als CaCO_3 vorliegt, kann man die Konzentration des Kalziumkarbonates errechnen (VERARDO et al. 1990).

3.3. Enzymatischer Abbau von organischem Material

3.3.1. Grundlagen der Messung

In marinen Sedimenten wird partikuläres organisches Material durch intra- und extrazelluläre Enzyme abgebaut, die hochmolekulares Material hydrolysieren. Die niedermolekularen Bausteine werden für den Aufbau von Biomasse oder für die Respiration genutzt. Enzyme, die katabolische Stoffwechselprozesse steuern, werden teils von Bakterienzellen ausgeschieden, teils aber tragen auch Enzyme von Meio- und Makrofaunaorganismen (z.B. Verdauungsenzyme) und durch Lyse freigesetzte Enzyme wesentlich zum Abbau von organischem Material bei (KÖSTER et al. 1991).

Die enzymatische Hydrolyse von organischem Material ist der einleitende und geschwindigkeitsbestimmende Schritt bei der Oxidation von organischem Material. Da geeignete in-situ Meßmethoden für die Bestimmung enzymatischer Abbauaktivitäten in Sedimenten fehlen, werden in enzymatischen Untersuchungen zumeist farbstoffmarkierte Modellsubstrate eingesetzt. Das Prinzip der Messung beruht darauf, daß ein an das Substrat gekoppelter Farbstoff durch enzymatische Hydrolyse freigesetzt wird. Durch die Bestimmung der Konzentration des freigesetzten Farbstoffes in Zeitreihenexperimenten können enzymatische Aktivitätsraten ermittelt werden. Als Modellsubstrate stehen kovalent-gebundene Farbstoffderivate oder fluoreszenzmarkierte Substrate zur Verfügung (REICHARDT 1988 a, HOPPE 1991, MEYER-REIL 1991), deren Eignung zur Bestimmung enzymatischer Aktivitäten in Sedimenten in Vorversuchen überprüft wurde.

Partikuläre Substrat-Farbstoffderivate (z.B. Hide Powder Azure, Amylopektin, MEYER-REIL 1984, REICHARDT 1986 a, 1988 a), die am besten die Natur von partikulärem organischem Material simulieren, eigneten sich für die Untersuchungen wenig, da keine homogene Verteilung des Substrates im Sediment erreicht werden konnte. Außerdem zeichneten sich diese Substrate durch hohe Eigenextinktionen aus, die die Messung geringer Umsatzraten

erschwert. Längere Inkubationszeiten, die die mikrobielle Proliferation begünstigten, waren häufig die Regel. Die Sensitivitätsgrenze für die Bestimmung der Konzentration des freigesetzten Farbstoffes liegt bei einer spektralfluorometrischen Messung in einem Bereich von 10^{-8} Mol.

Die Verwendung fluoreszenzmarkierter gelöster Substrate für die Messung enzymatischer Aktivitäten wurde mit Substraten wie Methylcoumarinylamid (MCA)-Derivaten und Fluoresceindiacetat (FDA) überprüft. MCA-Aminosäurederivate sind Substrate, die substratspezifisch von Peptidasen gespalten werden. Fluoresceindiacetat wird dagegen unspezifisch von Esterasen (Peptidasen, Lipasen, Glucosidasen, Phosphatasen) in Acetat und Fluorescein gespalten (Abb. 5; MEDZON and BRADY 1969, SCHNÜRER and ROSSWALL 1982). Da die Konzentration des freigesetzten Farbstoffes fluorometrisch (Sensitivitätsgrenze: 10^{-13} M) bestimmt werden kann, können im Vergleich zur photometrischen Messung um mehrere Größenordnungen niedrigere Konzentrationsbereiche erfaßt werden.

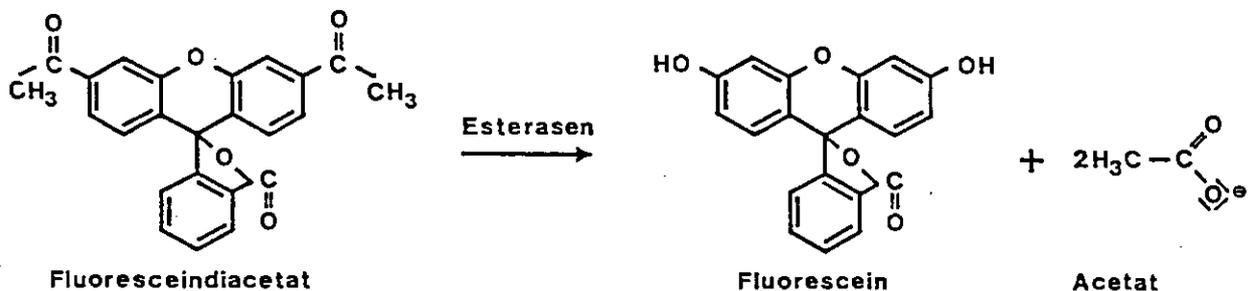


Abb. 5: Enzymatische Spaltung von Fluoresceindiacetat in Acetat und Fluorescein (verändert nach MEDZON and BRADY 1969).

Bei der Verwendung von künstlichen Substraten (im Sättigungsbereich) ist nur eine Aussage über ein enzymatisches Aktivitätspotential zulässig. Das hydrolytische Potential wird vom Pool der natürlichen Enzyme bestimmt, deren Konzentration und Zusammensetzung wiederum von Spektrum und Menge der natürlichen Substrate gesteuert wird (MEYER-REIL 1991). Insofern spiegeln Änderungen in den enzymatischen Abbauaktivitäten die vorausgegangene Nährstoffsituation wider.

Das enzymatische Aktivitätspotential wurde in suspendierten Sedimentproben bestimmt, da die von MEYER-REIL (1986) beschriebene Injektionstechnik wegen der unzureichenden Verteilung des injizierten Substrates nicht für tonig-siltige Tiefseesedimente eingesetzt werden konnte. Eine Übertragung der Aussage auf natürliche enzymatische Aktivitäten in ungestörten Sedimenten ist somit begrenzt.

Da in marinen Sedimenten der enzymatische Abbau von partikulärem organischen Material durch eine Vielzahl von Enzymen eingeleitet wird, wurde als ein relativ unspezifisches Modellsubstrat Fluoresceindiacetat ausgewählt. Der Einsatz dieses Substrates versprach eine ausreichende Sensitivität, um auch noch sehr geringe enzymatische Aktivitäten zu messen, wie sie in pelagischen Sedimenten der Tiefsee zu erwarten sind.

3.3.2. Aufarbeitung der Proben

Aufarbeitung der Sedimentkerne. Bei der Aufarbeitung der Sedimentkerne wurde das über der Sedimentoberfläche stehende Bodenwasser mit einem Plastikschauch abgesaugt, gesammelt und durch Cellulosenitratfilter ($0.2 \mu\text{m}$) partikelfrei filtriert. Makrofaunaorganismen (Ophiuroiden, Bivalvia, Crustaceen) wurden mit einer Pinzette von der Sedimentoberfläche abgesammelt. Die Entnahme von Unterproben aus den oberen Sedimenthorizonten (0-7 cm) erfolgte mit abgeschnittenen 50 cm^3 Plastikspritzen (Innendurchmesser 2.9 cm, Länge 8 cm). Für die Beprobung tieferer Sedimenthorizonte (10-31 cm) wurden 10 cm^3 Spritzen eingesetzt (Innendurchmesser 1.5 cm, Länge 6.5 cm), die horizontal in die Sedimentsäule hineingeschoben wurden. Die Entnahme der Unterproben erfolgte stets aus verschiedenen Sedimentkernen.

Der Sedimentkern in der Spritze wurde mit einem Stempel vorsichtig hochgedrückt und mit einer Rasierklinge in Scheiben unterschiedlicher Dicke zerlegt. Die Scheibendicke wurde durch eine auf der Spritzenwandung aufgeklebte Millimeterskala kontrolliert. Grenzzonen, in denen Änderungen in den enzymatischen

Aktivitäten zu erwarten sind (z.B. Sedimentoberfläche, Redoxsprungschicht), wurden feinskalig in 2.5 mm dicke Sedimentscheiben aufgetrennt.

Aufarbeitung von biogenen Strukturen. Das Sedimentmaterial für Untersuchungen enzymatischer Abbauaktivitäten in Verbindung mit Makrofaunastrukturen (Gangsysteme von Enteropneusten, Echiuriden, Anthozoen) entstammte aus Probennahmen mit dem Großkastengreifer oder Multicorer auf dem Vøring-Plateau (Wassertiefe 1243 m; M 7/4-5: Aug./Sept. 1988; M 10/3: Juni/Juli 1989). Nachdem in den Sedimentkästen Gangsysteme freipräpariert worden waren, wurden Sedimentproben für die Analyse mikrobieller Aktivitäten mit einem Spatel aus den Gangwandungen in Millimeterabständen abgetragen. Als Referenzprobe diente Sediment aus der Umgebung des Ganges. Um die mit verschiedenen Körpersegmenten assoziierten enzymatischen Abbauaktivitäten eines Organismus bestimmen zu können, wurde dieser in verschiedene Kompartimente (z.B. Eichel, Kragen, Verdauungstrakt) zerlegt. Die Segmente wurden in filtriertes Seewasser überführt und mit einem Teflonpistill (FAUBEL and MEYER-REIL 1983) homogenisiert. Das Homogenat wurde für die enzymatische Analyse in mehrere 500 μ l Unterpoben (3 Zeitpunkte mit je 2 Parallelen) aufgeteilt und mit Substrat versetzt (Beschreibung der Probenaufarbeitung für die enzymatischen Analysen erfolgt unten). Kleine Organismen (Polychaeten, Ophiuroiden, Sipunculiden und Foraminiferen) wurden als Ganzes belassen und analysiert.

Für eine epifluoreszenzmikroskopische Bestimmung der Gesamtbakterienzahl wurden Unterproben der Sedimentsuspensionen (Gangwandungen, fecal pellets, Referenzsediment) mit Formalin fixiert (Endkonzentration 2%).

Durchführung der enzymatischen Analyse. Mit steril filtriertem Bodenwasser wurden Sedimentsuspensionen (Verdünnung 1:5) hergestellt. Dabei mußte darauf geachtet werden, daß das Sediment (insbesondere das tonig-siltige Tiefseesediment) mit einem Spatel gut eingerührt wurde. Die Gefäße (NUNC-Plastikdosen), in denen die Aufarbeitung der Sedimente erfolgte, wurden stets in Wasserbädern entsprechender in-situ Temperatur aufbewahrt. Aus den Suspensionen wurden unter ständigem gleichmäßigem Rühren 500 µl Proben entnommen, die mit jeweils 10 µl FDA (4.8 mM Stammlösung in Aceton) versetzt und gut gemischt (Vortex) wurden. Für jeden Sedimenthorizont wurden 10 Suspensionsproben (5 Zeitpunkte mit je 2 Parallelen) in Zeitreihen unter in-situ Temperatur inkubiert.

Inkubationszeiten, die in Vorversuchen unter in-situ Temperatur ermittelt wurden, richteten sich nach dem Grad der biologischen Aktivität in den Sedimentproben. Für Nordseesedimente und pelagische Sedimente waren Inkubationszeiten von 1-2 Stunden bzw. 2-3 Stunden ausreichend.

Nach entsprechender Inkubationszeit wurde die enzymatische Reaktion nach Zugabe von 3 ml steril filtriertem Bodenwasser (0 °C) durch Zentrifugation abgestoppt (0 °C, 6000 rpm, 10 Min.). Die Überstände wurden sofort abpipettiert, um eine weitere Reaktion zu unterbinden. Vor der Messung war ein Angleich der Proben an die Raumtemperatur erforderlich, da sich die Fluoreszenz mit der Temperatur verändert.

Die zuvor hergestellte Suspension diente als Ausgangsmaterial für weitere Analysen (z.B. Gesamtbakterienzahl, Biomasse, Inkorporation von radioaktiven Substraten; weitere Aufarbeitung siehe Kapitel 3.5.). Durch die gemeinsame Herkunft des Sedimentmaterials wurde die Vergleichbarkeit verschiedener Parameter gewährleistet.

Kontrollen. Um die nicht-biologische Aktivität in den Sedimenten zu bestimmen, wurden als Kontrollen Ansätze mit 500 µl Sedimentsuspension (1:5) in 10 ml Monovetten (Fa. Sarstedt) eingefüllt

und vor der Substratzugabe im Dampfdrucktopf 30 Minuten autoklaviert. In der Regel betragen die enzymatischen Aktivitäten in den Kontrollen weniger als 1% der in den Proben gemessenen Aktivitätswerte. Wie aus Arbeiten von MEYER-REIL (1981, 1986 b) entnommen werden kann, hemmen chemische Inhibitoren, wie beispielsweise Formalin, Quecksilberchlorid und Glutaraldehyd, enzymatische Abbauaktivitäten nur teilweise.

Aufarbeitung von eingefrorenen Sedimentblöcken zur Erstellung von zweidimensionalen Verteilungsmustern. Um ein zweidimensionales Verteilungsmuster der enzymatischen Aktivitäten zu erhalten, wurden aus eingefrorenen Nordseesedimentkernen Sedimentblöcke über eine Tiefe von 5 cm freipräpariert (Länge 5 bzw. 10 cm, Breite 0.5 cm). Die Sedimentblöcke wurden in gefrorenem Zustand mit einem Skalpell in Würfel mit einer Seitenlänge von 5 mm zerlegt. Die Sedimentwürfel (0.125 cm^3) wurden in Reagenzgläser überführt, 4.88 ml filtriertes Bodenwasser zugefügt und die Reaktion mit $10 \mu\text{l}$ FDA (4.8 mM) gestartet. Da für die enzymatischen Analysen nur wenig Sedimentmaterial zur Verfügung stand, beschränkte man sich auf eine einzige Inkubationszeit (0.7 h), die im linearen Bereich der Umsatz-Zeitkurve lag. Wegen möglicher Variationen in den Volumina der geschnittenen Würfel wurde nach der Analyse das Trockengewicht der Sedimentwürfel bestimmt. Die enzymatischen Aktivitäten wurden in diesen Untersuchungen als relative Fluoreszenzeinheiten pro 100 mg Trockengewicht angegeben.

3.3.3. Standardisierung der Methode

Kalibrierung. Die Messung der Konzentration des freigesetzten Fluoreszenzfarbstoffes im Überstand erfolgte in einem Spektralfluorometer (Kontron, SFM 25) gegen einen Standard von Fluorescein (Anregung 470 nm; Emission 510 nm). Die Kalibrierung richtete sich nach der Konzentration des freigesetzten Fluoreszenzfarbstoffes in der Probe (Bereich zwischen $0.001 \mu\text{M}$ und $10 \mu\text{M}$).

Vor der Probenaufbereitung wurden Kalibrierungskurven aufgenommen, indem aus einer Fluoresceinstammlösung (1 mM) mit Seewasser verschiedene Verdünnungsstufen (im Bereich zwischen 0.01 und 10 μM) hergestellt wurden. Die relative Fluoreszenz dieser Lösungen wurde gegen verschiedene Standardlösungen von Fluorescein (0.01 μM , 0.1 μM , 1 μM und 10 μM) gemessen. Jede Eichkurve wurde sowohl bei einer relativ unempfindlichen Einstellung des Standards (Konzentration des Standards = 10 relative Fluoreszenzeinheiten) als auch bei einer empfindlichen Einstellung (Konzentration des Standards = 100 relative Fluoreszenzeinheiten) aufgenommen (Abb. 6). Um mit einer größtmöglichen Meßempfindlichkeit zu arbeiten, ist eine Kalibrierung der Fluorescein-Standardlösung auf 100 Einheiten zu empfehlen. Die Abbildungen 6 a und b zeigen, daß die zu messende Konzentration der Probe nur mit einem Standard in einem entsprechenden Konzentrationsbereich optimal erfaßt werden kann. Tabelle 6 verdeutlicht, für welchen Konzentrationsbereich der gewählte Standard eingesetzt werden kann.

Tab. 6: Optimale Kalibrierungen für verschiedene Konzentrationsbereiche. Überschreitet die Konzentration des Fluoreszenzfarbstoffes in der Probe einen Wert von 1.5 μM , ist die Beziehung zwischen Konzentration und gemessener relativer Fluoreszenz nicht mehr linear (+: linear; -: nicht-linear).

Konzentration an Fluorescein in der Probe [μM]	Kalibrierung des Fluoresceinstandards [μM]	Linearität
0-0.015	0.01 μM = 100 EH	+
0-0.150	0.10 μM = 100 EH	+
0-1.500	1.00 μM = 100 EH	+
> 1.500	10.00 μM = 100 EH	-

Aus Abbildung 6 a wird ersichtlich, daß ein linearer Zusammenhang zwischen der Konzentration des Fluoreszenzfarbstoffes und gemessener relativer Fluoreszenz nur in niedrigen Konzentrationsbereichen (<1.5 μM) bestand. Für höhere Konzentrationen (> 1.5 μM) ergaben sich nicht-lineare Eichkurven. Um Umrechnungen

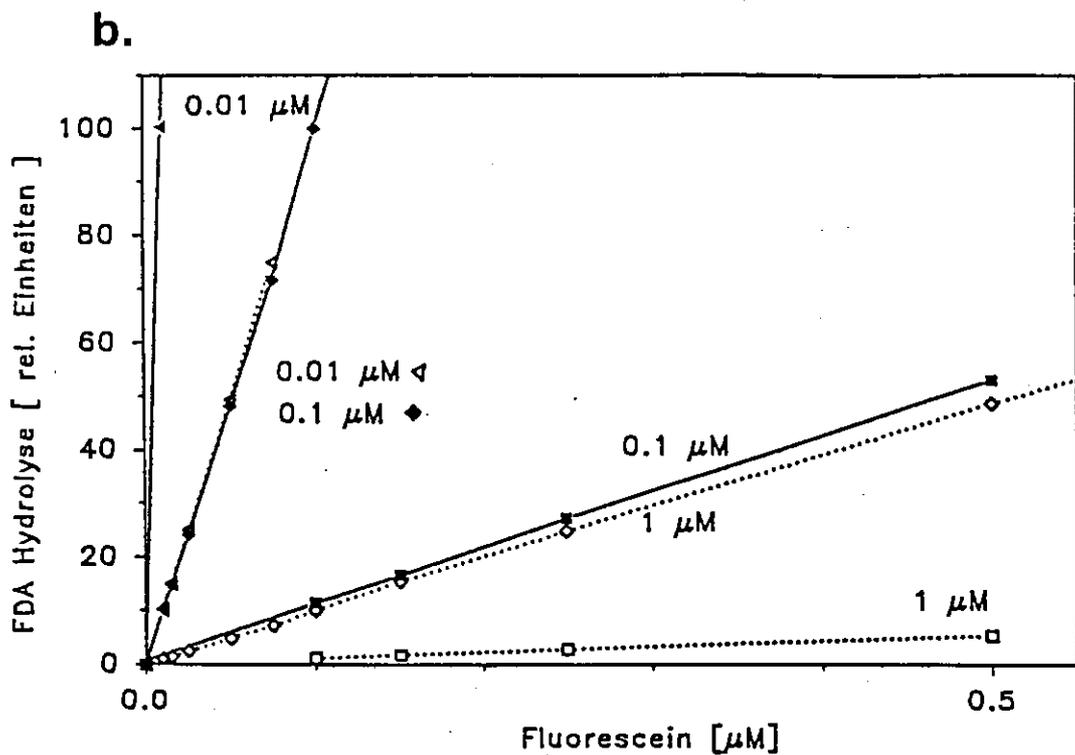
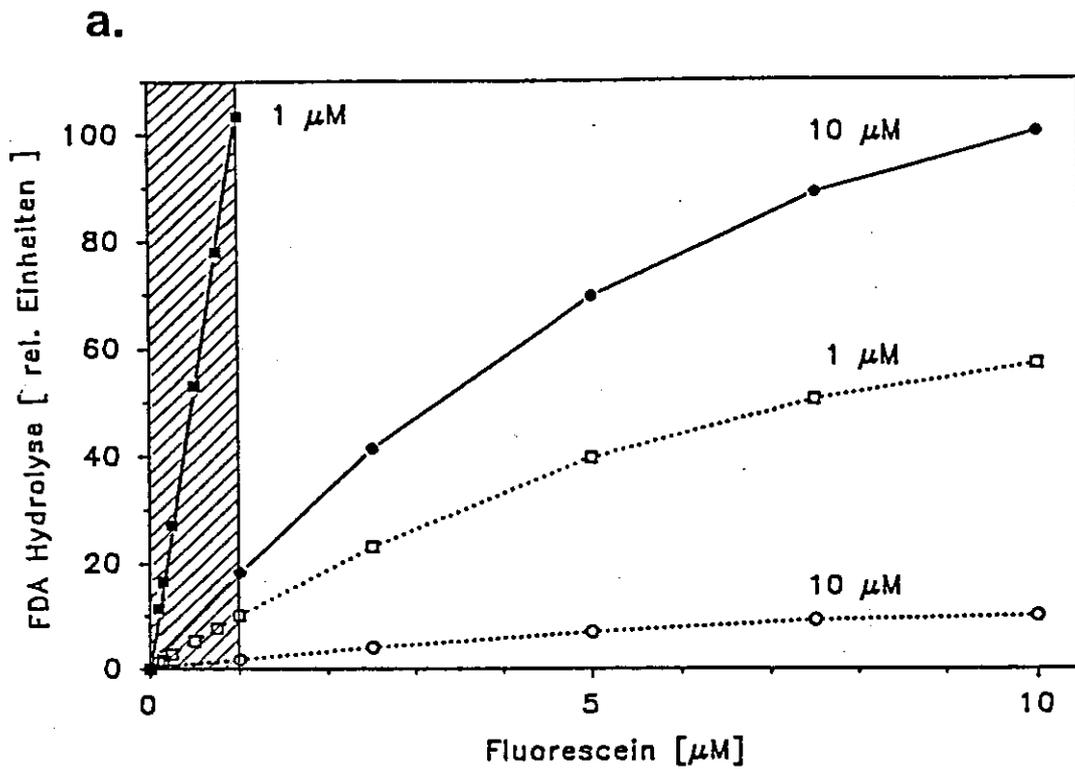


Abb. 6: Fluoresceinlösungen in einem Konzentrationsbereich zwischen 0.01 und 10 μM wurden gegen Standardlösungen verschiedener Konzentrationen (0.01, 0.1, 1 und 10 μM Fluorescein) gemessen. Die Konzentration des Standards wurde auf 10 bzw. 100 relative Fluoreszenzeinheiten eingestellt (gestrichelte Kurven: Konz. des Standards = 10 EH; durchgezogene Kurven: Konz. des Standards = 100 EH). Der schraffierte Bereich wird in der unteren Abbildung detailliert dargestellt.

zwischen verschiedenen Kalibrierungskurven zu vermeiden, wurden alle Zeitserien-Meßpunkte eines Horizontes bei einer einzigen Kalibrierung gemessen. Überschritt die Probe den Konzentrationsbereich der eingestellten Kalibrierung, wurde sie mit Seewasser verdünnt. In niedrigen Konzentrationsbereichen allerdings, in denen lineare Beziehungen vorliegen, lassen sich beispielsweise die Kalibrierungen $0.01 \mu\text{M} = 10 \text{ EH}$ und $0.1 \mu\text{M} = 10 \text{ EH}$ durch Multiplikation mit dem Faktor 10 direkt in $0.1 \mu\text{M} = 100 \text{ EH}$ bzw. $1 \mu\text{M} = 100 \text{ EH}$ umrechnen (siehe zusammenfallender Verlauf der gestrichelten und durchgezogenen Kalibrierungskurven in Abb. 6 unten).

Stabilität von Modellsubstrat und Fluoreszenzfarbstoff gegenüber Temperatur und pH. Um auszuschließen, daß die Versuchsergebnisse durch thermische oder chemische Instabilität des Substrates (FDA) bzw. des Fluoreszenzfarbstoffes (Fluorescein) beeinträchtigt wurden, wurde die Stabilität des Substrates in einem Temperaturbereich zwischen 0 und 40 °C überprüft. Partikelfrei filtrierte Seewasser wurde mit Substrat versetzt und 1 Stunde bei verschiedenen Temperaturen (1 °C, 20 °C und 40 °C) inkubiert. Die Menge des durch thermische Hydrolyse freigesetzten Farbstoffes betrug bei allen Temperaturen weniger als 1% der gesamten Farbstoffmenge, die in der Sedimentprobe bei entsprechender Temperatur freigesetzt wurde.

Eine starke pH-Wert-Abhängigkeit der Fluoreszenz des Farbstoffes Fluorescein wurde in einem Bereich zwischen pH 2.4 und 7.5 beobachtet (Abb. 7). Im pH-Bereich zwischen 7.5 und 8.0 (schraffierter Bereich in der Abbildung), der den in den Sedimenten gemessenen pH-Werten entspricht, blieb die gemessene relative Fluoreszenz konstant. GUILBAULT and KRAMER (1964) geben für den Farbstoff Fluorescein eine maximale Fluoreszenz bei einem pH-Wert von 8 an. In den vorliegenden Ergebnissen konnte gezeigt werden, daß die Fluoreszenz des Farbstoffes auch noch bei pH-Werten zwischen 8 und 11.2 unverändert blieb.

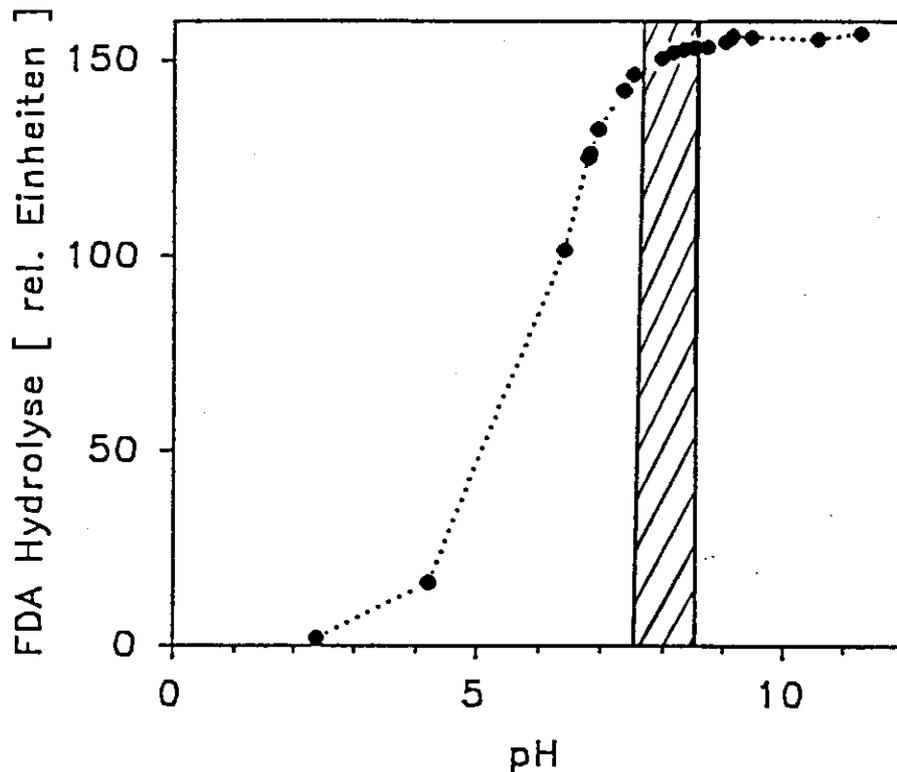


Abb. 7: Abhängigkeit der Fluoreszenz des Farbstoffes Fluorescein vom pH-Wert. Innerhalb des Arbeitsbereiches zwischen pH 7.5 und 8.5 (schraffierter Bereich) blieb die gemessene relative Fluoreszenz relativ konstant.

Adsorption des Farbstoffes. Um zu überprüfen, ob der freigesetzte Fluoreszenzfarbstoff von Sedimentpartikeln adsorbiert wird, wurden Sedimente (Zentralstation Vøring-Plateau; Wassertiefe 1243 m) aus verschiedenen Tiefen (0-1 cm, 2-3 cm, 9-10 cm) mit unterschiedlichen Konzentrationen an Fluorescein (0.01-1 μ M) versetzt. Die Wiederfundrate wurde aus dem Vergleich der in der Sedimentprobe gemessenen Konzentration gegenüber einem Standard bekannter Konzentration ermittelt. Diese lag für die untersuchten pelagischen Sedimente bei 98%.

Konzentrations-Zeitkurven. Um die enzymatischen Analysen im Substratsättigungsbereich auszuführen, wurden Konzentrations-Zeitreihen für verschiedene Sedimenttypen (Nordseesedimente, pelagische Sedimente) aufgenommen. Dazu wurden Sedimentsuspensionen unter Zugabe verschiedener FDA-Konzentrationen in Zeitreihen unter in-situ Temperatur inkubiert. Hierbei sollte gewährleistet sein, daß nur ein geringer Teil des zugesetzten Substrates hydrolysiert wird (weniger als 10% ; HARRISON et. al 1971, MALCOLM 1983). Die Analysen sollen im linearen Bereich der entsprechenden Konzentrations-Zeitkurve liegen, um Phänomene wie Induktion oder Substraterschöpfung auszuschalten (Abb. 8).

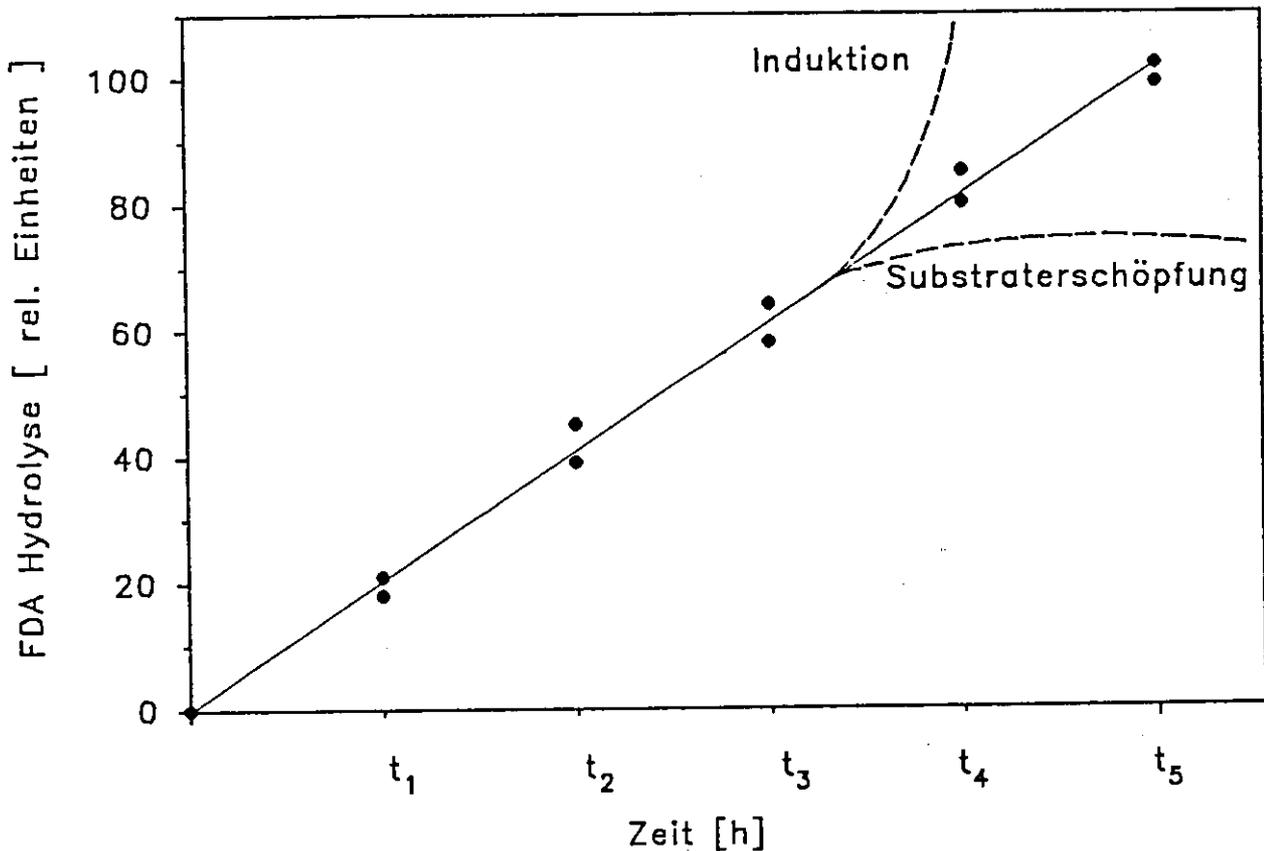


Abb. 8: Schematische Darstellung einer zeitabhängigen Aktivitätskurve (5 Zeitpunkte t_1 bis t_5 mit jeweils 2 Parallelen). Die enzymatische Abbaurate, die sich direkt proportional zur freigesetzten Menge des Fluoreszenzfarbstoffes in der Probe verhält, berechnet sich aus der Steigung der Aktivitätskurve mittels linearer Regression. Zeigte die Kurve mit zunehmender Zeit eine Abflachung (Substraterschöpfung) oder eine Induktion mikrobieller Aktivitäten, so wurden diese Punkte nicht in die Berechnung der Steigung einbezogen.

Berechnung der enzymatischen Umsätze. Die enzymatische Hydrolyse-
rate wurde aus der Steigung des linearen Abschnittes der Aktivi-
tätskurve mittels linearer Regression bestimmt (Abb. 8). Für die
Überprüfung der Signifikanz des Korrelationskoeffizienten konnte
in allen Fällen die Nullhypothese (= keine Korrelation) abgelehnt
werden, da für $n = 10$ (Anzahl der Meßpunkte pro Sedimenthorizont)
stets ein Korrelationskoeffizient $r > 0.950$ ermittelt wurde, der
auf dem 5% Niveau (Irrtumswahrscheinlichkeit) signifikant ist.
Trat gegen Ende der Inkubation ein nicht-linearer Verlauf der
Aktivitätskurve (z.B. Induktion mikrobieller Aktivitäten, Sub-
straterschöpfung; Abb. 8) auf, so wurden diese Meßpunkte für die
Berechnung der enzymatischen Abbauraten nicht verwendet. Unter
Berücksichtigung der analysierten Sedimentmenge, der gemessenen
relativen Fluoreszenz und der Kalibrierung erhält man die Hydro-
lyserate, die als freigesetzte Fluoresceinmenge pro cm^3 Sediment
und Stunde angegeben wurde.

Substratsättigungskurven. Indem man die aus dem linearen Ab-
schnitt der Konzentrations-Zeitreihen ermittelten Umsatzraten
gegen die Substratkonzentration in der Probe aufträgt, erhält man
die Substratsättigungskurve, aus der der Konzentrationsbereich
abgeleitet werden kann, in dem eine weitere Erhöhung der Sub-
stratkonzentration zu keiner Steigerung des Substratumsatzes
führt (maximale Umsatzgeschwindigkeit). Der Verlauf einer Sub-
stratsättigungskurve wird durch die Michaelis-Menten Konstante
(K_M) und durch die maximale Reaktionsgeschwindigkeit (v_{\max})
bestimmt. Indem man die Substratsättigungskurve unter Anwendung
der Lineweaver-Burk-Gleichung in eine Gerade transformiert,
lassen sich diese Konstanten aus den reziproken Werten der
Achsenabschnitte ermitteln. v_{\max} bezeichnet die maximale Reak-
tionsgeschwindigkeit, die erreicht wird, wenn das Substrat im
Überschuß vorliegt. Der K_M -Wert gibt die Substratkonzentration
an, bei der die Enzymaktivität halbmaximale Geschwindigkeit
erreicht, und ermöglicht eine Aussage über die Substrataffinität
der Enzyme. K_M -Werte von Enzymen liegen in einem Bereich zwischen
 10^{-2} bis 10^{-6} Mol (KARLSON 1984). Da das Substrat Fluoresceindi-
acetat unspezifisch von Hydrolasen gespalten wird, ist eine nie-
drige Substrataffinität der Enzyme zu erwarten (hoher K_M -Wert).

In Abbildung 9 ist eine Substratsättigungskurve eines Tiefseesedimentes (Vøring-Plateau) mit den entsprechenden Konzentrations-Zeitkurven dargestellt. Für die Erstellung der Konzentrations-Zeitkurven wurden Sedimentsuspensionen mit verschiedenen Substratkonzentrationen versetzt und bei 0 °C inkubiert. Aus der

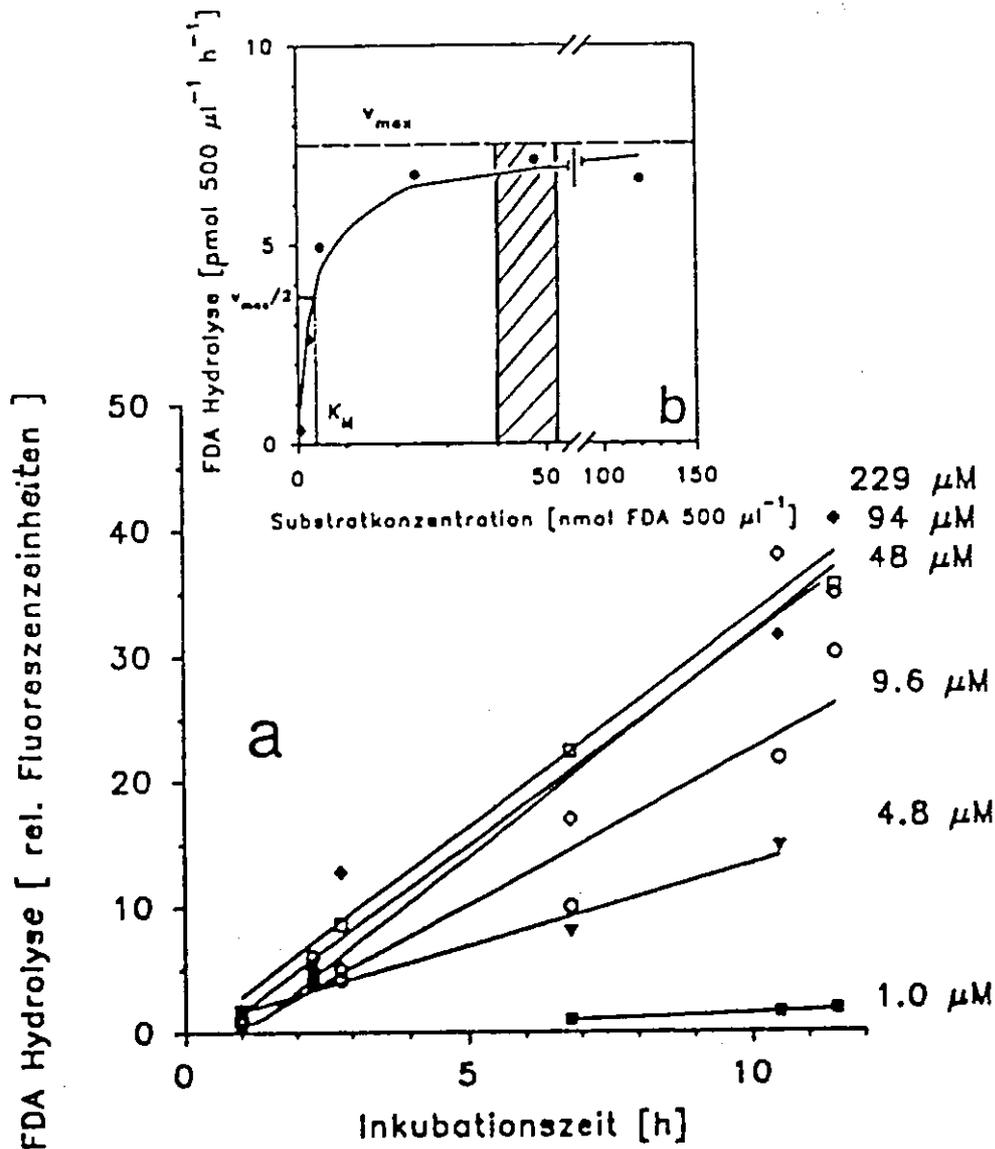


Abb. 9: Konzentrations-Zeitreihen (a) und Substratsättigungskurve (b) von eingefrorenem Tiefseesediment des Vøring-Plateaus (0-4 cm). An den Zeitkurven sind die Endkonzentrationen des Substrates in der Probe angegeben. Aus der Substratsättigungskurve ergab sich ein K_M -Wert von 3.4 nmol pro 500 μl Suspension und v_{max} -Wert von 7.4 nmol Fluorescein 500 μl Susp.⁻¹ h⁻¹. Der schraffierte Bereich gibt den Konzentrationsbereich an, in dem gearbeitet wurde.

Substratsättigungskurve (Abb. 9) wird ersichtlich, daß eine Zugabe von 10 μl 4.8 mM Substrat (entspricht einer Konzentration von 48 nmol FDA 500 μl^{-1} , schraffierter Bereich in Abb. 9) ausreicht, um die Enzyme mit Substrat zu sättigen.

Substratsättigungskurven für verschiedene Sedimenttypen sind in Abbildung 10 zusammengestellt. Sedimente der Nordsee und des Europäischen Nordmeeres zeigten ähnliche K_M -Werte (0.8-3.4 nmol pro 500 μl Suspension). Der unterschiedliche Verlauf der Substratsättigungskurven ist primär durch die Höhe der enzymatischen Aktivitäten bedingt, die von Flachwassersedimenten bis zu pelagischen Sedimenten mit und ohne Epifaunabesiedlung abnehmen.

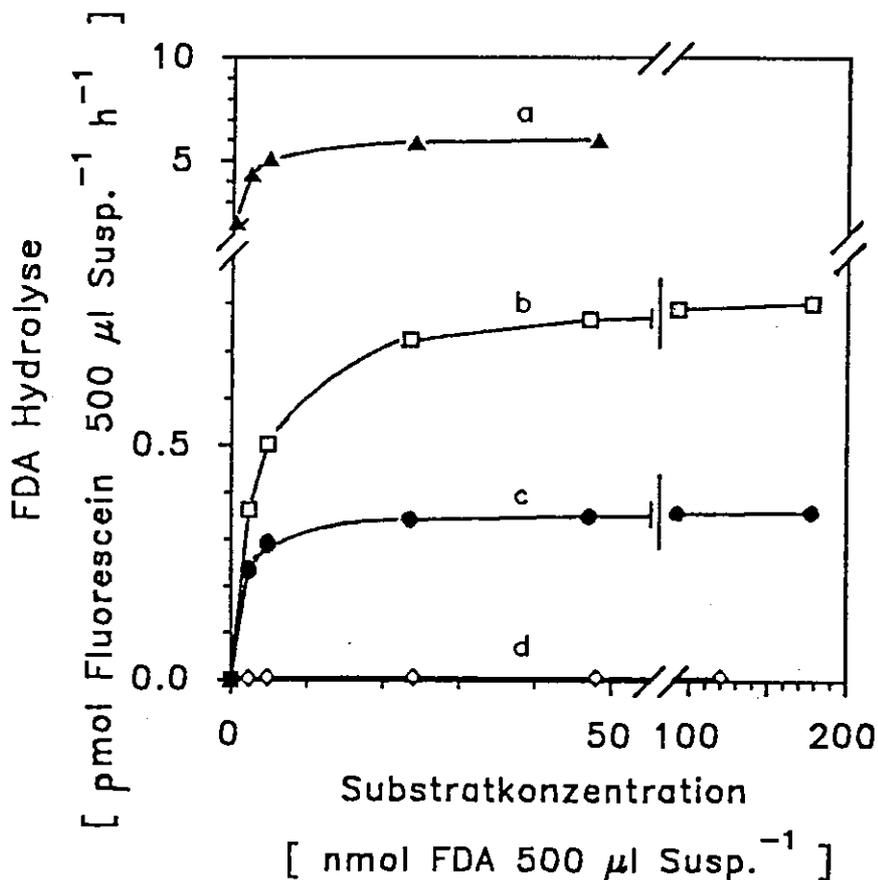


Abb. 10: Substratsättigungskurven in verschiedenen Sedimenten a. Flachwassersediment (Nordsee); b. pelagisches Sediment (Europäisches Nordmeer) mit epibenthischer Besiedlung (Foraminiferen); c. und d. pelagische Sedimente ohne epibenthische Besiedlung.

3.4. Anorganische Nährstoffe

Mit Hilfe von Nährsalzprofilen lassen sich diagenetische Prozesse im Sediment beschreiben. Der mikrobielle Abbau von organischem Material folgt einer Sequenz von Prozessen, die durch das Vorhandensein von Elektronen-Akzeptoren (O_2 , Mn^{4+} , Fe^{3+} , NO_3^- , SO_4^{2-} und CO_2) bestimmt werden (FROELICH 1979, BERNER 1982, BENDER 1983). Die Arbeiten von LOVLEY and PHILLIPS (1986 a, 1986 b, 1987), SØRENSEN and JØRGENSEN (1987), ALLER and RUDE (1989), CANFIELD (1989) sowie von HINES (1991) zeigen die bis vor kurzem noch unterschätzte Bedeutung von Eisen- und Manganoxhydroxiden bei der mikrobiellen Oxidation von organischem Material in sub-oxischen Sedimenten. Bei den aeroben und anaeroben mikrobiellen Abbaureaktionen entsteht als Endprodukt des Stoffwechsels CO_2 , das ein Maß für die benthische Gesamtrespiration darstellt.

3.4.1. Nährsalze

Die Bestimmung der Nährsalze (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ , PO_4^{3-}) erfolgte mit reduzierten Probenvolumina nach Standardmethoden von GRASSHOFF et al. (1983). Für die Gewinnung des Porenwassers wurden Sedimentkerne in 0.5 cm bzw. 1.0 cm dicke Scheiben (39 cm^3 bzw. 78 cm^3 Sedimentmaterial) bis zu einer Tiefe von 10 cm zerlegt, das Sedimentmaterial eines Horizontes auf mehrere Zentrifugegefäße aufgeteilt und zentrifugiert ($0\text{ }^\circ\text{C}$, 4000 rpm, 15 Min.). Das Porenwasser wurde bis zur Aufarbeitung bei $2-4\text{ }^\circ\text{C}$ aufbewahrt. Porenwasserproben aus Nordseesedimenten wurden bis 1:10 verdünnt, Bodenwasserproben wurden unverdünnt aufgearbeitet. Die Nährsalzkonzentrationen für das Bodenwasser wurden im Februar 1989 von KITLAR (1991) übernommen.

3.4.2. Eisen

Wenn durch die Oxidation von organischem Material O_2 und NO_3^- als Elektronenakzeptoren aufgezehrt sind, sind Mikroorganismen in der Lage, organisches Material unter Reduktion von Eisenoxhydroxiden

zu oxidieren. Die Reduktion von Fe^{3+} , die sich an der Grenze vom suboxischen zum anoxischen Milieu (Redoxpotential < 100 mV) vollzieht, ist mit einer Mobilisierung von Fe^{2+} und einer Freisetzung von Phosphat verknüpft.

Da bisher wenig über die Bestimmung von mikrobiell verfügbarem Eisen in Sedimenten bekannt ist, wird in dieser Arbeit ausführlich auf eine Methode zur Bestimmung von Fe^{3+} (LOVLEY and PHILLIPS 1987) eingegangen. Im Grenzbereich zwischen oxischem und anoxischem Milieu wurde die Sedimentsäule feinskalig in 0.25 cm dicke Horizonte aufgetrennt. Je eine Spatelspitze gut vermischtes Sedimentmaterial eines jeden Horizontes wurde in 5 Parallelansätzen zu 5 ml HCl bzw. 5 ml HCl + Hydroxylamin hinzugefügt, um das Eisen zu extrahieren. Der Extraktionsansatz mit Hydroxylamin bewirkte, daß die Fe^{3+} - zu Fe^{2+} -Verbindungen reduziert wurden. Nach 1 Stunde wurden 100 μl Unterproben des Extraktes mit einer gepufferten Ferrozinlösung (pH = 7.0) versetzt. Es bildet sich ein roter Farbkomplex, dessen Konzentration photometrisch bei einer Wellenlänge von 562 nm gemessen werden kann. Die Berechnung der Fe^{3+} -Konzentration erfolgte aus der Differenzbildung zwischen den gemessenen Extinktionen der Gesamtmenge an Eisen (durch Hydroxylamin reduziertes Fe^{3+} und Fe^{2+}) und der Menge an Fe^{2+} :

$$E_{\text{Fe}^{3+}} = E_{(\text{Fe}^{3+\text{red.}} + \text{Fe}^{2+})} - E_{\text{Fe}^{2+}}$$

Um aus den gemessenen Extinktionseinheiten absolute Konzentrationen von mikrobiell verfügbarem Fe^{3+} im Sediment errechnen zu können, wurden verschiedene Verdünnungen aus einer Eisenoxyhydroxidstammlösung (im Bereich zwischen 0.01 und 0.30 mg FeOOH ml^{-1}) mit einer HCl-Hydroxylamin-Lösung hergestellt, von denen analog zu den Sedimentproben 100 μl analysiert wurden. Das für die Eichkurve verwendete (mikrobiell reduzierbare) Eisenoxyhydroxid wurde aus einer 0.4 M FeCl_3 -Lösung bei einem pH von 7.0 hergestellt (LOVLEY and PHILLIPS 1986 b). Nach 1 Woche wurde das bei Raumtemperatur ausgefällte Eisenoxyhydroxid abzentrifugiert, mehrmals mit destilliertem Wasser gewaschen und bei 60 °C getrocknet.

Mit Hilfe des für die Sedimentprobe gemessenen Extinktionswertes kann aus der Eichkurve (Abb. 11) die Konzentration von mikrobiell verfügbarem Fe^{3+} bestimmt werden. Unter Berücksichtigung der Verdünnung der Unterprobe, der Sedimentmenge und des Molgewichtes von Eisen kann die molare Konzentration an Fe^{3+} pro g Trockengewicht Sediment nach folgender Formel ermittelt werden:

$$\text{Fe}^{3+}_{\text{Sed}} = \frac{\text{Fe}^{3+} \times 50 \times 10^6}{\text{TGSed} \times \text{MG}_{\text{Fe}}}$$

- Fe^{3+} : Konzentration an Fe^{3+} [mg] in 100 μl Unterprobe
 50 : 1/50 (= 100 μl) des Gesamtextraktes (V = 5 ml) wurde analysiert
 10^6 : Faktor für die Umrechnung von mmol mg^{-1} in $\mu\text{mol g}^{-1}$
 TGSed : getrocknete Sedimentmenge [mg]
 MG_{Fe} : Molgewicht von Eisen: 55.847 mg mmol^{-1}
 $\text{Fe}^{3+}_{\text{Sed}}$: Konzentration an Fe^{3+} im Sediment [$\mu\text{mol g}^{-1}$]

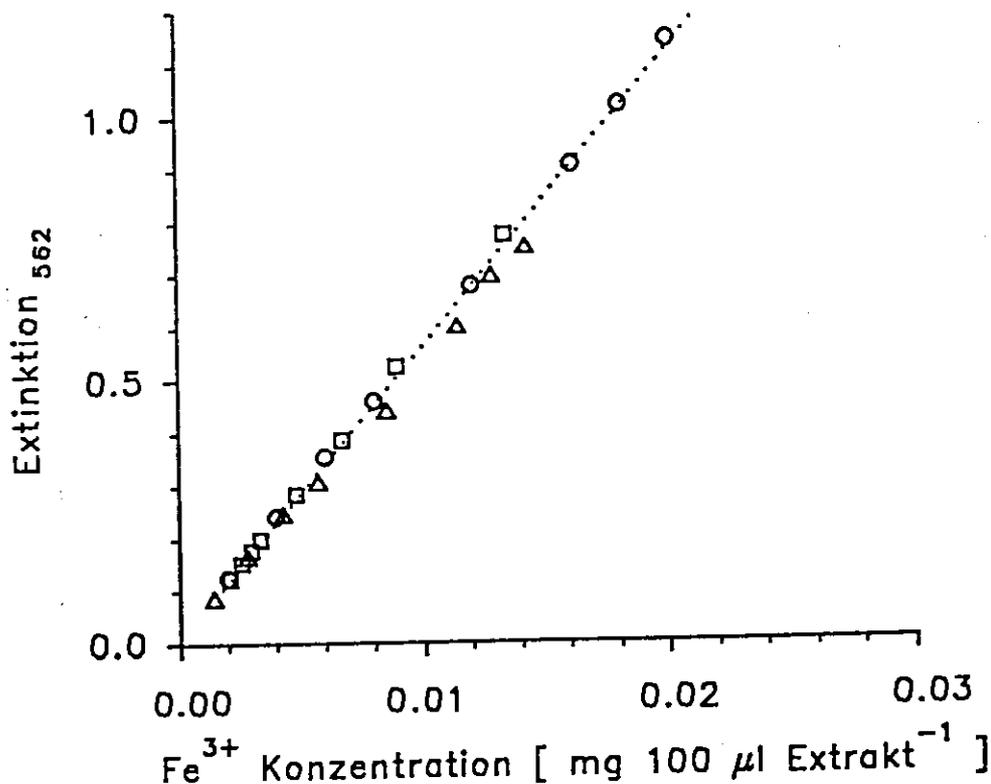


Abb. 11: Mit Eisenoxyhydroxid erstellte Eichkurve für die Bestimmung von mikrobiell verfügbarem Fe^{3+} . Die Regressionsgerade beruht auf den Meßpunkten von mehreren Eichkurven ($r = 1.00$; $y = 56.34x$).

Um die Effektivität der mit HCl durchgeführten Eisenextraktion bestimmen zu können, wurden steigende Konzentrationen einer Fe^{3+} -Oxyhydroxidlösung als interner Standard zum Sediment hinzugefügt. Aus dem x-Abschnitt der Standard-Additionskurve läßt sich die natürliche Eisenkonzentration im Sediment ablesen; sie betrug für ein durchmischtes schlickiges Sandsediment der Nordsee zwischen 80 und 90 $\mu\text{mol Fe}^{3+}$ pro g Trockengewicht Sediment. Vergleicht man die aus der Standard-Additionskurve ermittelte natürliche Fe^{3+} -Konzentration mit der Konzentration, die aus der Fe^{3+} -Eichkurve berechnet wurde, ergibt sich in dem in Abbildung 12 dargestellten Beispiel eines Nordseesedimentes eine Effektivität von 100% für die Eisenextraktion. Eine reduzierte Effektivität ist zu beobachten, wenn das Verhältnis zwischen der Menge des Extraktionsmittels und der Sedimentmenge zu hoch ist.

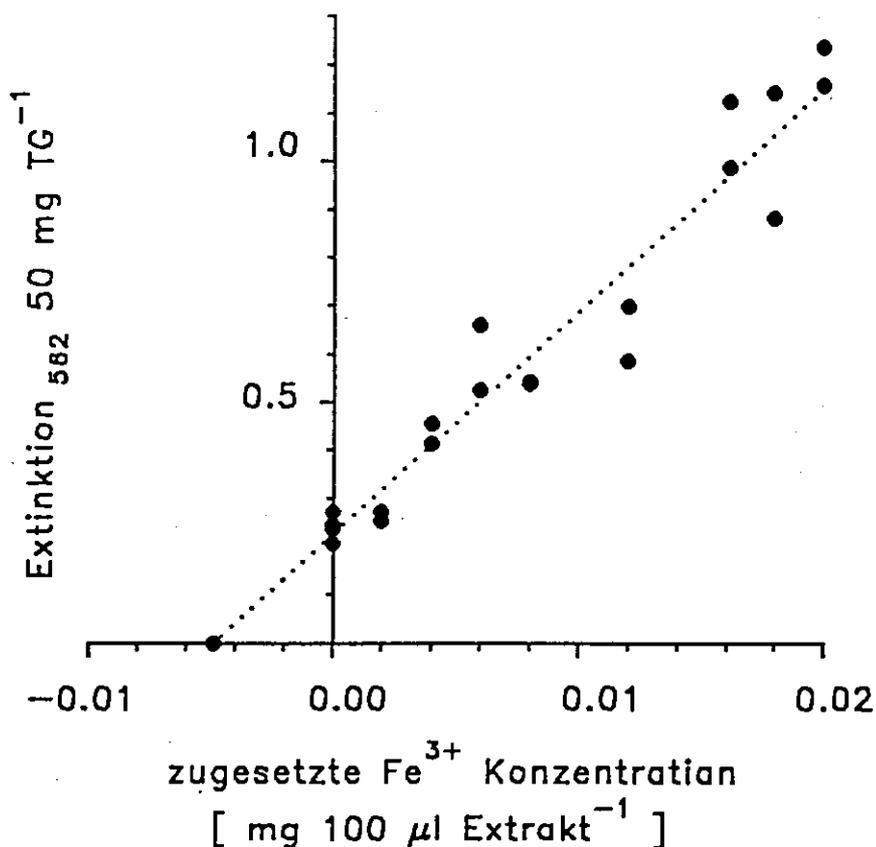


Abb. 12: Fe^{3+} -Standard-Additionskurve für ein Oberflächensediment der Nordsee (Stat. NS 1, Januar 1990). Aus dem x-Abschnitt der Regressionsgeraden ($r=0.97$; $y=46.09x + 0.23$) läßt sich die natürliche Fe^{3+} -Konzentration im Sediment berechnen.

Um etwas über absolute Konzentrationen an Eisen im Sediment auszusagen, wäre es erforderlich, das Standard-Additionsverfahren für alle Sedimenthorizonte eines Profils anzuwenden. Da für die Interpretation der Daten jedoch nicht die absoluten Mengen an Eisen bedeutend waren, sind Darstellungen der Eisenprofile als Änderung der Extinktion über die Tiefe ausreichend.

3.4.3. Karbonatsystem und Nettofreisetzungsraten von CO₂

Für die Bestimmung der CO₂-Konzentrationen im Porenwasser wurde eine bestimmte Probenmenge (1.7 ml) luftblasenfrei in Monovetten (gasdichte Plastikgefäße mit Schraubverschluß; Fa. Sarstedt) eingefüllt. Der Gasraum der Probengefäße wurde mit Helium (Reinheitsgrad 5.0) gefüllt. Die Proben wurden mit 10 µl konzentrierter H₃PO₄ angesäuert und kräftig geschüttelt, um das CO₂ aus der Flüssigkeitsphase auszutreiben (Headspace-Technik; STANTON 1973). Nach einer Austauschzeit von ca. 4 Stunden war keine weitere Erhöhung der CO₂-Konzentration im Gasraum festzustellen. Die CO₂-Konzentration der aus dem Gasraum entnommenen Unterproben (100 µl) wurde gaschromatographisch bestimmt (s.u.).

Als Maß für die benthische Gesamtrespiration (aerobe und anaerobe Respiration) wurden CO₂-Nettofreisetzungsraten in den Sedimenten bestimmt. Dazu wurden Sedimente in gasdichten Gefäßen (mit Septum) unter in-situ Temperatur inkubiert. Als Kontrollen dienten autoklavierte Proben. Zu verschiedenen Zeitpunkten wurden mit einer Hamiltonspritze Unterproben (100 µl) aus dem Gasraum entnommen und deren CO₂-Konzentrationen gaschromatographisch analysiert. Aus der CO₂-Konzentrations-Zeitkurve läßt sich errechnen, wieviel CO₂ pro Zeiteinheit und Sedimentmenge mit der Gasphase ausgetauscht wurde. Um auf die Gesamtmenge an CO₂ im Porenwasser zu extrapolieren und eine CO₂-Nettofreisetzungsraten ($\mu\text{l ml}^{-1} \text{d}^{-1}$) berechnen zu können, ist es erforderlich, die Proben am Ende der Inkubation anzusäuern. Die CO₂-Nettofreisetzungsraten konnten für Flachwassersedimente bis in 7 cm Sedimenttiefe bestimmt werden, in pelagischen Sedimenten konnten Raten nur in oberflächennahen Sedimenthorizonten gemessen werden.

Zur Detektion von CO₂ wurde das GC-System (Gaschromatograph CP 9000; Chrompack) mit gepackten Haysep-Säulen und einem Wärmeleitfähigkeitsdetektor (TCD) ausgerüstet. Die Analysen wurden bei folgenden Temperatureinstellungen gefahren: Injektortemperatur 175 °C, Ofentemperatur (Säulentemperatur) 275 °C, Detektortemperatur 325 °C. Als CO₂-Standard wurde in Gasmäusen (V=360 cm³) ein 1% iges CO₂-Gemisch in Helium angesetzt. Die Benutzung von Hamiltonspritzen mit fixierter Volumeneinstellung (channel adapter) gewährleistete, daß bei mehrmaliger Injektion derselben Probe die Abweichungen in einem Bereich von weniger als 5% lagen.

3.5. Bakterielle Besiedlung

Die enzymatische Hydrolyse von organischem Material stellt niedermolekulare gelöste Kohlenstoffverbindungen bereit, deren Konzentration und Zusammensetzung sowohl die bakteriellen Besiedlungsmuster als auch die Intensität mikrobieller Sekundärproduktion bestimmen. Die Ermittlung der Gesamtbakterienzahl und Biomasse ist ein erster Ansatz, um etwas über die Zusammensetzung und Struktur der natürlichen Populationen in verschiedenen Sedimentzonen zu erfahren. Da die direkte Vermessung von Bakterienzellen sehr zeitaufwendig ist, sind bisher nur wenige Daten über die bakterielle Biomasse in die Literatur eingegangen (RUBLEE and DORNSEIF 1978, SCHWINGHAMER 1981, MEYER-REIL 1987, CAMMEN 1990). In der Literatur werden zumeist saisonale Änderungen in den bakteriellen Größenspektren beschrieben, die sich auf Oberflächensedimente beschränken; weniger ist dagegen über eine tiefenabhängige Veränderung von Biomassespektren in Sedimentprofilen bekannt.

Bestimmungen von Gesamtbakterienzahl, Bakterienbiomasse und Produktion wurden wegen des hohen Zeitaufwandes als auch wegen methodischer Probleme ergänzend nur für ausgewählte Sedimenthorizonte ausgeführt, die sich durch Besonderheiten im enzymatischen Abbau von organischem Material auszeichneten (z.B. Grenzhorizonte: Sedimentoberfläche, Redoxsprungschicht). Im folgenden wird eine relativ ausführliche Beschreibung der Methoden gegeben, um die methodische Problematik offenzulegen.

3.5.1. Gesamtbakterienzahl

Die Bestimmung der Gesamtbakterienzahl basiert auf der von MEYER-REIL (1983) beschriebenen Methode der Epifluoreszenzmikroskopie. 500 μ l Sedimentsuspension (1:5) wurden mit Formalin fixiert (Endkonzentration 2%) und bis zum Zeitpunkt der Aufarbeitung kühl aufbewahrt (4 °C). Von der Sedimentsuspension wurde eine weitere Verdünnungsstufe von 1:20 mit formalinfixiertem bidestillierten Wasser hergestellt, in der die Bakterien durch

Ultraschallbehandlung von den Partikeln abgelöst wurden (Branson, Sonifier B12 Microtip). Die Ultraschallbehandlung erfolgte in Intervallen im Eisbad (3x1 Min. bei 40 W mit jeweils einer Unterbrechung von 30 Sekunden). Danach wurde eine Unterprobe für eine zweite Verdünnungsstufe von 1:10 entnommen. Um den bei der Anfärbung (mit Acridinorange) durch Detritus verursachten Hintergrund möglichst dünn und gleichmäßig zu halten, erwies es sich von Vorteil, diese Verdünnungsstufe auch kurz vor der Filtration zu beschallen (30 Sekunden).

Eine Unterprobe von (250 μ l der Endverdünnung 1:1000) wurde auf Nuclepore Polykarbonatfilter (Porengröße 0.2 μ m, Durchmesser 2.5 cm; mit Sudanschwarz gefärbt) abfiltriert und mit Acridinorange (1:10000) angefärbt. Das Auszählen und Fotografieren der Bakterien erfolgte mit einem Zeiss-Epifluoreszenzmikroskop bei einer 1560 fachen Gesamtvergrößerung. Bei Sedimenten mit einer relativ hohen Zellzahl ($\approx 10^{10}$ cm^{-3} ; z.B. Stat. NS 2) war es ausreichend, 20 Raster auf einem Filterviertel auszuzählen, so daß die Standardabweichung des arithmetischen Mittels unterhalb von 20% lag. Bei Sedimenten mit relativ geringer Zellzahl ($\approx 10^9$ cm^{-3} ; z.B. Stat. NS 1, Tiefseesedimente) mußten 60 Raster ausgezählt werden, um eine vergleichbare Standardabweichung zu erhalten. Das Abfiltrieren einer größeren Sedimentmenge führte in der Regel zu einer Unterschätzung der Bakterienzahl, da die Detrituspartikel das Erkennen kleinerer Zellen erschwerten.

3.5.2. Bakterielle Biomasse

Für die Biomassebestimmung wurden pro Sedimenthorizont 4 repräsentative Bildausschnitte aus einem Filterviertel abfotografiert (Belichtungszeit zwischen 30 und 40 Sekunden; Film: Kodak Ektachrom 2000, 27 DIN). Die Dias wurden mit einem Zeiss Projektor auf ein Zeichenblatt (DIN A 4) projiziert (Objektiv 1:2.5; 90 mm). Mit einem Zeichenstift wurde der Umriß von klar umgrenzten und deutlich fluoreszierenden Zellen umfahren; bei Zellen mit einem starken Fluoreszenzhof wurde der innere Umriß abgezeichnet.

Schwierigkeiten bereitete ein reproduzierbares Abzeichnen und Erkennen von Zellen. Eine Möglichkeit, um die bei der Auswahl der Zellen eingeschlossene Subjektivität zu reduzieren, ist die Verwendung eines Grünfilters bei der Projektion der Zellen. Da dieser den Farbkontrast erhöht, werden die (inneren) Grenzen einer Zelle besser erkennbar. Nach dem Abzeichnen der Zellen wurde mit derselben Vergrößerung eine abfotografierte Objektmikrometer-Eichstrecke mit einer Länge von 10 μm auf jedes Zeichenblatt projiziert und abgezeichnet.

Vermessen wurden Länge und Breite von mindestens 100 Zellen pro Sedimenthorizont. Die Vermessung erfolgte mit einem Meßtablett (Digicad Plus, Kontron), das an ein IBM-Computersystem angeschlossen wurde. Die mit einem Fadenkreuz angetasteten x-,y-Koordinaten der Meßpunkte konnten somit direkt an einen Rechner weitergeleitet werden. Ein von J. Herrmann (Abteilung Fischereibiologie) im Makros von Symphony geschriebenes Programm ermöglichte die Vermessung und Volumenbestimmung von Bakterienzellen. Das Zellvolumen wurde aus der abgegriffenen Länge und Breite der Zelle nach der Formel eines Rotationsellipsoids berechnet:

$$V \approx 4/3\pi * a^2 * c \text{ (unter der Voraussetzung: } a=b)$$

$$\begin{aligned} a &= 1/2 \text{ Breite } [\mu\text{m}] \\ c &= 1/2 \text{ Länge } [\mu\text{m}] \\ V &= \text{Zellvolumen } [\mu\text{m}^3] \end{aligned}$$

Aus der Formel wird ersichtlich, daß insbesondere die Breite sehr sorgfältig abgegriffen werden muß, da ein ungenaues Abgreifen eine exponentielle Veränderung des Zellvolumens zur Folge hat. Für jeden Sedimenthorizont wurde das mittlere Zellvolumen bestimmt und Biomassespektren mit 0.05 μm^3 Größenklassen erstellt.

Vor der routinemäßigen Vermessung von Zellen mit Hilfe des Meßtablets wurden Vorversuche zu dessen Empfindlichkeit und zur Reproduzierbarkeit der Messungen ausgeführt. Mehrmaliges Vermessen von Teststrecken (im Bereich zwischen 2 und 10 mm) bei verschiedenen Auflösungen (0.100, 0.300, 0.050 und 0.025 mm) zeigte, daß keine wesentliche Erhöhung der Meßgenauigkeit bei einer höheren

Auflösung erreicht wurde. Somit wurde willkürlich für alle weiteren Messungen eine mittlere Auflösung von 0.05 mm eingestellt. Um die schlechte Reproduzierbarkeit beim Vermessen von Strecken < 2 mm zu verbessern, wurden die abgezeichneten Zellen 141 fach vergrößert, so daß Länge bzw. Breite diesen Grenzwert nicht unterschritten.

Nachdem ein reproduzierbares Vermessen von Teststrecken gewährleistet war, wurden die mittleren Zellvolumina für die Sedimenthorizonte bestimmt. Die mittleren Zellvolumina auf verschiedenen Dias eines Horizontes zeigten beträchtliche Variationen (bis zu 35% Abweichung von dem mittleren Zellvolumen aller Zellen eines Horizontes), die nicht nur auf oberflächennahe Horizonte begrenzt waren. Die Unterschiede in den mittleren Zellvolumina zeigten, daß die Biomassespektren kleinräumig im μm -Bereich variierten und es schwierig war, mit nur 4 Dias die bakterielle Biomasse eines Sedimenthorizontes repräsentativ zu erfassen. Eine größere Anzahl von Dias auszuwerten, hätte einen zu hohen Zeitaufwand bedeutet.

Ein wiederholtes Vermessen eines einzigen Meßblattes durch verschiedene Bearbeiter zeigte individuelle Abweichungen bei der Bestimmung des mittleren Zellvolumens von bis zu 30%. Die Reproduzierbarkeit der Daten war besser gewährleistet, wenn die Vermessungen stets von derselben Person ausgeführt wurden.

Mittels Umrechnungsfaktoren, in die Zelldichte, Wassergehalt und Kohlenstoffgehalt der Bakterien eingehen, läßt sich aus dem mittleren Zellvolumen die bakterielle Biomasse (bakterieller Kohlenstoff) abschätzen. Der mittlere Kohlenstoffgehalt einer durchschnittlichen Bakterienzelle errechnet sich aus der Multiplikation des mittleren Zellvolumens mit einem von MEYER-REIL vorgeschlagenen Umrechnungsfaktor von 0.11 g C cm^{-3} (Diskussion der Umrechnungsfaktoren, siehe MEYER-REIL 1987 b). Durch Multiplikation des mittleren Kohlenstoffgehalts einer Bakterienzelle mit der Gesamtbakterienzahl (pro cm^3 Sediment) erhält man die gesamte bakterielle Biomasse, angegeben als $\mu\text{g C pro cm}^3$ Sediment.

Biomassebestimmungen wurden zunächst nur exemplarisch für Nordseesedimente ausgeführt, von denen hinsichtlich anderer mikrobieller Parameter bekannt war, daß Änderungen im Abbaumuster von organischem Material über die Sedimenttiefe auftraten. Für sandige Schlicksedimente aus dem August 1989 konnten für alle Sedimenthorizonte, von der Sedimentoberfläche bis in 7 cm Tiefe, die bakteriellen Biomassespektren aufgenommen werden. In einem weiteren ausgewählten Beispiel der Schlicksedimente aus dem Februar 1989 wurden wegen der zeitaufwendigen Vermessung und Datenverarbeitung die bakteriellen Größenverteilungen nur für Horizonte mit minimaler bzw. maximaler Abbauaktivität analysiert.

3.5.3. Biomasseproduktion

Da die Bestimmung der mikrobiellen Produktion in Sedimenten mit beträchtlichen methodischen Schwierigkeiten behaftet ist, wurden nur wenige Bestimmungen zur Biomasseproduktion ausgeführt. Die in der Literatur beschriebenen Methoden zur Bestimmung der Biomasseproduktion gehen von verschiedenen konzeptionellen Ansätzen aus und erschweren dadurch die unmittelbare Vergleichbarkeit mikrobieller Produktionsdaten.

In den meisten Untersuchungen wird die Biomasseproduktion in den Sedimenten über die mikrobielle Inkorporation von radioaktiv-markiertem Thymidin und Leucin in DNA bzw. Protein gemessen (MORIARTY and POLLARD 1981, FUHRMAN and AZAM 1982, KIRCHMAN 1986). Wesentliche Probleme dieser Messungen sind die Bestimmung der Isotopenverdünnung des intra- und extrazellulären Pools (POLLARD and MORIARTY 1984), die Inkorporation von Thymidin und Leucin in andere Makromoleküle als DNA bzw. Protein (SERVAIS et al. 1987) sowie die Umrechnung der gemessenen Inkorporationsraten in mikrobielle Kohlenstoffproduktion. Berücksichtigt man diese Probleme, so sind Produktionsmessungen in Sedimenten sehr zeitaufwendige Analysen, die nur für ausgewählte Proben durchführbar sind. Zudem erfordert die Einschätzung der Produktion im Sediment die vergleichende Anwendung verschiedener Methoden. Weitere potentielle Methoden der mikrobiellen Produktionsmessung in Sedimenten sind

in einer zusammenfassende Darstellung bei MEYER-REIL (1987 b) zu finden.

Für die Bestimmung der mikrobiellen Biomasseproduktion wurde in ausgewählten Sedimenten die simultane Inkorporation von radioaktiv-markiertem Thymidin in DNA und Leucin in Protein verfolgt (FUHRMAN and AZAM 1982, KIRCHMAN et al. 1985, MEYER-REIL and CHARFREITAG 1991). In intakte Sedimentkerne (Durchmesser 1.5 cm) der schlickigen Sandstation (Stat. NS 1, August 1989) wurden 10 μ l eines Gemisches aus ^3H -Thymidin (90 Ci mmol^{-1}) und ^{14}C -Leucin ($342 \text{ mCi mmol}^{-1}$) in 0.5 cm Abständen injiziert (detaillierte Beschreibung der Injektionstechnik bei MEYER-REIL 1986). Nach 4 stündiger Inkubation der Sedimentproben unter in-situ Temperatur ($17 \text{ }^\circ\text{C}$) wurde die Reaktion mit Trockeneis terminiert. Die gefrorenen Sedimentkerne wurden in 0.5 cm dicke Horizonte zerlegt und das Zentrum mit einem Korkbohrer ausgestanzt (innerer Durchmesser 0.7 mm). Nicht inkorporierte radioaktive Substrate wurden durch mehrmaliges Waschen der Sedimentproben mit 3 ml Formalin (5%) entfernt. Die Makromoleküle wurden nach einer modifizierten Methode von MARMUR (1961) mit einem Gemisch aus 0.8 ml NaOH (0.3N), EDTA (25 mM) und SDS (0.1%) für 12 Stunden bei $25 \text{ }^\circ\text{C}$ extrahiert. Nach dem Zentrifugieren der Probe, wurden die Überstände gesammelt, mit HCl neutralisiert und auf $0 \text{ }^\circ\text{C}$ abgekühlt, bevor durch Zugabe von Protein (2 mg) und TCA (Endkonzentration 5%) die Makromoleküle ausgefällt wurden. Nach dem Waschen der Sedimente mit 5% iger TCA, erfolgte eine Hydrolyse von DNA ($95 \text{ }^\circ\text{C}$, 30 Min); Protein wurde in 0.3 ml NaOH (0.3 N) hydrolysiert ($60 \text{ }^\circ\text{C}$, 15 Min.). Beide Fraktionen wurden in einem Hewlett Packard Szintillationszähler gemessen.

4. Einfluß abiotischer Parameter auf den enzymatischen Abbau von organischem Material

Bei der Beurteilung des enzymatischen Abbaus von organischem Material in benthischen Systemen ist es von Interesse, den Einfluß von Umgebungsparametern, wie Temperatur, Druck und Salinität, zu analysieren. Enzymatische Substratumsätze in Flachwassersedimenten sind starken Veränderungen der Umgebungsparameter unterworfen, wohingegen beim enzymatischen Abbau von organischem Material in pelagischen Sedimenten abiotische Parameter eine untergeordnete Rolle spielen (MEYER-REIL and KÖSTER 1992). In diesen Sedimenten sind für Veränderungen in enzymatischen Aktivitätsmustern andere Faktoren, wie insbesondere Nährstoffversorgung und Resuspensionsvorgänge, bestimmend. Bisher zeigten die meisten Untersuchungen in Tiefseesedimenten, daß - bedingt durch niedrige Temperatur, hohen Druck und relativ geringe Nährstoffkonzentrationen - mikrobielle Substratumsätze in diesen extremen Lebensräumen nur sehr langsam erfolgen (MORITA 1979). In neueren Arbeiten wurde beobachtet, daß pulsartige Nährstoffeinträge in pelagischen Sedimenten zu einer Stimulation mikrobieller Aktivitäten führen (LOCHTE and TURLEY 1988, GRAF 1989, TURLEY and LOCHTE 1989, KÖSTER and MEYER-REIL 1991) und der Abbau des eingetragenen organischen Materials sehr viel schneller erfolgt (Zeitraum von Tagen) als bisher angenommen.

Neben der Beeinflussung mikrobieller Aktivitäten durch die Verfügbarkeit von Nährstoffen (vgl. Kapitel 6), sollten Temperatur-, Druck- und Salinitätsversuche Aufschluß darüber geben, inwieweit die Enzyme der Mikroorganismen an die Umgebungsparameter (Temperatur, Druck, Salinität) in verschiedenen Lebensräumen angepaßt sind. In der Tiefsee schreiben einige Autoren den Mikroorganismen sowohl barophilen als auch psychrophilen Charakter zu (DEMING 1986, LOCHTE and Turley 1988).

4.1. Temperatur

Der enzymatische Abbau von organischem Material wird in Flachwassersedimenten der Nordsee wesentlich durch die Temperatur gesteuert. Daneben spielen andere Faktoren, wie Nährstoffkonzentration und benthische Besiedlung, eine bedeutende Rolle. In pelagischen Sedimenten der Tiefsee mit relativ konstanten Temperaturbedingungen (0-1 °C) könnten Enzyme mit psychrophilem Charakter eine dominierende Rolle spielen.

Um die Temperaturabhängigkeit beim enzymatischen Abbau von organischem Material zu untersuchen, wurde der Substratumsatz in Oberflächensedimenten (sandig-schlickiges Nordseesediment: Horizont 0-5 cm bzw. tonig-siltiges Tiefseesediment: Horizont 1-2 cm) in einem Temperaturbereich zwischen 0 und 60 °C gemessen. Dazu wurden Sedimentsuspensionen (1:5) in temperierten Wasserbädern bzw. Eisbädern 30 Minuten lang äquilibriert, bevor die Substratzugabe erfolgte. Die Suspensionen wurden in Zeitreihenexperimen-

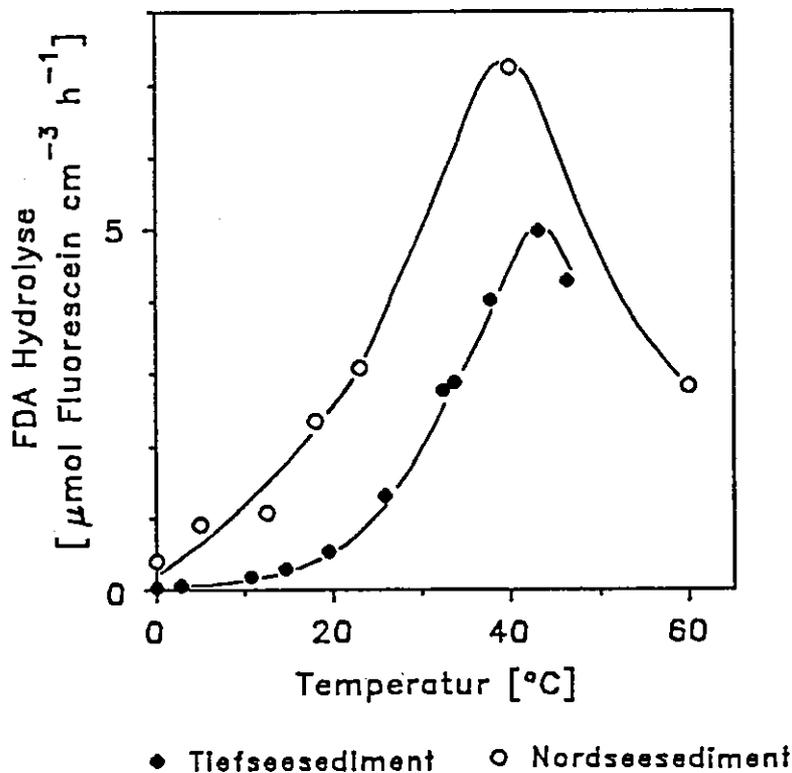


Abb. 13: Temperaturoptimumskurven des Pools hydrolytischer Enzyme in einem sandig-schlickigen Nordseesediment (Stat. NS 2, Juni 1988) und einem tonig siltigen pelagischen Sediment (Stat. 383, Vøring-Plateau, Juli 1990).

ten bei verschiedenen Temperaturen inkubiert. Aus der Steigung der Temperatur-Zeitkurven wurden enzymatische Aktivitätsraten berechnet, aus denen die in Abbildung 13 gezeigten Temperaturoptimumskurven erstellt wurden.

Der Verlauf der Temperaturoptimumskurven bestätigte die Reaktionsgeschwindigkeits-Temperatur-Regel nach VAN 'T HOFF (RGT-Regel), die besagt, daß sich bei einer Temperaturerhöhung um 10 °C die Reaktionsgeschwindigkeit verdoppelt bis vervierfacht. Bei Nordseesedimenten führte eine Temperaturerhöhung um 10 °C in den unteren Temperaturbereichen (0-25 °C) etwa zu einer Verdoppelung bis Verdreifachung des Substratumsatzes ($Q_{10} = 2-3$). In den oberen Temperaturbereichen (25-40 °C) wurde der Substratumsatz bei einer Temperaturerhöhung um 10 °C nur noch um das 1.5 fache gesteigert. Im Vergleich zu Flachwassersedimenten ist bei pelagischen Sedimenten der Substratumsatz pro 10 °C Temperaturerhöhung im unteren Bereich der Temperaturkurve (0-15 °C; $Q_{10} < 2.0$) stark verlangsamt. Beide Sedimente (Flachwasser- und pelagische Sedimente) zeichneten sich durch enzymatische Aktivitäten mit einem Temperaturoptimum im Bereich von 40 °C aus. Damit lag das Optimum des Pools hydrolytischer Enzyme deutlich oberhalb des in-situ Temperaturbereiches. Bei Temperaturen oberhalb von 40 °C setzte offenbar eine Destabilisierung (Denaturierung) der Enzyme ein (Abb. 13). Für die Aktivität psychrophiler Enzyme gab es im unteren Temperaturbereich (0-10 °C) keine Hinweise.

Aus der Zusammenstellung der zu verschiedenen Jahreszeiten in Oberflächensedimenten (Stat. NS 2, Horizont 0-0.5 cm) gemessenen enzymatischen Hydrolyseraten wird offensichtlich (Abb. 14), daß die Substratumsätze in Flachwassersedimenten nicht nur von der Temperatur gesteuert werden. So wurden im Oktober 1988 trotz hoher Temperatur relativ geringe enzymatische Aktivitäten gemessen. Es ist zu vermuten, daß andere Faktoren den Temperatureffekt überlagert und zu einer Verlangsamung des enzymatischen Substratumsatzes geführt haben.

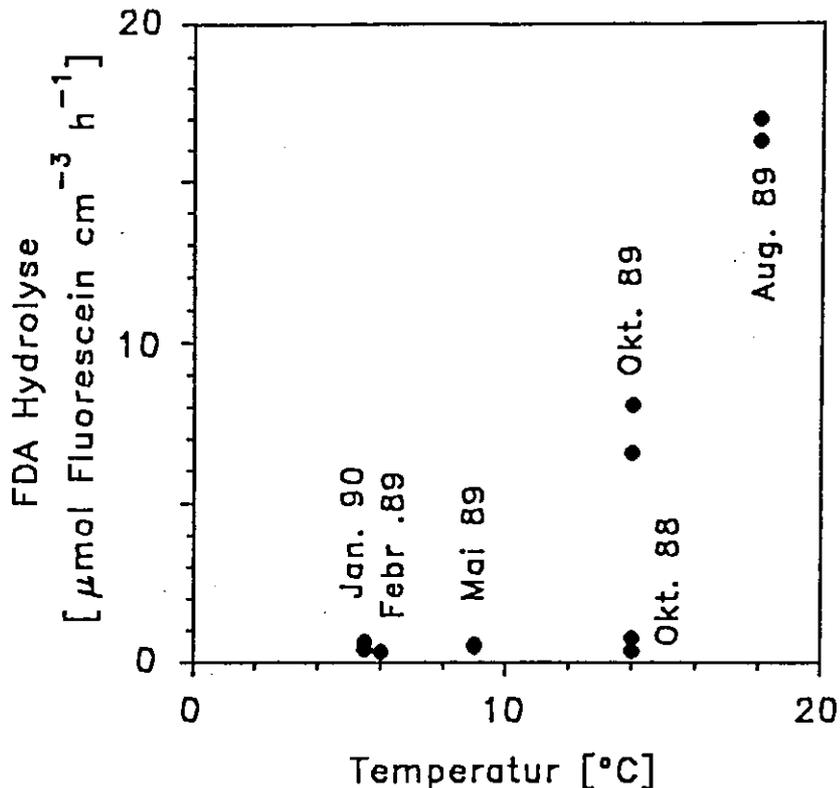


Abb. 14: Wechselbeziehungsdiagramm zwischen dem enzymatischen Abbau von organischem Material und der Sedimenttemperatur in sandig-schlammigen Oberflächensedimenten der Nordsee (Stat. NS 2, Horizont 0-0.5 cm) zu verschiedenen Jahreszeiten.

Die Temperaturabhängigkeit enzymatischer Aktivitäten wird durch die Arrhenius-Gleichung beschrieben:

$$\ln k = \ln k_{\max} - A/RT$$

R: allgemeine Gaskonstante [8.3143 J °K⁻¹ mol⁻¹]

T: Temperatur [°K]

A: Aktivierungsenergie [J mol⁻¹]

k: Geschwindigkeitskonstante (k_{\max} : theoretischer Maximalwert)

Wie in Abbildung 15 dargestellt, wird in einem Arrhenius-Plot der Logarithmus der Geschwindigkeitskonstanten k der Reaktion gegen die reziproke absolute Temperatur aufgetragen (PENZLIN 1981). Aus der Steigung der Geraden läßt sich die Aktivierungsenergie A [kJ mol⁻¹] der Reaktion innerhalb des physiologischen Temperaturbereiches (zwischen 0 °C und dem Temperaturoptimum) ermitteln. Für die Steigung b gilt: $b = -A/R$. Stark von der Regressionsgeraden abweichende Punkte deuten an, daß neben der Temperatur noch andere Parameter die Enzymaktivitäten beeinflussen. Berechnet man die Aktivierungsenergie unter Anwendung der Arrhenius-Gleichung aus der Steigung der Temperaturkurven unterhalb des Optimums,

erhält man für Nordseesedimente einen Wert von 47.9 kJ mol^{-1} ; für pelagische Sedimente wird dagegen für den Ablauf der enzymatischen Reaktion eine fast doppelt so hohe Aktivierungsenergie benötigt ($A = 91.9 \text{ kJ mol}^{-1}$; Abb. 15). Relativ geringe enzymatische Aktivitätsveränderungen im Temperaturbereich zwischen 0 und $15 \text{ }^\circ\text{C}$ (Abb. 14) lassen vermuten, daß eine Erhöhung der enzymatischen Reaktionen in pelagischen Sedimenten nur unter Aufwendung einer relativ hohen Aktivierungsenergie erfolgt. Die von MAYER (1989) ermittelten Aktivierungsenergien für schlickige Oberflächensedimente (Damariscotta Ästuar) lagen in einem ähnlichen Größenbereich zwischen $50\text{-}70 \text{ kJ mol}^{-1}$. Reichardt (1987) berechnete Aktivierungsenergien von 37 kJ mol^{-1} für Sedimente der Kieler Bucht und von 209 kJ mol^{-1} für arktische Sedimente.

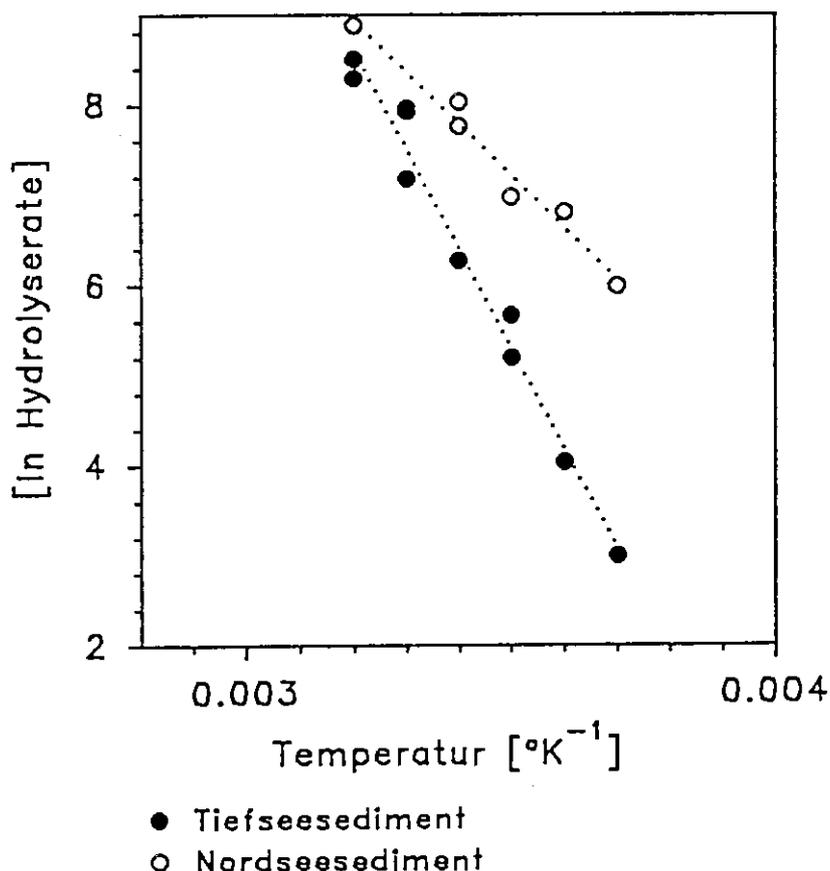


Abb. 15: Arrhenius-Plot für die Berechnung der Aktivierungsenergie in sandig-schlickigen Nordseesedimenten (Stat. NS 2, Juni 1988) und in tonig-siltigen pelagischen Sedimenten (Stat. 383, Vøring-Plateau, Juli 1990). Meßpunkte, die außerhalb des physiologischen Temperaturbereiches lagen, wurden nicht in die Berechnung der Aktivierungsenergie miteinbezogen.

4.2. Druck

Die Rolle von obligat barophilen Bakterien bei enzymatischen Substratumsätzen in pelagischen Sedimenten ist in der Literatur umstritten. Eine Anzahl von Versuchen zur Bestimmung von mikrobiellen Substratumsätzen (Wachstum) unter in-situ Druck wurde mit isolierten Reinkulturen durchgeführt (HELMKE and WEYLAND 1986). Es ist davon auszugehen, daß diese Isolate nur bedingt das Verhalten von natürlichen mikrobiellen Tiefseepopulationen widerspiegeln.

Für ausgewählte Sedimente aus 2003 m Wassertiefe (Stat. 499, Horizonte 0-1 cm bzw. 6-7 cm) wurde der Einfluß des Drucks auf den enzymatischen Abbau von organischem Material untersucht. Die enzymatische Hydrolyse von FDA wurde in Zeitreihenexperimenten unter in-situ Druck (200 bar) und unter Atmosphärendruck (1 bar) gemessen. Für die Unterproben wurden jeweils 2 ml Sedimentsuspension in Plastikspritzen aufgezogen und 40 μ l FDA (4.8 mM) injiziert. Danach wurde eine Injektionsnadel auf die Spritze aufgesetzt, die Luftblasen entfernt und die Kanülenspitze mit einem Gummistopfen verschlossen. Pro Horizont wurde eine Zeitserie (5 Zeitpunkte mit jeweils 4 Parallelen) in vortemperierten Druckgefäßen (0 °C) bei 200 bar inkubiert; die Inkubation der Parallelserie erfolgte unter Normaldruck. Die Druckexperimente wurden in Zusammenarbeit mit P. Yager aus der Arbeitsgruppe von Dr. J. Deming (University of Washington, Seattle, USA) ausgeführt.

Die in Abbildung 16 dargestellten Ergebnisse zeigen, daß der Druck keine signifikante Steigerung der enzymatischen Aktivitäten bewirkte. Unter Druck inkubierte Sedimente zeigten am Ende der Inkubationszeit Induktionsphänomene. Die Induktion mikrobieller Aktivitäten könnte eine Folge des Wechsels zwischen Dekompression und Kompression sein, der bei der Probennahme und der Überführung der Proben in die Druckgefäße stattfindet. Bisher ist wenig darüber bekannt, wie sich Veränderungen des Drucks auf Enzymsysteme, Syntheseleistungen und Morphologie natürlicher Mikroorganismen-Populationen auswirken.

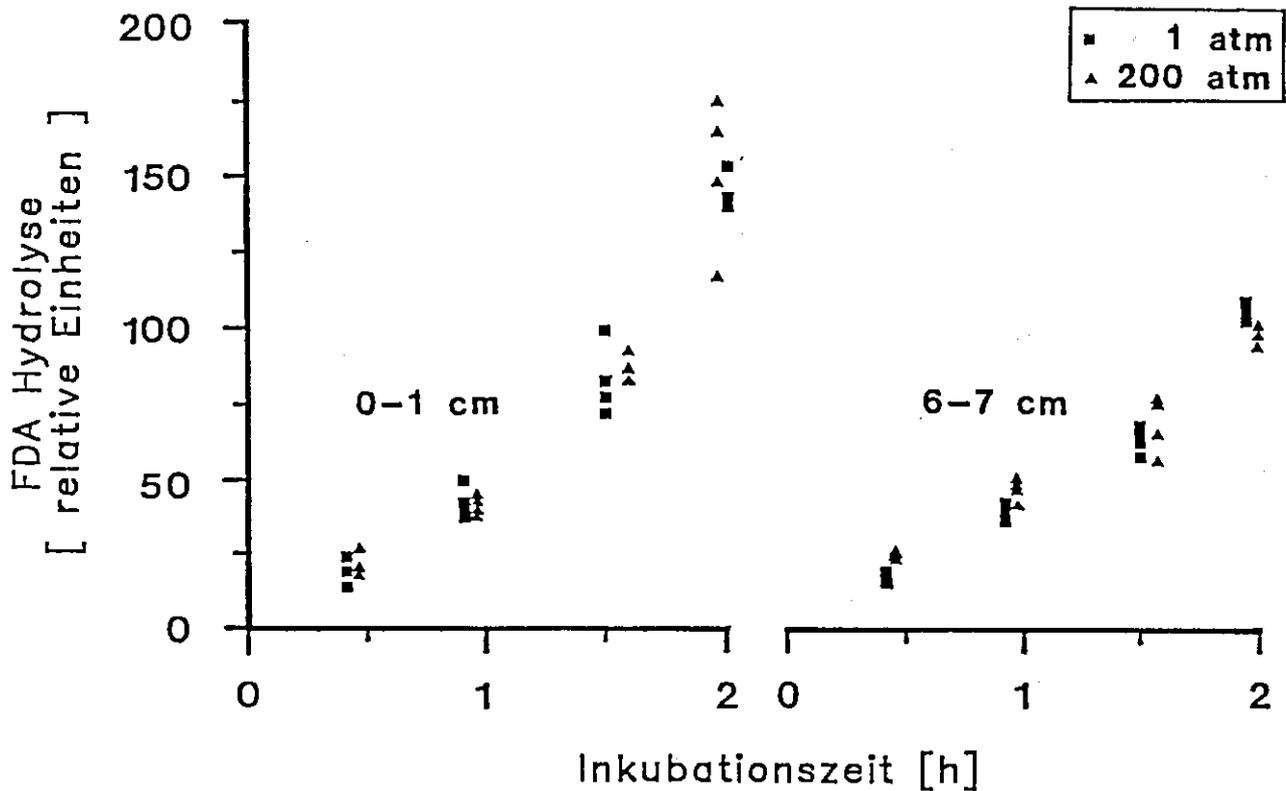


Abb. 16: Enzymatische Aktivitäten in Abhängigkeit vom Druck in Sedimenten der Station 499 (Wassertiefe 2003 m). Die Messung der relativen Fluoreszenz der Horizonte 0-1 cm unterschied sich um einen Kalibrierungsfaktor von 10 gegenüber der Messung der Horizonte 6-7 cm.

Ein weiterer Versuch, bei dem Oberflächensedimente aus 3000 m Wassertiefe bei verschiedenen Temperaturen (0 und 37 °C) unter in-situ Druck (300 bar) und unter Atmosphärendruck inkubiert wurden, zeigte ebenso keine signifikanten Unterschiede in den enzymatischen Substratumsätzen (Daten nicht dargestellt).

Die Ergebnisse zeigten, daß keine ausgeprägte Erhöhung der enzymatischen Hydrolyseraten unter in-situ Druck gegenüber Normaldruck nachzuweisen war. Der weitaus größte Teil der hydrolytischen Enzyme in pelagischen Sedimenten konnte als barotolerant bezeichnet werden. Bei der weiteren Bestimmung der enzymatischen Hydrolyseraten wurde auf die gerätetechnisch und zeitlich sehr aufwendige Inkubation unter in-situ Druck verzichtet.

Die in dieser Arbeit aus den Temperatur- und Druckversuchen abgeleiteten Ergebnisse stehen im Widerspruch zu Ergebnissen aus

der Literatur, aus denen man den Eindruck gewinnt, daß Barophilie und Psychrophilie besondere Charakteristika von Tiefseeorganismen sind (DEMING 1985, DEMING and COLWELL 1985, ROWE and DEMING 1985, CHASTAIN and YAYANOS 1991). In-situ Studien metabolischer Aktivitäten (Aufnahme von organischen Substraten, Wachstum) und die begrenzte Zahl isolierter Bakterienstämme, die eindeutig als obligat barophil charakterisiert werden konnten, sind ein Hinweis darauf, daß Barophilie in pelagischen Sedimenten keine dominierende Rolle zu spielen scheint. Es muß allerdings darauf hingewiesen werden, daß die meisten Untersuchungen nicht unter Beibehaltung der in-situ Druckbedingungen durchgeführt wurden.

4.3. Salinität

Die meisten Meeresbakterien sind halophile Organismen, die sich bei Salzgehalten zwischen 20 und 40% optimal entwickeln. Für ihre Entwicklung (Wachstum, Zellteilung) benötigen sie neben Spurenstoffen und organischen Substraten eine bestimmte Konzentration an Na^+ -Salzen (Funktionen beim Stofftransport). Um den Einfluß des Salzgehaltes auf die Aktivität hydrolytischer Enzyme zu überprüfen, wurden Sedimentsuspensionen in filtriertem Seewasser unterschiedlicher Salinität (0, 9, 18, 27, 36%) inkubiert. Die verschiedenen Salinitäten wurden durch Verdünnung von Seewasser mit Leitungswasser hergestellt. Im marinen Bereich zwischen 27-36% traten keine wesentlichen Änderungen in den enzymatischen Aktivitäten auf; im Brackwasserbereich (9-18%) stiegen die Aktivitätswerte an, und bei 0% wurden um den Faktor 2 erhöhte Aktivitätsraten gemessen (Abb. 17). Als Ursache für das erhöhte Aktivitätspotential ist anzunehmen, daß durch Lyse von Zellen eine Freisetzung von Enzymen herbeigeführt wird. Auch könnte das Ablösen von partikelgebundenen Enzymen durch Herabsetzung des osmotischen Wertes zu einer Erhöhung enzymatischer Aktivitäten bei niedrigen Salzgehalten beigetragen haben.

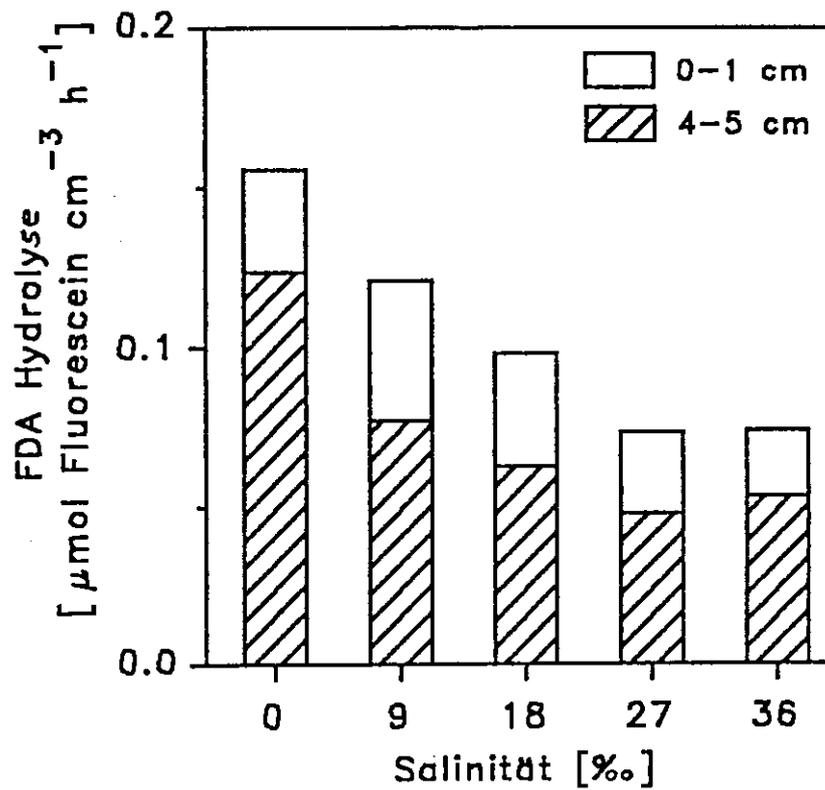


Abb. 17: Einfluß der Salinität auf den enzymatischen Abbau von organischem Material in einem pelagischen Sediment (Stat. 533, August 1988).

5. Enzymatischer Abbau und mikrobielle Remineralisierung von organischem Material

Marine Sedimente sind komplexe Systeme, die eine Vielzahl von verschiedenen Lebensräumen umfassen, zu denen insbesondere auch Grenzbereiche zählen. Grenzzonen wie primäre und sekundäre Sedimentoberflächen (Sediment/Bodenwasser, Oberflächen von biogenen Strukturen) und die Redoxsprungschicht gewinnen für die Remineralisierung von organischem Material besondere Bedeutung, da hier extrem verschiedene Habitate aneinandergrenzen und miteinander in Wechselwirkung treten können. Es ist zu erwarten, daß sich die natürliche Heterogenität in diesen Habitaten in kleinskaligen Verteilungsmustern der mikrobiellen Aktivitäten widerspiegelt. Konzentrations- und Abbaumuster von organischem Material sowohl vertikal als auch horizontal mit einer hohen räumlichen Auflösung aufzunehmen, wäre der ideale Ansatz, um Heterogenitäten im Abbau von organischem Material zu verfolgen. Wegen der zeitaufwendigen Aufarbeitung konnte dieser Ansatz nur in Einzelfällen angewandt werden.

5.1. Variationen der Abbauprozesse in Sedimentprofilen der Nordsee

Die Heterogenität des mikrobiellen Abbaus von organischem Material in Grenzbereichen wird am Beispiel von schlickigen Sandsedimenten (Stat. NS 1) und sandigen Schlicksedimenten (Stat. NS 2) der Nordsee dargestellt. Um die Variationen mikrobieller Abbauprozesse in spezifischen ökologischen Situationen besser interpretieren zu können, wurden die Aktivitäten in Beziehung zum organischen Gehalt, zu den Nährstoffkonzentrationen sowie zur Gesamtbakterienzahl untersucht. Da die Verteilungsmuster mikrobieller Aktivitäten starke saisonale Unterschiede aufwiesen, wurden exemplarisch Konzentrations- und Abbaumuster von organischem Material sowohl für den Wintermonat Februar 1989 als auch für den Spätsommermonat August 1989 ausgewählt und miteinander verglichen.

5.1.1. Charakterisierung der Aktivitätsgradienten in sandigen Schlicksedimenten

Der mikrobielle Abbau von organischem Material ließ sich in den wenig besiedelten sandigen Schlicksedimenten besonders gut verfolgen, da in diesen Sedimenten die Konzentrations- und Abbau-muster von organischem Material kaum durch Bioturbationseffekte beeinflußt wurden.

Organischer Gehalt. Die sandigen Schlicksedimente zeigten im Winter und Spätsommer starke Veränderungen in den Konzentrationen an organischem Material über die Tiefe. Die Gehalte an organischem Kohlenstoff und Stickstoff variierten in einem Bereich zwischen 12-33 mg g TG⁻¹ bzw. 1-6 mg g TG⁻¹. Maximale Konzentrationen an organischem Material waren nicht auf oberflächennahe Sedimentzonen begrenzt, sondern traten auch in tieferen Horizonten auf. Im Februar waren an der Grenze der Redoxsprungschicht in 2-3 cm und in 6-7 cm Sedimenttiefe Anreicherungen von organischem Material zu beobachten (Abb. 19 A). Da die Infauna in den sandigen Schlicksedimenten keine wesentliche Rolle spielte, wurden die intermediären Konzentrationsmaxima weniger durch Bioturbationsaktivitäten von Organismen verursacht, sondern es war vielmehr anzunehmen, daß starke Strömungen eine Umschichtung der Sedimentzonen herbeigeführt und somit den Verlauf der Konzentrationsprofile sekundär verändert haben.

Die C/N-Verhältnisse blieben im Winter bis in 8 cm Sedimenttiefe bei einem Wert von etwa 9 (Abb. 19 A) relativ konstant. Im Spätsommer trat dagegen eine Verschiebung der C/N-Verhältnisse zu niedrigeren Werten ein (Abb. 20 A).

Der Gehalt an Karbonat, der nur für Sedimente im Oktober 1989 bestimmt wurde, betrug in den sandigen Schlicksedimenten 30-50% des Gesamtkohlenstoffs. Die Konzentrationsprofile von organischem und anorganischem Kohlenstoff zeigten gegenläufige Tendenzen (Abb. 18 b).

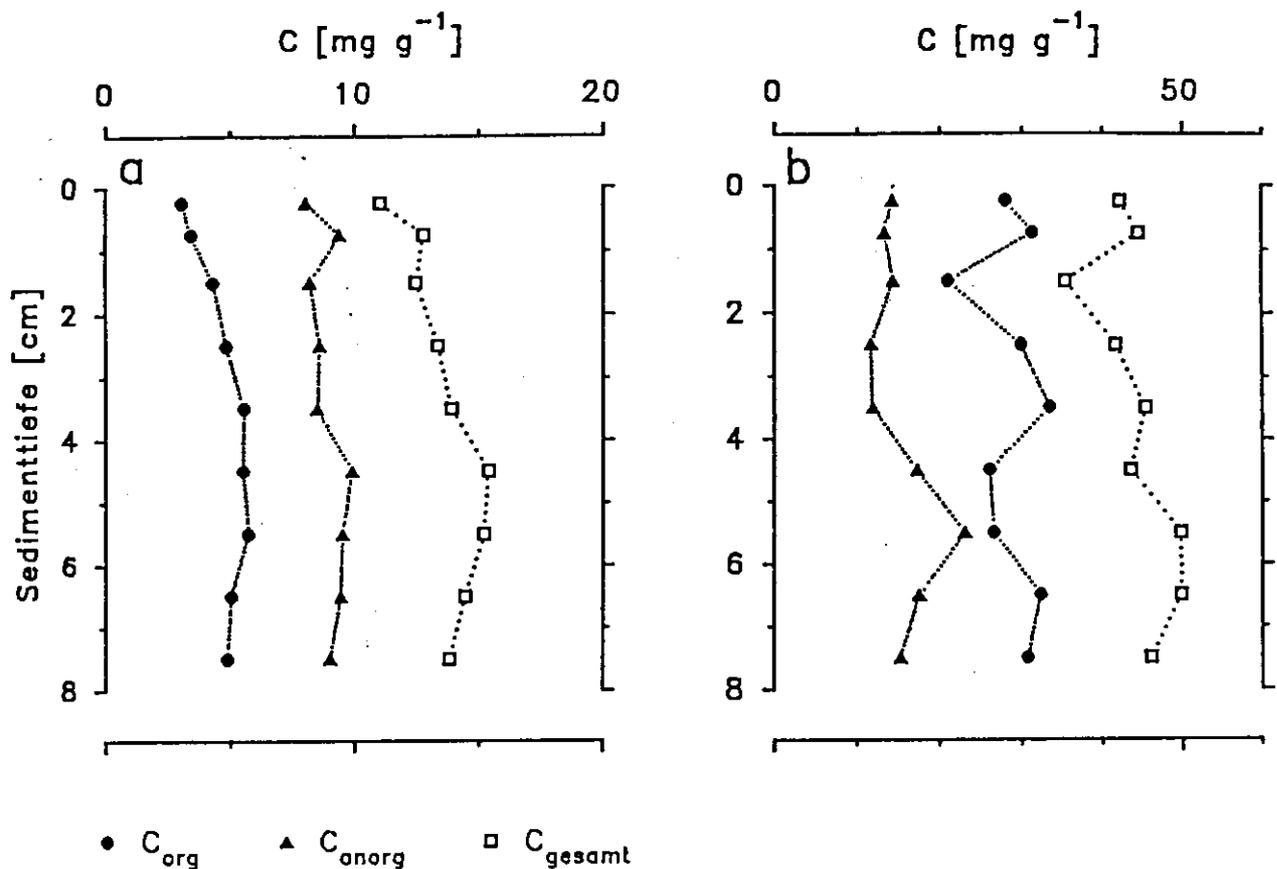


Abb. 18: Konzentration von organischem und anorganischem Kohlenstoff in Sedimenten der Nordseestationen NS 1 (a) und NS 2 (b) im Oktober 1989.

Enzymatischer Abbau. Feinauflösende Untersuchungen zeigten, daß maximale enzymatische Abbauraten, die von intermediären Maxima im organischen Gehalt und bakterieller Zahl begleitet wurden (Abb. 19 A-C, 20 A-C), sowohl im Winter als auch im Spätsommer in tieferen Sedimentzonen auftraten. Im Winter konzentrierte sich das Maximum enzymatischer Aktivitäten auf den Grenzbereich zwischen aeroben und anaeroben Sedimenten in 2 bis 3 cm Tiefe. In dieser Zone wurden 3 bis 4 fach höhere Abbauaktivitäten als an der Sedimentoberfläche gemessen (Abb. 19 B). Die im Spätsommer gemessenen enzymatischen Aktivitätsraten, die zwischen 4 und 6 cm Tiefe maximale Werte aufwiesen, lagen etwa um eine Größenordnung höher als die Werte im Winter und Frühjahr (Abb. 19 B, 20 B).

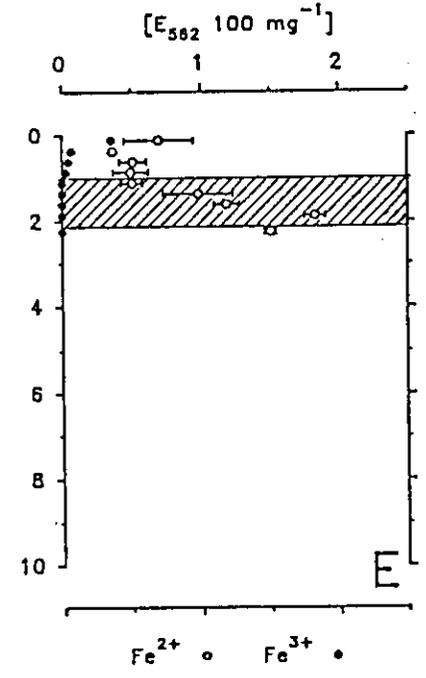
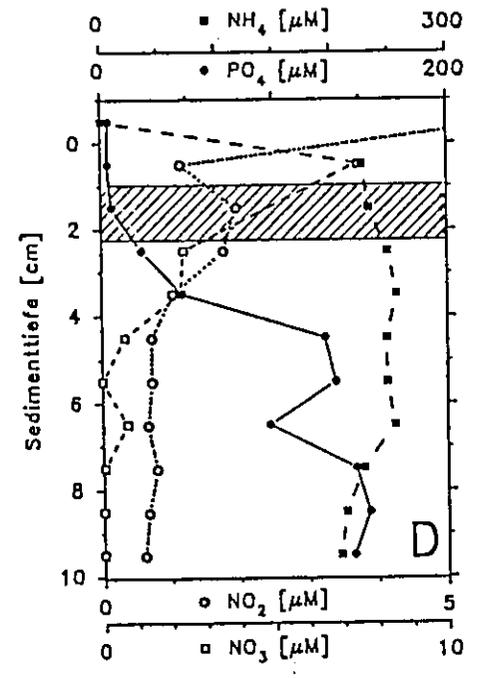
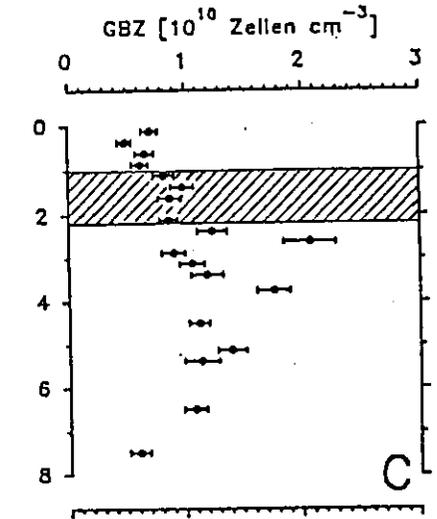
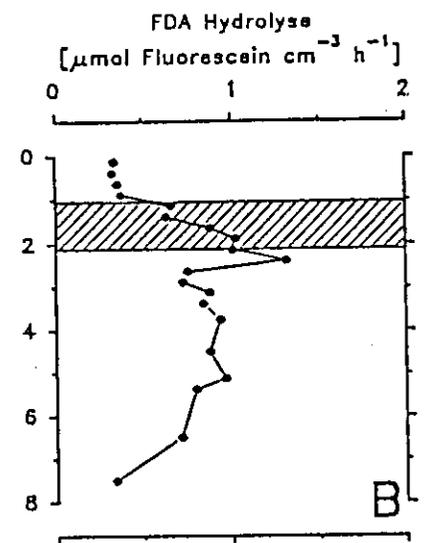
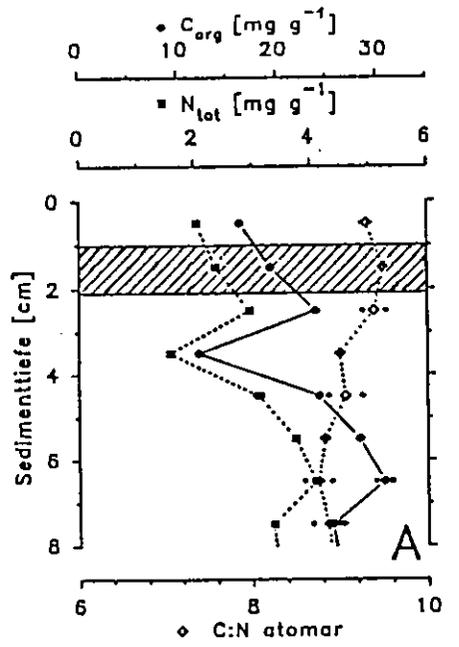


Abb. 19: Konzentration von organischem Material (A), enzymatische Aktivitäten (B), Gesamtbakterienzahl (C) und anorganische Nährsalzkonzentrationen (D, E) in sandigen Schlicksedimenten (Stat. NS 2) im Februar 1989. Die schraffierte Zone kennzeichnet die Redoxsprungschicht.

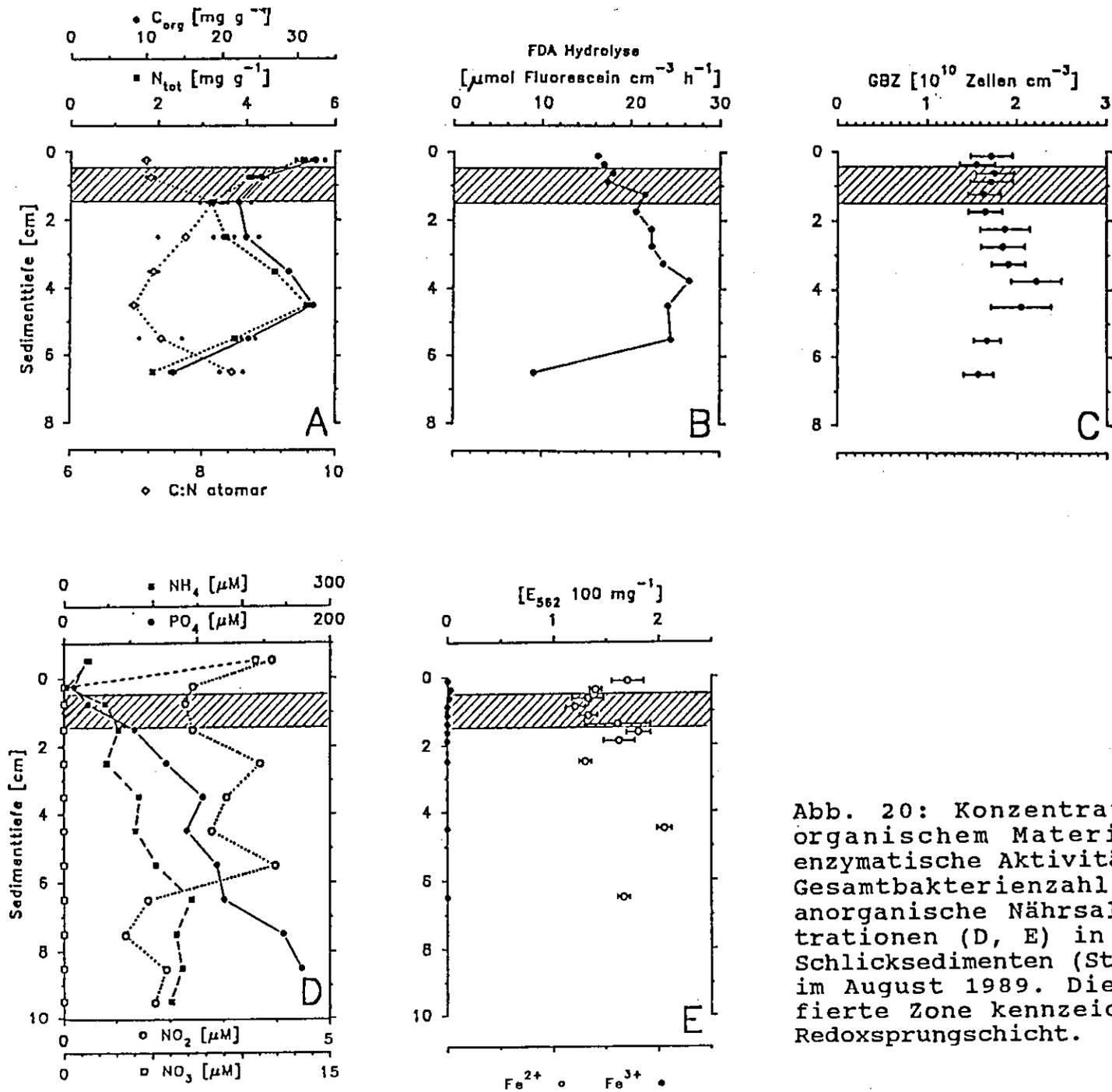


Abb. 20: Konzentration von organischem Material (A), enzymatische Aktivitäten (B), Gesamtbakterienzahl (C) und anorganische Nährsalzkonzentrationen (D, E) in sandigen Schlicksedimenten (Stat. NS 2) im August 1989. Die schraffierte Zone kennzeichnet die Redoxsprungschicht.

Nährsalzprofile. Für die durch Bioturbation weitgehend unbeeinflussten sandigen Schlicksedimente der Station NS 2 waren stark ausgebildete Konzentrationsgradienten charakteristisch. Im Winter war das Nitrat in einer Tiefe von 5 cm verbraucht. Eine drastische Phosphatfreisetzung setzte ab 2 cm Tiefe ein; eine Zunahme in den Fe^{2+} -Konzentrationen als Folge einer mikrobiellen Eisenreduktion zeigte sich allerdings schon ab 1 cm Tiefe. Der lokal versetzte Anstieg in den Fe^{2+} - und PO_4^{3-} -Konzentrationen kann darauf zurückgeführt werden, daß der Analyse beider Parameter unterschiedliche Sedimentkerne zugrunde lagen.

Eine Extremsituation zeigte sich im August 1989, als Sauerstoff, Nitrat und Fe^{3+} schon an der Sedimentoberfläche aufgezehrt worden waren und die PO_4^{3-} -Freisetzungszone bereits unmittelbar an der Sedimentoberfläche begann (Abb. 20 D, E).

5.1.2. Einfluß der Makrofauna in schlickigen Sandsedimenten

Die reich besiedelten schlickigen Sandsedimente der Nordsee (Stat. NS 1) eigneten sich besonders gut, um den Einfluß von Makrofaunaorganismen auf mikrobielle Aktivitätsmuster zu untersuchen. Im August 1989 wurde in diesen Sedimenten eine Massenbesiedlung durch den Polychaeten *Lanice conchilega* beobachtet.

Organischer Gehalt. Die Sedimente der strömungsexponierten Station NS 1 wiesen einen hohen Sandgehalt auf. Da generell der Gehalt an organischer Substanz indirekt mit der Korngröße korreliert ist (MEYER-REIL 1987), waren für diese Sedimente zu den ausgewählten Zeitpunkten im Februar und April 1989 relativ niedrige Gehalte an organischem Stickstoff ($0.3-1.1 \text{ mg g TG}^{-1}$) und Kohlenstoff ($1.7-5.9 \text{ mg g TG}^{-1}$) charakteristisch, die nur wenig über die untersuchte Sedimenttiefe variierten (Abb. 21 A, 22 A). Das massenhafte Vorkommen des Polychaeten *Lanice conchilega* im August 1989 wirkte sich nicht unmittelbar auf die absoluten Konzentrationen von organischem Material aus.

Im Februar stiegen die C/N-Verhältnisse mit zunehmender Tiefe auf einen Wert von 9.6 an; im August dagegen blieb das C/N-Verhältnis bei einem Wert um 5.5 bis in 7 cm Sedimenttiefe relativ konstant (Abb. 22 A). Die im Spätsommer (August) beobachtete Erniedrigung der C/N-Verhältnisse könnte durch die relativ proteinreiche Körpersubstanz der zahlreichen Polychaeten ($C/N_{\text{Polychaeten}} \approx 3.4$, MÜLLER 1977) bewirkt worden sein. Erhöhte Chlorophyllwerte im August 1989 (TEUCHER 1991) deuteten darauf hin, daß vor der Probennahme ein Nährstoffeintrag erfolgt ist, der in den verschiedenen Sedimenttypen räumlich und zeitlich verschieden ins Sediment eingearbeitet wurde (vgl. erniedrigte C/N-Werte in Sedimenten der Stat. NS 2 im August 1989).

Der Anteil des Karbonats betrug in diesen reich mit Kalkschalern (vor allem Bivalvia) besiedelten Sedimenten etwa 60-70% des Gesamtkohlenstoffs (Abb. 18 a).

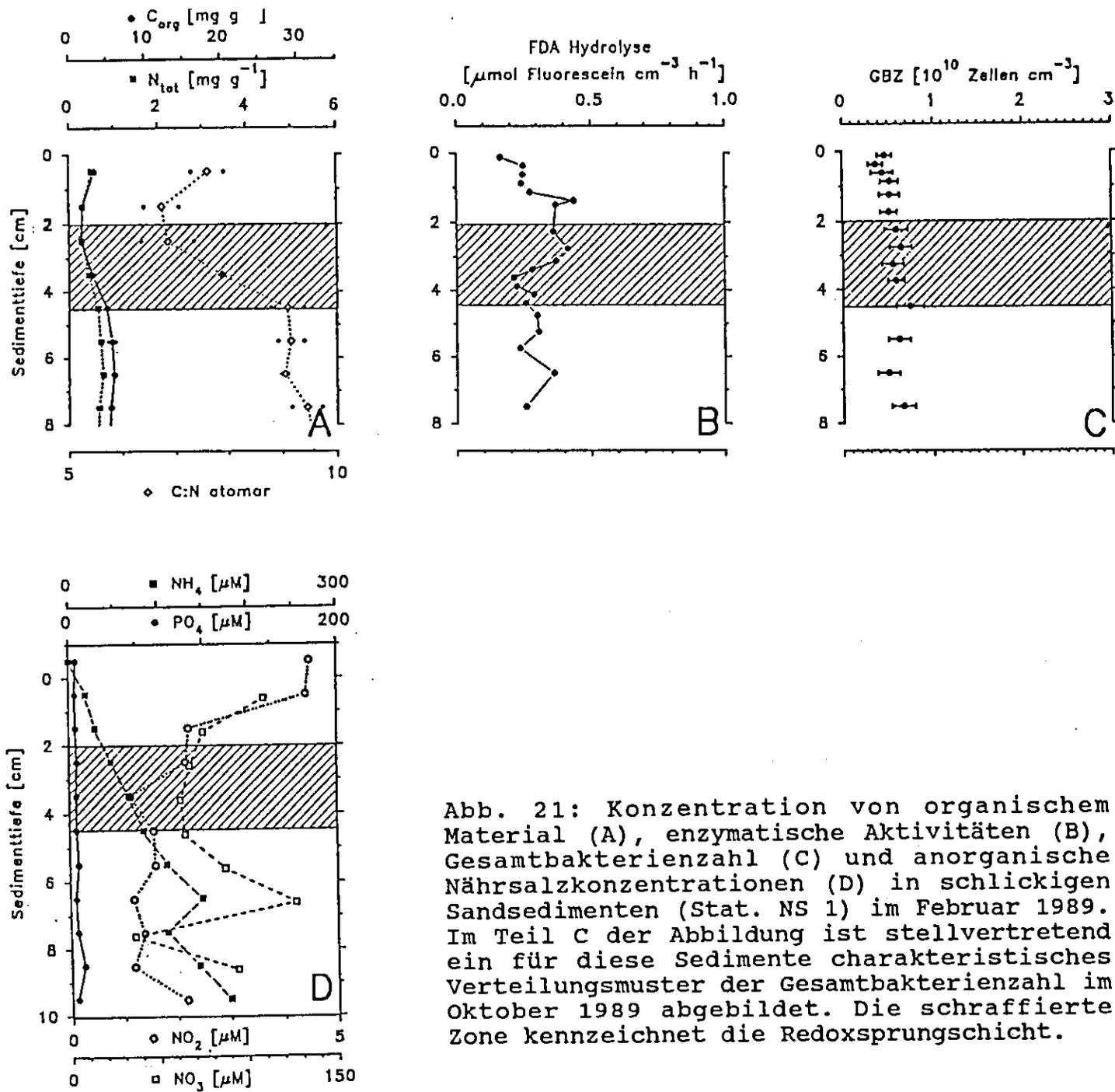


Abb. 21: Konzentration von organischem Material (A), enzymatische Aktivitäten (B), Gesamtbakterienzahl (C) und anorganische Nährsalzkonzentrationen (D) in schlickigen Sandsedimenten (Stat. NS 1) im Februar 1989. Im Teil C der Abbildung ist stellvertretend ein für diese Sedimente charakteristisches Verteilungsmuster der Gesamtbakterienzahl im Oktober 1989 abgebildet. Die schraffierte Zone kennzeichnet die Redoxsprungschicht.

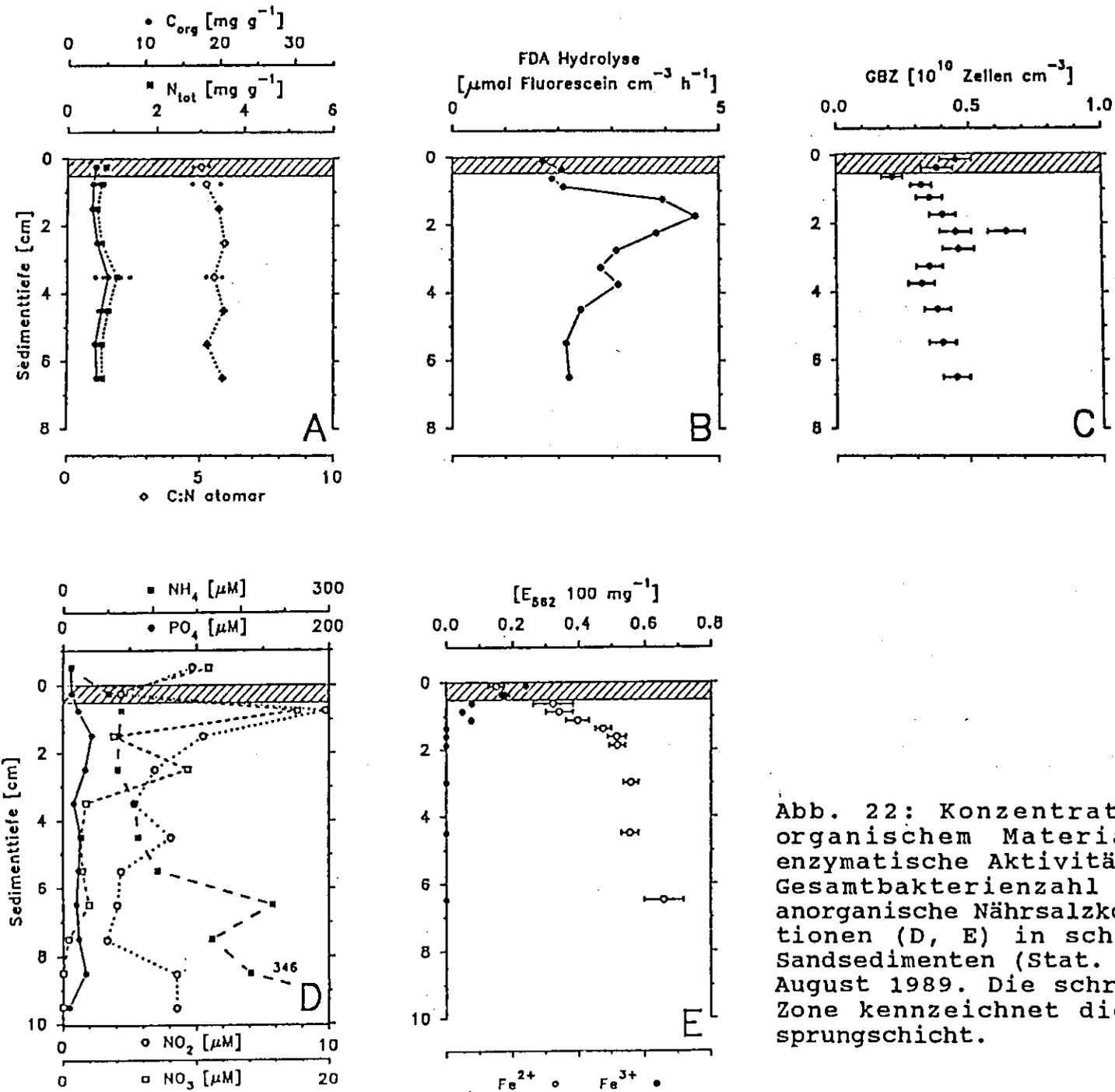


Abb. 22: Konzentration von organischem Material (A), enzymatische Aktivitäten (B), Gesamtbakterienzahl (C) und anorganische Nährsalzkonzentrationen (D, E) in schlickigen Sandsedimenten (Stat. NS 1) im August 1989. Die schraffierte Zone kennzeichnet die Redoxsprungschicht.

Enzymatischer Abbau. Im Vergleich zu anderen Jahreszeiten wurden im Februar bei einer Sedimenttemperatur von 6 °C die geringsten enzymatischen Abbauraten gemessen, die in Übereinstimmung mit den Profilen der Konzentration von organischem Material und mikrobieller Zahl einen relativ gleichförmigen Verlauf über die Tiefe zeigten (Abb. 21 A-C). Im August stiegen die enzymatischen Aktivitäten bei einer Sedimenttemperatur von 17 °C auf 8 bis 14 fach höhere Werte an. Die ausgeprägte Erhöhung der enzymatischen Aktivitäten setzte sich bis in tiefere Sedimenthorizonte fort. Unterhalb der Übergangszone von aeroben zu anaeroben Sedimenten bildete sich ein Maximum enzymatischer Aktivitäten aus, das von einem Anstieg in bakterieller Zahl, nicht aber von erhöhten Konzentrationen an organischem Material begleitet wurde.

Nährsalzkonzentrationen. Im Winter waren für die schlickigen Sandsedimente extrem hohe Nitratkonzentrationen (37-127 μM) bis in 9 cm Tiefe bezeichnend (Abb. 21 D). Durch Sturmereignisse und Bioturbation verursachte Durchmischungsprozesse, die sauerstoffreiches Bodenwasser in tiefere Sedimentzonen transportierten, könnten zu diesen hohen Nitratkonzentrationen beigetragen haben. Im Spätsommer waren in den dicht mit Polychaeten besiedelten Sedimenten relativ hohe Nitratwerte nur bis in 3 cm Sedimenttiefe nachzuweisen; in 8.5 cm Sedimenttiefe war das Nitrat aufgezehrt (Abb. 22 D).

Die Nitritkonzentrationen zeigten im Februar und August 1989 maximale Werte an der Sedimentoberfläche und nahmen über die Tiefe ab. Im Spätsommer waren die Nitritkonzentrationen gegenüber den Werten im Winter um den Faktor 2 erhöht (Abb. 21 D, 22 D).

Ist eine Nitraterschöpfung eingetreten, können Mikroorganismen organisches Material mit Hilfe von Fe^{3+} als Elektronenakzeptor veratmen (vgl. Kapitel 3.4.2.). Im August 1989 war mikrobiell verfügbares Fe^{3+} in einer Sedimenttiefe von 1.5 cm vollständig verbraucht. Noch innerhalb der Redoxsprungschicht erfolgte infolge der Reduktion von Fe^{3+} eine Mobilisierung von Fe^{2+} (Abb. 22 E). Die Konzentrationen an Phosphat waren sehr gering (5-21 μM) und zeigten keinen Anstieg bis in 10 cm Tiefe

(Abb. 22 D). Ein mit der Eisenreduktion einhergehender Anstieg in den Phosphatkonzentrationen konnte wahrscheinlich wegen der geringen Eisenreduktion nicht nachgewiesen werden.

Im Februar und August 1989 führten stark ausgeprägte Gradienten in den Ammoniumkonzentrationen zum Fluß von Ammonium aus dem Porenwasser in das Bodenwasser (Abb. 21 D, 22 D). Extrem hohe Ammoniumkonzentrationen von $346 \mu\text{M}$ traten im August zwischen 9 und 10 cm Sedimenttiefe auf (Abb. 22 D).

Um das Ausmaß kleinräumiger Heterogenitäten auch in horizontaler Richtung zu erfassen, wurde durch eine engauflösende Probenahme in vertikaler und horizontaler Richtung (5 mm Abstände) eine zweidimensionale Verteilung enzymatischer Aktivitäten in einem bioturbaten schlickigen Sandsediment aufgenommen. Untersucht wurde eine Sedimentfläche von $9.5 \text{ cm} \times 0.5 \text{ cm}$ bis in eine Tiefe von 2 cm (zur Methode vgl. Kapitel 3.3.2.). Starke Variationen enzymatischer Aktivitäten traten sowohl in vertikaler als auch horizontaler Richtung auf. Um lokale Änderungen der enzyma-

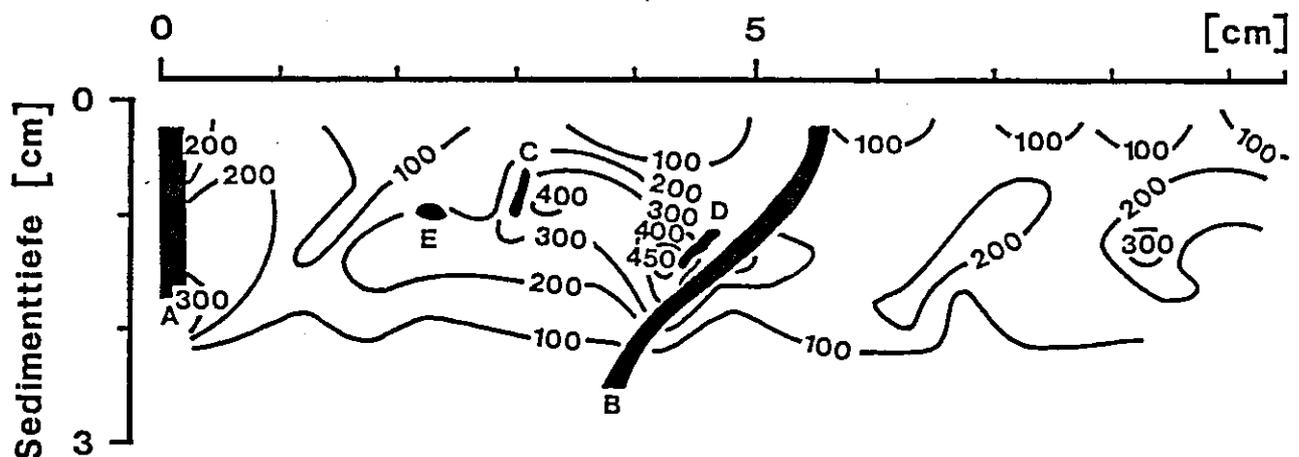


Abb. 23: Horizontale und vertikale Verteilung enzymatischer Aktivitäten in einem bioturbaten schlickigen Sandsediment (Stat. NS 1, Juni 1988) mit Makrofaunastrukturen (A, B leere Abschnitte von Wohnröhren des Polychaeten *Lanice conchilega*; C, D kleine Polychaeten; E Muschelschale). Aus dem engauflösenden Isoplethendiagramm wird deutlich, daß enzymatische Aktivitäten in der unmittelbaren Nachbarschaft von Makrofaunastrukturen stimuliert werden. Die Meßpunkte wurden in 5 mm Abständen aufgenommen und die enzymatischen Aktivitäten als relative Fluoreszenzeinheiten pro 100 mg Naßgewicht angegeben.

tischen Aktivitäten mit dem Vorhandensein von biogenen Strukturen in Verbindung zu setzen, wurde bei der Aufarbeitung des Sedimentblockes die Lage der Makrofaunastrukturen festgehalten. Besonders deutlich konnte gezeigt werden, daß sich in unmittelbarer Nachbarschaft von Polychaeten Zentren erhöhter enzymatischer Aktivitäten im Sediment ausgebildet hatten. An unbewohnten Polychaetenröhren von *Lanice conchilega* deutete sich nur eine leichte Erhöhung der enzymatischen Aktivitäten an. In der Umgebung einer Muschelschale war kein Anstieg in den enzymatischen Aktivitäten zu erkennen (Abb. 23).

5.1.3. Entwicklung der Redoxsprungschicht als Ausdruck mikrobieller Abbauaktivitäten

Von großer Bedeutung für die Mineralisierung von organischem Material ist die Redoxsprungschicht, die durch den Wechsel von oxischen zu anoxischen Bedingungen charakterisiert ist. Oxisch-anoxische Grenzzonen können sich unter stagnierenden Bedingungen sowohl in der Wassersäule als auch im Sediment ausbilden (FENCHEL and RIEDL 1970, GAST and GOCKE 1988). Da in dieser Zone oxidierte und reduzierte Komponenten des Stoffwechsels nebeneinander vorliegen, werden die Stoffwechselaktivitäten der Organismen generell begünstigt. Reduzierte Produkte des anaeroben Stoffwechsels wie Mn^{2+} , Fe^{2+} , NH_4^+ , S^- und CH_4 können in der Redoxsprungschicht durch die Tätigkeit von Mikroorganismen oxidiert werden. Das Redoxpotential ist somit ein Abbild mikrobieller Abbauaktivitäten.

Saisonale Veränderungen des Redoxpotentials in den schlickigen Sandsedimenten und sandigen Schlicksedimenten (Stat. NS 1 und NS 2) sind in Abbildung 24 dargestellt. Im Februar 1989 wiesen die Sedimente der schlickigen Sandstation oxische Verhältnisse bis in 2 cm Sedimenttiefe auf. Bei einem sehr langsamen Rückgang des Redoxpotentials mit der Tiefe war eine scharf ausgeprägte Redoxsprungschicht nicht zu erkennen. In 3 cm Sedimenttiefe verfärbte sich das braune Sediment leicht nach Graubraun. Erst in 6-7 cm Sedimenttiefe konnte man eine schwarze Färbung des Sedi-

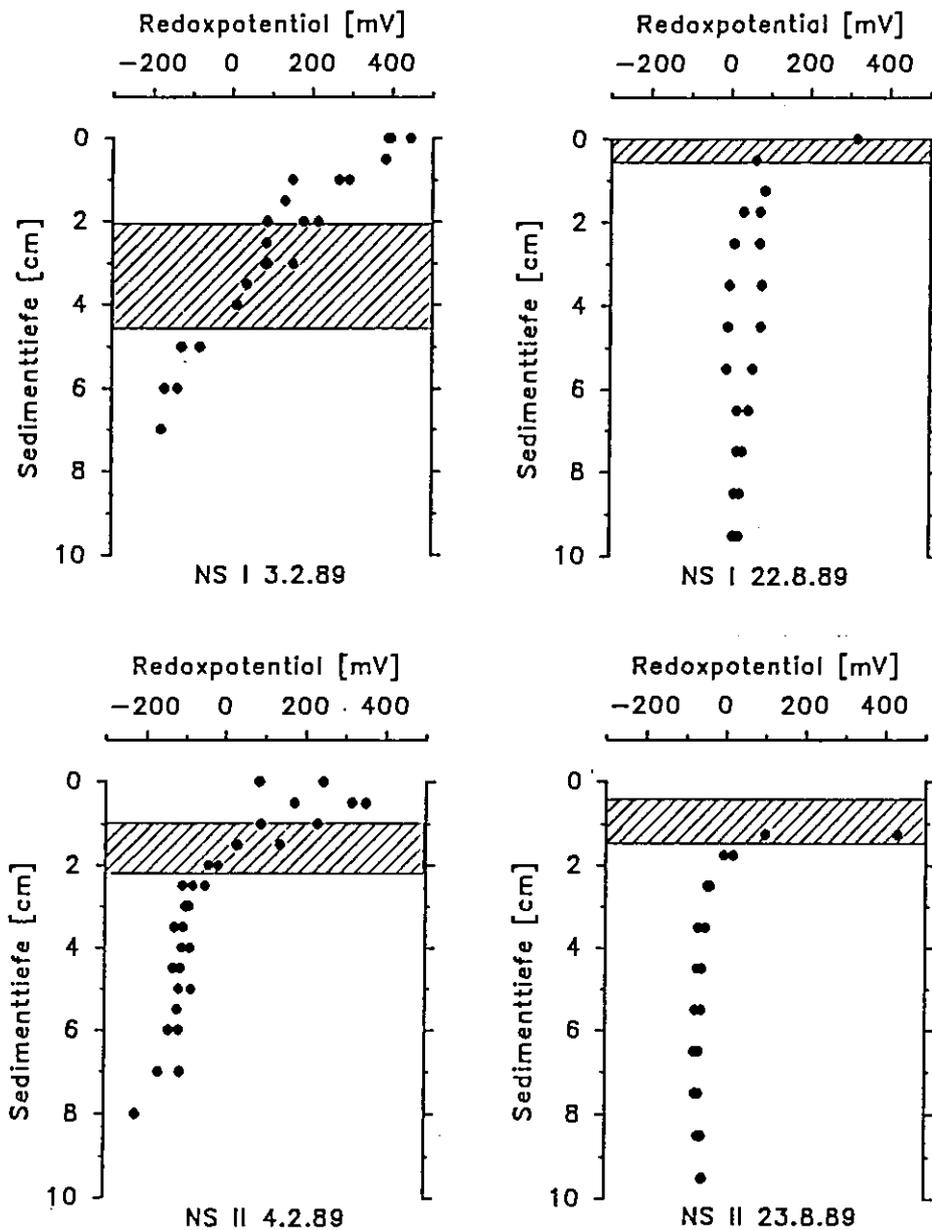


Abb. 24: Redoxpotential-Profile in schlickigen Sandsedimenten (Stat. NS 1) und sandigen Schlicksedimenten (Stat. NS 2) zu verschiedenen Jahreszeiten (Februar und August 1989). In beiden Sedimenten ist im Spätsommer eine Verschiebung der Redoxsprungschicht zur Sedimentoberfläche festzustellen. Die bei der Messung des Redoxpotentials ausgeführten Parallelmessungen variierten in Extremfällen bis zu ± 150 mV. Der schraffierte Bereich deutet die Lage der Redoxsprungschicht an.

mentes beobachten (H_2S -Geruch). Während der stagnierenden Verhältnisse im August 1989 (Ausbildung von Sprungschichten in der Wassersäule) verschob sich die Redoxsprungschicht bis dicht an die Sedimentoberfläche. Die oxische Sedimentzone beschränkte sich nur auf wenige Millimeter an der Oberfläche, ab 1 cm Sedimenttie-

fe wurden anoxische Bedingungen gemessen. Die saisonale Verschiebung der Redoxsprungschicht war in den sandigen Schlicksedimenten (Stat. NS 2) nicht so deutlich zu erkennen wie in den schlickigen Sandsedimenten (Stat. NS 1). Die Redoxsprungschicht trat in den sandigen Schlicksedimenten im Februar zwischen 1 und 2 cm Sedimenttiefe auf. Eine Änderung der Sedimentfarbe von Hellbraun zu Schwarz sowie das Auftreten von H_2S wurde erst in einer Tiefe von 5 cm registriert. Im Spätsommer (August 1989) lag die Redoxsprungschicht in dem untersuchten Sedimentkern in etwa 1 cm Tiefe. In anderen Sedimentkernen von dieser Station wurde im August 1989 eine Graufärbung des Sedimentes schon an der Oberfläche beobachtet. Der Übergang zu einer grauschwarzen Sedimentfarbe und das Auftreten von H_2S fand in etwa 2 cm Tiefe statt.

Um die Mikrostruktur der Redoxsprungschicht zu beschreiben, wurde in einem ausgewählten Sedimentblock der Verlauf dieser Grenzzone durch den Farbwechsel des Sedimentes von Braun zu Schwarz bestimmt. Es wurde untersucht, ob im Bereich der Redoxsprungschicht mikrobielle Stoffumsätze stimuliert wurden. Abbildung 25 zeigt die heterogene Verteilung von enzymatischen Aktivitäten in bioturbaten Nordseesedimenten (Stat. NS 1, Juni 1988) unter einer Fläche von 4.5 cm x 0.5 cm bis in eine Tiefe von 5 cm. (vgl. Methode, Kapitel 3.3.2.). Entlang der Sedimentoberfläche wurden Aktivitätswerte gemessen, die um den Faktor 2 variierten. Schräg verlaufende Isolinien und unterhalb der Sedimentoberfläche ausgebildete Zentren erhöhter enzymatischer Aktivitäten lassen vermuten, daß die Schichtung der Sedimente durch Bioturbationsaktivitäten oder andere mechanische Einwirkungen verschoben wurde. Eine Grenzzone von braun zu schwarz gefärbtem Sediment, die aerobe von anaeroben Horizonten abgrenzte, war in einer Sedimenttiefe von 3 cm zu erkennen. Anhand des beobachteten Farbwechsels im Sediment ließ sich die Mikrotopographie dieser Grenzlinie beschreiben. Es war zu erkennen, daß sich die Farbübergangszone von Braun zu Schwarz in horizontaler Richtung langsam zu tieferen Horizonten verschob. Besonders zu beachten ist, daß sich unterhalb dieser Grenzschrift eine Zone mit erhöhten enzymatischen Aktivitäten befand.

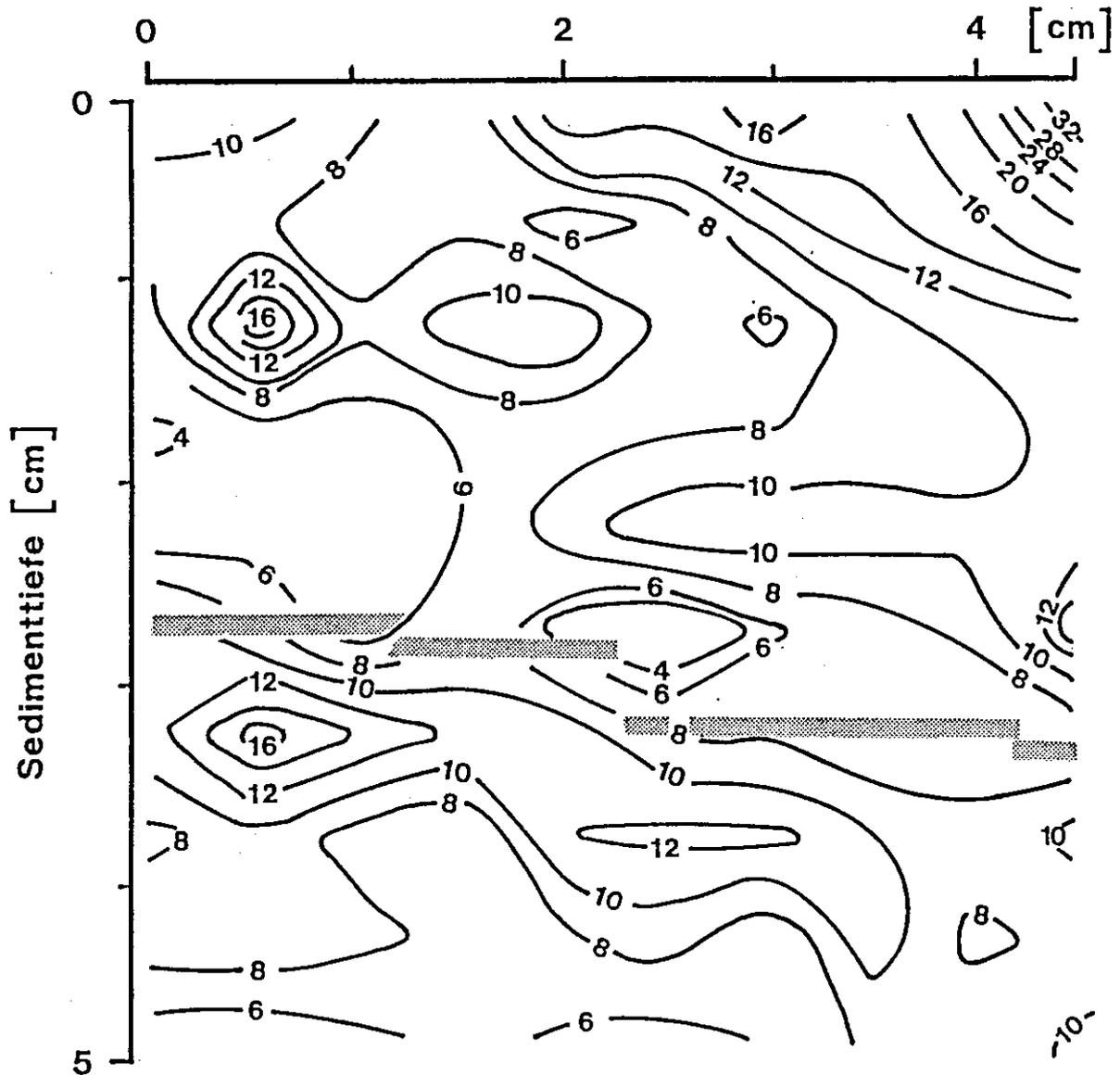


Abb. 25: Horizontale und vertikale Verteilung enzymatischer Aktivitäten in einem bioturbaten Sediment der schlickigen Sandstation (Stat. NS 1, Juni 1988). Aus dem engauflösenden Isoplethendiagramm werden einzelne Zonen erhöhter enzymatischer Aktivitäten deutlich. Die punktierte Zone kennzeichnet den Übergang von hellbraunem zu schwarzem Sediment. Die enzymatischen Aktivitäten wurden als relative Fluoreszenzeinheiten pro 100 mg Trockengewicht angegeben. Die Werte können nicht direkt mit denen in der vorangegangenen Abbildung 23 verglichen werden, da die Meßwerte bei verschiedenen Kalibrierungen erstellt wurden.

5.1.4. Variationen der Bakterienzahl und des Größenspektrums bakterieller Biomasse an Grenzflächen

Für die in Kapitel 5.1.1. und 5.1.2. beschriebenen Beispiele ist es von großem Interesse, die an Grenzzonen beobachteten Veränderungen in den enzymatischen Aktivitäten mit Änderungen bakterieller Populationsstrukturen zu vergleichen. Eine Größenklassenanalyse wäre ein erster Ansatz, um etwas über die Zusammensetzung und Struktur der natürlichen Populationen in verschiedenen Sedimentzonen zu erfahren.

In der Literatur werden vornehmlich jahreszeitliche Verschiebungen des Biomassespektrums beschrieben. RUBLEE (1978) beobachtete in Salzmarschsedimenten, daß im Sommer größere und weniger Zellen als im Winter auftraten. Ebenso stellte MEYER-REIL (1987 b) nach der Sedimentation einer Planktonblüte in Sedimenten der Kieler Bucht Verschiebungen im Größenspektrum der Mikroorganismen fest. Nach der Blüte nahmen die zuvor dominierenden kleineren Größenklassen prozentual stark ab, die Biomasse mittlerer und größerer Zellen stieg dagegen an. Etwa eine Woche nach der Sedimentation der Planktonblüte stellte sich die ursprüngliche Verteilung bakterieller Biomasse wieder ein. Beobachtungen zu jahreszeitlichen Veränderungen im Biomassespektrum beschränkten sich zumeist auf die Sedimentoberfläche. Dabei wäre es von großem Interesse, die durch Variationen der Umgebungsfaktoren hervorgerufenen Änderungen in der bakteriellen Biomasse in Sedimentprofilen zu verfolgen.

In den exemplarisch untersuchten Nordseeschlicksedimenten (Stat. NS 2, August 1989) variierten die Biomassespektren in einem Bereich zwischen 0 und $2.1 \mu\text{m}^3$, waren häufig aber auf einen Bereich zwischen 0 und $0.8 \mu\text{m}^3$ begrenzt (Abb. 26). Bei Zellen $> 0.8 \mu\text{m}^3$ ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob es sich tatsächlich um Bakterienzellen oder um andere Mikroorganismen handelt. Es ist zu erwarten, daß die ausgeprägtesten Variationen im Biomassespektrum an der Sedimentoberfläche, die stark wechselnden Umweltbedingungen (Nährstoffeinträge) ausgesetzt ist, auftreten, und daß mit zunehmender Sedimenttiefe das Größenspek-

trum eingengt wird. In den exemplarisch untersuchten Horizonten der Nordseeschlicksedimente (Stat. NS 2, August 1989) zeigten sich deutliche Unterschiede in der Verteilung bakterieller Bio-

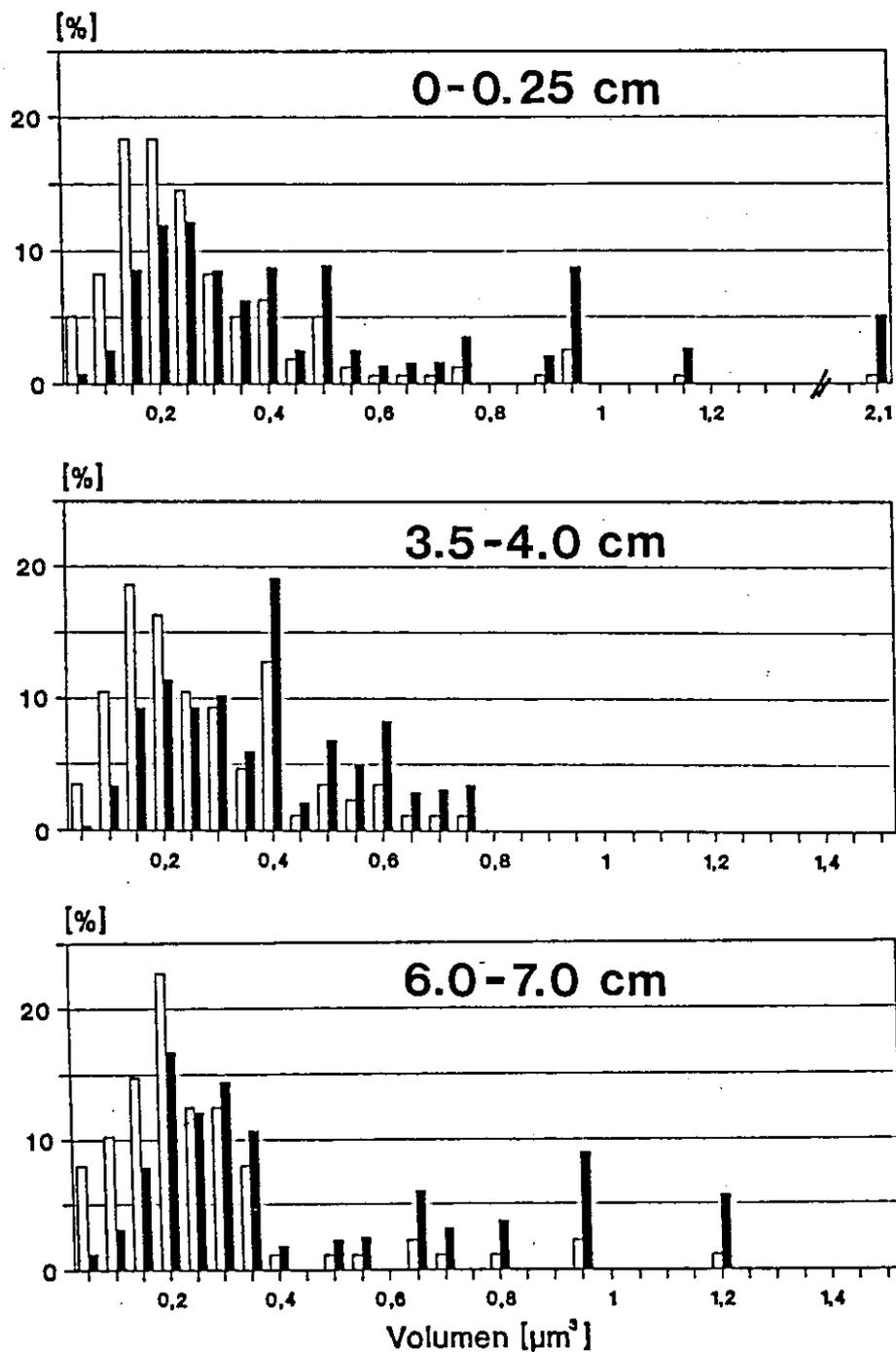


Abb. 26: Bakterielle Biomassespektren in sandigen Schlicksedimenten der Nordsee (Stat. NS 2, August 1989). Das Zellvolumen einer Größenklasse wurde als prozentualer Anteil am Gesamtvolumen angegeben (dunkle Balken). Daneben wurde die Häufigkeit der Zellen einer jeden Größenklasse als prozentualer Anteil an der Gesamtzellzahl dargestellt (helle Balken).

masse über die Tiefe. Im Oberflächenshorizont (0-0.25 cm), der durch relativ hohe Gehalte an organischem Kohlenstoff, aber niedrige enzymatische Aktivitätsraten und Gesamtbakterienzahlen, charakterisiert war (vgl. Kapitel 5.1.1.), bildeten die Größenklassen zwischen 0.20 und 0.25 μm^3 den größten Anteil an der Gesamtbiomasse. Im Sedimenthorizont 3.5-4.0 cm, der durch einen starken Anstieg des organischen Kohlenstoffs, der Gesamtbakterienzahl und der enzymatischen Abbauaktivität gekennzeichnet war, deutete sich eine bimodale Verteilung bakterieller Biomasse an: neben kleinen Zellen (0.20 μm^3) bildeten auch Zellen der mittleren Größenklasse (0.40 μm^3) einen verhältnismäßig großen Anteil an der Gesamtbiomasse. Im tieferen Sedimenthorizont 6-7 cm, der extrem niedrige Werte organischen Kohlenstoffs, bakterieller Zahl und Aktivität aufwies, war das Größenspektrum auf kleinere Zellen beschränkt; Zellen der Größenklassen zwischen 0.40 und 0.60 μm^3 trugen nur geringfügig zur Gesamtbiomasse bei (Abb. 26).

Signifikante Unterschiede im mittleren Zellvolumen in den verschiedenen Horizonten eines Sedimentprofils (Stat. NS 2, August 1989) konnten nicht nachgewiesen werden. Das mittlere Zellvolumen variierte in einem sehr engen Bereich (zwischen 0.22 und 0.30 μm^3 ; Abb. 27 unterer Ausschnitt). Schwankungen des mittleren Zellvolumens bis zu $\pm 0.05 \mu\text{m}^3$ lagen innerhalb des Variationsbereiches, der durch subjektive Auswahl, Abzeichnen und Abgreifen der Zellen verursacht wurde (vgl. Kapitel 3.5.2.). Es zeigten sich jedoch deutliche saisonale Unterschiede im mittleren Zellvolumen (Tab. 7). So dominierten in sandigen Schlicksedimenten im Winter kleine Zellen an der Oberfläche (mittleres Zellvolumen 0.18 μm^3 ; Stat. NS 2, Februar 1989) und im Spätsommer Zellen mit einer mittleren Größe (mittleres Zellvolumen 0.27 μm^3 ; Stat. NS 2, August 1989). Mittels Umrechnungsfaktoren läßt sich aus dem mittleren Zellvolumen der mittlere Kohlenstoffgehalt einer durchschnittlichen Bakterienzelle berechnen (vgl. Kapitel 3.5.2.). Dieser variierte in den untersuchten Schlicksedimenten der Nordsee im Winter zwischen 1.9 und 2.6 $\times 10^{-8} \mu\text{g C}$ und im Sommer zwischen 2.6 und 3.0 $\times 10^{-8} \mu\text{g C}$ und lag damit in einem ähnlichen Größenbereich wie der durchschnittliche C-Gehalt einer Bakterienzelle, der von MEYER-REIL (1987) für sandig-schlickige Sedi-

mente der Kieler Bucht errechnet wurde ($2.0 \times 10^{-8} \mu\text{g C}$). Bei einer Abschätzung der bakteriellen Biomasse, in deren Berechnung neben mittlerem Zellvolumen und Umrechnungsfaktoren auch die Gesamtzellzahl eingeht (vgl. Kapitel 3.5.2.), werden die saisonalen Unterschiede in den bakteriellen Populationsstrukturen noch deutlicher. Während des Winters zeigte sich sowohl in oberflächennahen als auch in tieferen Horizonten die Tendenz einer stark reduzierten bakteriellen Biomasse (Tab. 7).

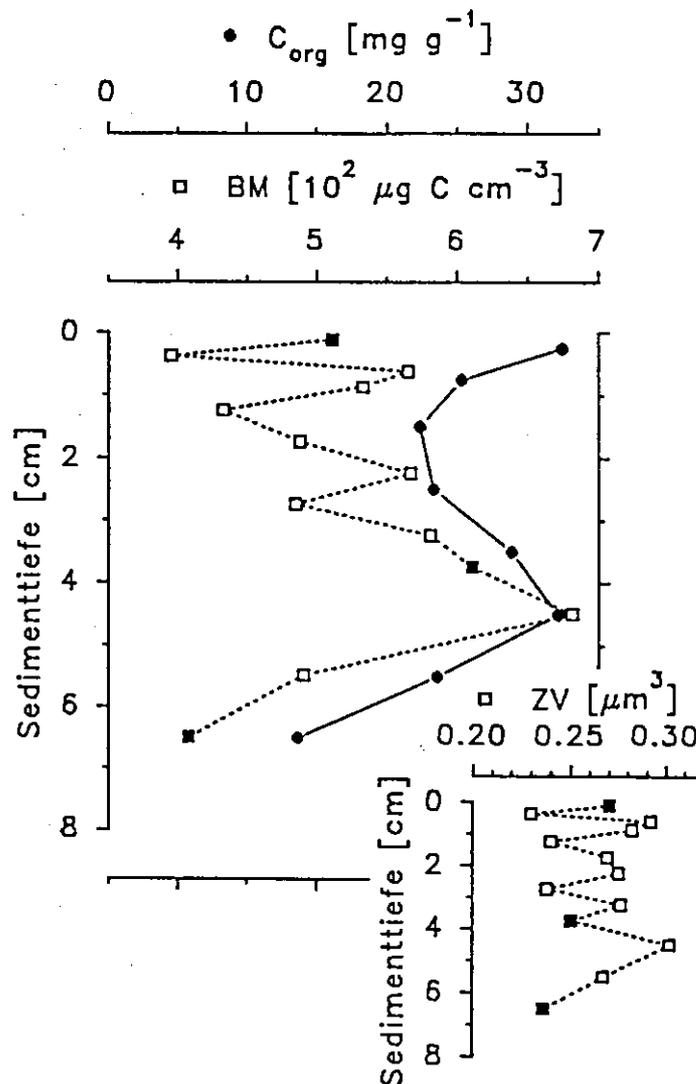


Abb. 27: Verteilungsmuster der bakteriellen Biomasse (BM) und der Konzentration an organischem Kohlenstoff (C_{org}) in sandigen Schlicksedimenten der Nordsee (Stat. NS 2, August 1989). Aus dem unteren Ausschnitt wird der relativ geringe Variationsbereich im mittleren Zellvolumen (ZV) der Bakterien ersichtlich. Für Horizonte, die mit ausgefüllten Quadraten markiert sind, wurden in Abbildung 26 die Biomassespektren dargestellt.

Der prozentuale Anteil bakteriellen Kohlenstoffs am Gesamtkohlenstoff im Sediment ist generell sehr gering. Er variiert für sandige und sandig-schlickige Sedimente der Kieler Bucht zwischen 0.5% und 0.9% (MEYER-REIL 1987 b). Mit Hilfe der in Tabelle 7 zusammengestellten Daten konnte der Anteil des bakteriellen Kohlenstoffs am Gesamtkohlenstoff in sandig-schlickigen Nordseesedimenten bestimmt werden: ein sehr hoher Anteil bakteriellen Kohlenstoffes (zwischen 7.3% und 8.5%) wurde für Sedimente vom August 1989 berechnet; im Februar betrug dagegen der prozentuale Anteil des bakteriellen Kohlenstoffs nur 1.7-2.2%.

Tab. 7: Charakteristische Biomasseparameter von Bakterienpopulationen (mittleres Zellvolumen (ZV), mittlerer C-Gehalt einer Bakterienzelle, Gesamtbakterienzahl (GBZ), bakterielle Biomasse (BM)) zu verschiedenen Jahreszeiten in sandig-schlickigen Sedimenten der Nordsee (Stat. NS 2, Februar und August 1989). Die bakterielle Biomasse steht dabei in unmittelbarer Beziehung zum Gesamtkohlenstoff (C_{org}) im Sediment.

	ZV	C-Gehalt pro Zelle	GBZ	BM	C_{org}
[cm]	$[\mu m^3]$	$[10^{-8} \mu g C]$	$[10^{10} cm^{-3}]$	$[\mu g C cm^{-3}]$	$[mg g^{-1}]$
Aug. 1989					
0.00-0.25	0.270	2.97	1.72	511	32.41
6.00-7.00	0.236	2.60	1.57	408	13.68
Feb. 1989					
0.00-0.25	0.175	1.93	0.70	135	16.28
2.25-2.50	0.235	2.59	1.24	321	23.77

Beziehungen zwischen dem mittleren Zellvolumen von Bakterienzellen und anderen Parametern, wie beispielsweise der Konzentration an organischem Material, der Gesamtbakterienzahl und den enzymatischen Abbauaktivitäten konnten in den untersuchten Nordseesedimenten andeutungsweise erkannt werden. Aus Abbildung 27 geht hervor, daß erhöhte Konzentrationen an organischem Material

mit Erhöhungen in der Bakterienbiomasse verbunden waren. Ab 2 cm Tiefe war diese Beziehung deutlicher ausgeprägt als an der Oberfläche. Ebenso lag zu den verschiedenen Jahreszeiten eine direkte Beziehung zwischen der Konzentration an bakteriellem Kohlenstoff und Gesamtkohlenstoff vor ($n=4$, $r=0.586$; Tab. 7). MEYER-REIL (1987 b) konnte für Sedimente der Kieler Bucht enge Verknüpfungen zwischen organischem Gehalt und bakterieller Biomasse aufzeigen. Beeinflussungen des Biomassespektrums durch Änderungen der Temperatur, Salinität, Nährstoffangebot, Teilungsaktivität und grazing (Reduktion des Größenspektrums) werden in der Arbeit von MEYER-REIL and GRAF (1986) diskutiert. Es ist anzunehmen, daß sich mit einer Verschiebung des Biomassespektrums auch die Zusammensetzung der stoffwechselaktiven Gruppen einer Population ändert (MEYER-REIL 1983, KRAMBECK 1984).

5.2. Stimulation der Abbauprozesse durch biogene Strukturen in Sedimentprofilen des Europäischen Nordmeeres

Aktivitäten von Meio- und Makrofaunaorganismen, wie beispielsweise Fressen, Graben, Bau von Gangsystemen, Fortbewegung und Irrigation, beeinflussen wesentlich den Transport und den Abbau von organischem Material in marinen Sedimenten (ALLER 1982, ALLER and YINGST 1985, ALLER and ALLER 1986, KRISTENSEN and BLACKBURN 1987, ALLER 1988, ANDERSEN and KRISTENSEN 1988, KRISTENSEN 1988). Durch Anreicherungen an organischem Material in Fang- und Verdauungsorganen, in Gangbauten als auch in fecal pellets von Meio- und Makrofaunaorganismen werden lokal Orte mit einer erhöhten Konzentration an organischem Material im Sediment geschaffen, an denen erhöhte Abbauaktivitäten zu erwarten sind. Gangsysteme der Infauna, die zusätzliche Oberflächen für eine mikrobielle Besiedlung darstellen, sind bevorzugte Mikrohabitate für Mikroorganismen. Irrigations- und Bioturbationsaktivitäten der Infauna transportieren organisches Material bis in tiefere Sedimentzonen und begünstigen somit die Versorgung der Mikroorganismen mit Elektrodendonatoren (organisches Material) und Elektronenakzeptoren. Schleimabsonderungen der Makrofaunaorganismen stellen mitunter eine zusätzliche Nährstoffquelle für die Mikroorganismen dar. Auch das grazing der Makrofauna kann einen stimulierenden Effekt auf den mikrobiellen Stoffwechsel ausüben, indem die mikrobielle Population in einer Phase hoher Produktivität gehalten wird.

Bisher beschränkten sich die Untersuchungen über den Einfluß von biogenen Strukturen auf die Konzentration und den Abbau von organischem Material in Flachwassersedimenten. Es konnte gezeigt werden, daß biogene Strukturen wie Gangbauten und fecal pellets für ein breites Spektrum unterschiedlicher physiologischer Gruppen der Mikro- und Meiofauna Mikrohabitate darstellen (MEYERS et al. 1987, REISE 1987, REICHARDT 1988), in denen der Abbau von organischem Material stimuliert wird (ALONGI 1985, ALLER and ALLER 1986, REICHARDT 1986). Über den Beitrag von Mikro- und Meiofauna am Abbau von organischem Material in pelagischen Sedimenten ist jedoch nur wenig Information verfügbar.

5.2.1. Einfluß epibenthischer Foraminiferen auf den Abbau und die Ablagerung von organischem Material

Durch ihre exponierte Stellung an der Sediment/Bodenwasser-Grenzfläche profitieren epibenthische Großforaminiferen primär von absedimentierenden Nahrungspartikeln, die sie mit ihren ausgestreckten Plasmanetzen einfangen. Der Transport von organischem Material in tiefere Sedimenthorizonte wird durch die Anwesenheit dieser Grenzflächenbewohner weitgehend unterbunden. In Sedimenten mit hohen Foraminiferen-Besiedlungsdichten traten Infaunaorganismen deshalb stark zurück. Das Cytoplasma der epibenthischen Foraminiferen wird von einem Gehäuse aus agglutinierten Sandpartikeln umschlossen (Sandschaler). In Zeiten extrem geringer Nahrungszufuhr können die Großforaminiferen ihren Stoffwechsel herunterschalten und das Cytoplasma zu einem dünnen Strang reduzieren (LINKE 1989, 1991).

Die in der Jan Mayen Bruchzone untersuchten Stationen unterschieden sich im Besiedlungsgrad mit epibenthischen Foraminiferen (Tab. 8). Durch die unterschiedlichen Besiedlungsdichten wurden der enzymatische Abbau und die Konzentration von organischem Material entscheidend beeinflusst.

Tab. 8: Besiedlungsdichten epibenthischer Foraminiferen in Sedimenten der Jan Mayen Bruchzone (+++: dichte Besiedlung; ++: mäßige Besiedlung; +: fleckenhafte Besiedlung).

Station	Tiefe [m]	Abundanz (qualitativ)
625	1710	+++
635	1751	++
656	1922	+
660	1887	++
664	1390	+++
681	1168	+

Enzymatischer Abbau. Dicht mit Foraminiferen besiedelte Sedimente in der Jan Mayen Bruchzone zeichneten sich durch einen ausgeprägten Gradienten im enzymatischen Abbau von organischem Material aus (z.B. Stat. 625, Abb. 28). Gegenüber dünn besiedelten Sedimenten (z.B. Stat. 681, Abb. 28) waren die enzymatischen Aktivitäten an der Sedimentoberfläche um den Faktor 20 erhöht. Das Vorkommen epibenthischer Foraminiferen wirkte sich bis in tiefere Horizonte aus: noch in 20 cm Tiefe konnten erhöhte enzymatische Abbauraten registriert werden.

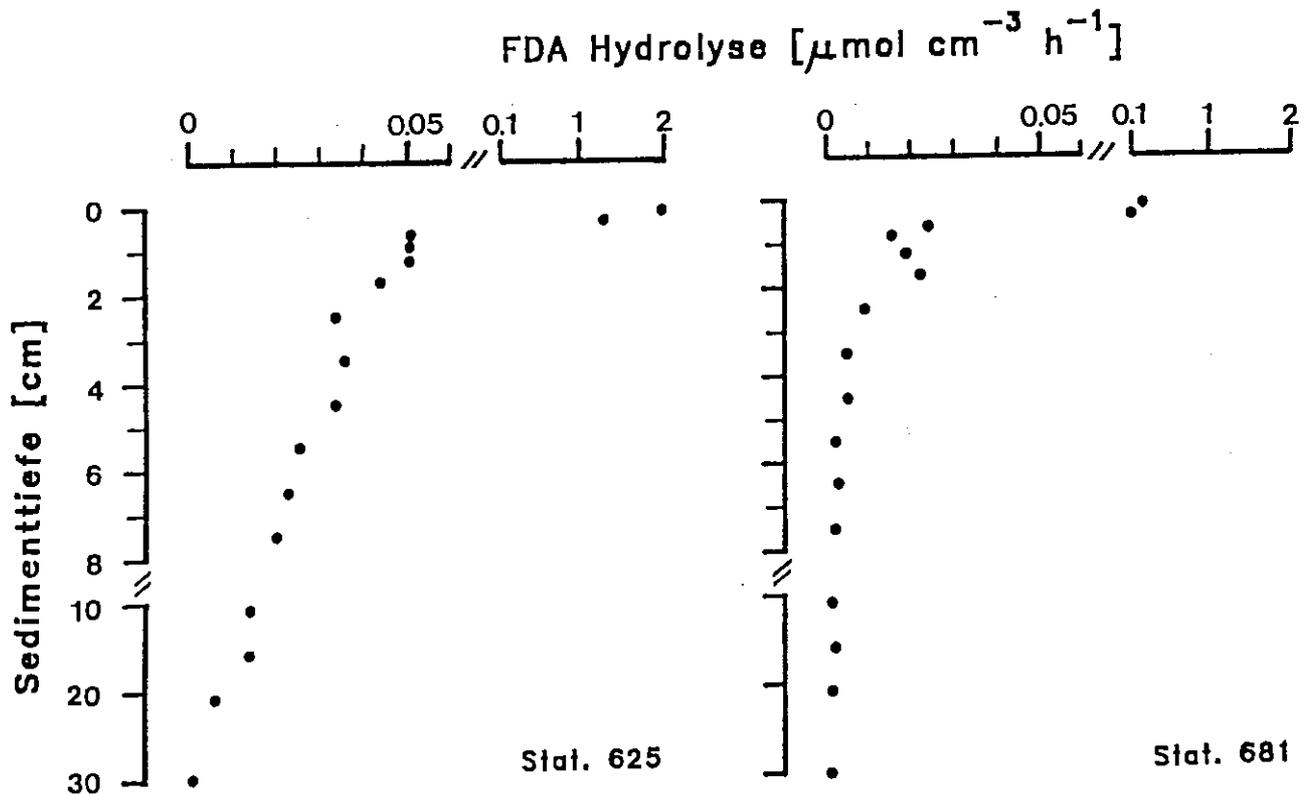


Abb. 28: Enzymatische Abbauaktivitäten in Sedimenten mit hohen und geringen Foraminiferen-Besiedlungsdichten (Stat. 625 und 681).

Die Analysen von ausgewählten Individuen zeigten, daß die extrem hohen enzymatischen Aktivitäten an das Vorkommen von stoffwechselaktiven Foraminiferen gebunden waren. Aufgrund der sehr unterschiedlichen Stoffwechselintensitäten der einzelnen Foraminiferen variierten die enzymatischen Aktivitäten beträchtlich. Der Großteil der Foraminiferen zeigte keine bzw. eine äußerst geringe Aktivität; nur sehr wenige Individuen verfügten

über ein extrem hohes enzymatisches Abbaupotential (vgl. Kapitel 5.2.2. Abb. 32). Es ist anzunehmen, daß der enzymatische Aufschluß von organischem Material von den aktiven Foraminiferen bewerkstelligt wird, die nur direkt an der Sedimentoberfläche lebensfähig sind. Wie bei LINKE (1989) beschrieben, können Einträge von organischem Material eine "Aufwachreaktion" im Stoffwechsel der Foraminiferen hervorrufen. Das bedeutet, daß unter Nährstofflimitation reduzierte Stoffwechselprozesse durch die Verfügbarkeit von organischem Material stimuliert werden können (vgl. KÖSTER et al. 1991).

Die mit der Fluoreszenztechnik erzielte hohe Empfindlichkeit bei der Messung enzymatischer Substratumsätze ermöglichte es, zwischen einzelnen aktiven und inaktiven Foraminiferen zu differenzieren. Diese Methode stellte gegenüber der traditionellen Anfärbemethode von Foraminiferen mit Bengalrosa (LUTZE 1964, BERNHARD 1988) eine zeitersparende Alternative dar.

Organischer Gehalt. Das Vorkommen von epibenthischen Foraminiferen spiegelte sich auch in den Konzentrationen von organischem Material wider. Dicht besiedelte Stationen waren in der Regel durch eine Anreicherung an organischem Kohlenstoff und Stickstoff in etwa 2 cm Sedimenttiefe charakterisiert (Stat. 625, Abb. 29). Unterhalb dieser Tiefe zeigte sich ein allmählicher Abfall in den Konzentrationen von organischem Material. Das C/N-Verhältnis blieb über die untersuchte Sedimenttiefe (0-30 cm) bei Werten zwischen 7 und 8 relativ konstant. Dünn besiedelte Sedimente zeigten dagegen einen weniger ausgeprägten Anstieg in der Konzentration von organischem Material unterhalb der Sedimentoberfläche (Stat. 656, Abb. 29). In diesen Sedimenten konnte ein starker Abfall im C/N-Verhältnis von Werten zwischen 7 und 8 an der Sedimentoberfläche bis auf Werte um 5 in tieferen Horizonten festgestellt werden.

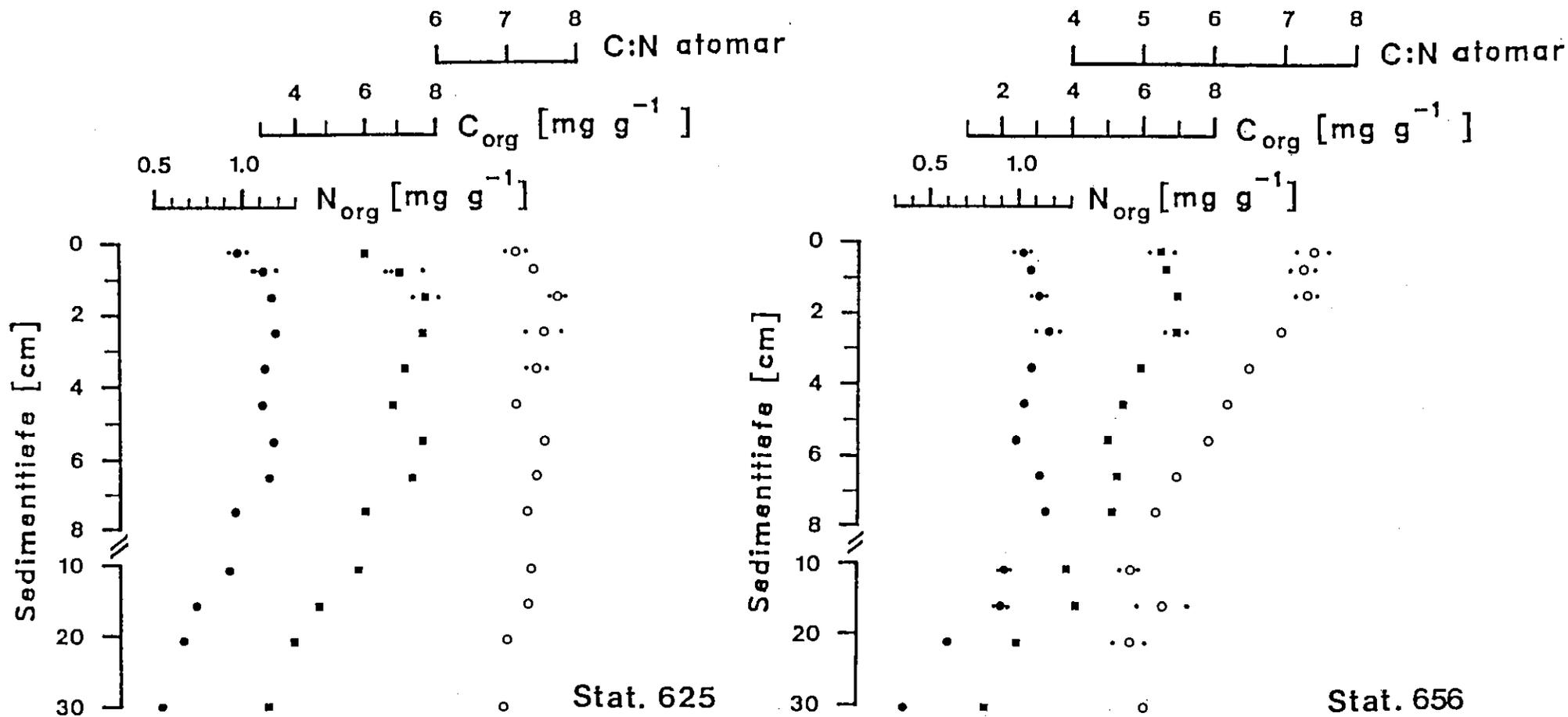


Abb. 29: Konzentrationsprofile von organischem Kohlenstoff (C_{org}) und Stickstoff (N_{org}) sowie C/N-Verhältnisse in Sedimenten mit hohen und geringen Foraminiferen-Besiedlungsdichten (Stat. 625 und 656).

In Abbildung 30 sind für die mit Foraminiferen besiedelten Sedimente der Jan Mayen Bruchzone die Variationsbreiten der enzymatischen Abbauaktivitäten, der Konzentrationen an organischem Kohlenstoff und Stickstoff sowie der C/N-Verhältnisse schematisch zusammengestellt. Betrachtet man den Variationsbereich an organischem Kohlenstoff über eine Sedimenttiefe von 0-10 cm, so waren die Konzentrationsänderungen in dicht besiedelten Sedimenten (Stat. 625, 635 und 664) deutlich geringer als in dünn besiedelten Sedimenten (Stat. 656 und 681). Eine ähnliche Tendenz zeigten auch die Variationsbreiten von organischem Stickstoff sowie die der C/N-Verhältnisse über eine Tiefe von 0-30 cm (Abb. 30). Für stark besiedelte Sedimente (Stat. 625 und 635) waren geringe Schwankungen des C/N-Wertes in einem Bereich zwischen 6 und 8 (bis in 30 cm Tiefe) charakteristisch. In weniger besiedelten Sedimenten führte der in größeren Tiefen ausgeprägtere Rückgang des C/N-Verhältnisses zu einem größeren Variationsbereich (C/N-Bereich: 4.5-8.0). Unterschiedliche Besiedlungsdichten mit epibenthischen Foraminiferen führten weiterhin zu großen Unterschieden in den enzymatischen Abbauaktivitäten an der Sedimentoberfläche (siehe Einzelwerte, Abb. 30). In Sedimenten mit einer relativ hohen Besiedlungsdichte (Stat. 625, 635, 660 und 664) wurden größere Variationen der enzymatischen Abbauaktivitäten bis in 10 cm Tiefe festgestellt als für dünn besiedelte Sedimente (Stat. 656 und 681). Aus dieser zusammenfassenden Darstellung kann abschließend abgeleitet werden, daß dicht mit Foraminiferen besiedelte Sedimente mit hohen enzymatischen Aktivitäten durch relativ konstante Werte in den Konzentrationen an organischem Material sowie den C/N-Werten geprägt waren. In dünn besiedelten Sedimenten variierten dagegen die Konzentrationen an organischem Material bei relativ niedrigen enzymatischen Aktivitäten deutlich stärker.

CO₂-Nettoreisetzung. Als Maß für die benthische Gesamtrespiration wurde die CO₂-Freisetzung in Abhängigkeit von der Foraminiferenbesiedlung untersucht. Sedimente mit hohen Foraminiferen-Besiedlungsdichten (Stat. 625 und 664) wiesen an der Sedimentoberfläche relativ hohe Respirationsraten auf, die noch bis in 5 cm Sedimenttiefe nachgewiesen werden konnten. In fleckenhaft

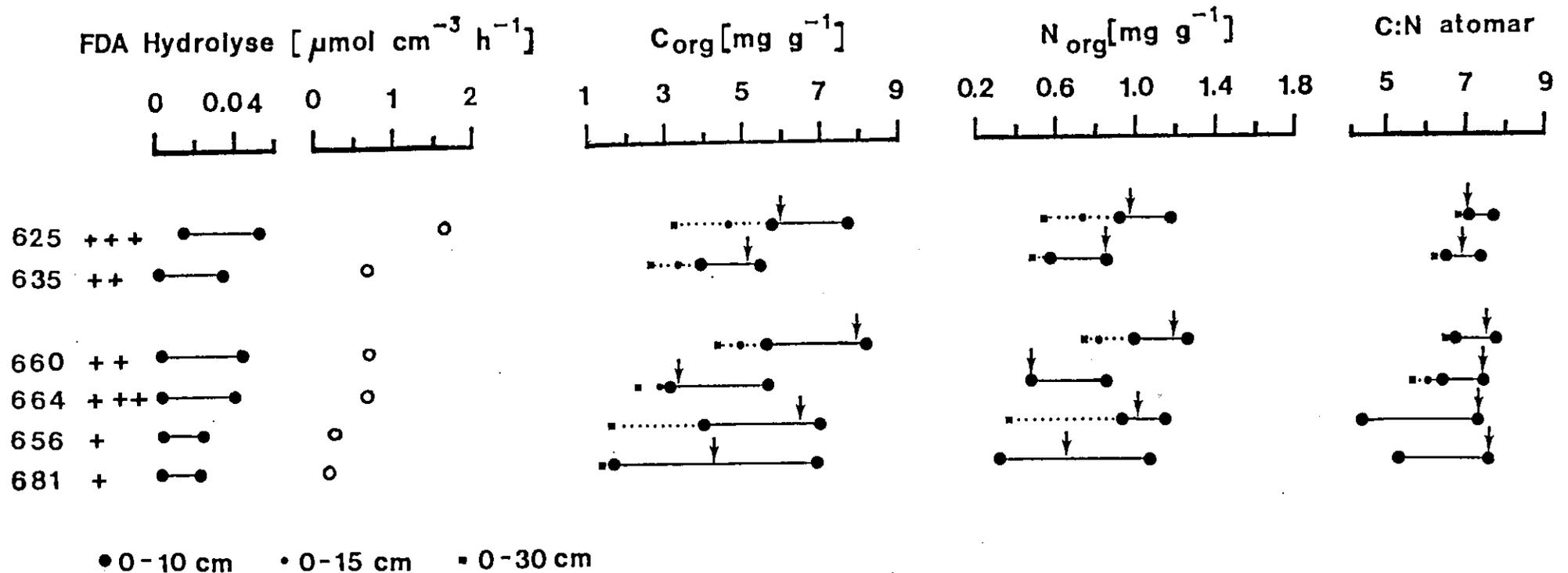


Abb. 30: Variationsbereiche (Bereich zwischen minimalem und maximalem Wert) des enzymatischen Abbaus und der Konzentrationen von organischem Material sowie der C/N-Verhältnisse in foraminiferenbesiedelten Sedimenten der Jan Mayen Bruchzone. Die Variationen wurden über Sedimenttiefen von 0-10, 0-15 bzw. 0-30 cm betrach-

tet. Offene Kreise und Pfeile markieren die enzymatischen Aktivitäten bzw. die Konzentrationen von organischem Material sowie die C/N-Verhältnisse an der Sedimentoberfläche (Foraminiferen-Besiedlungsdichten; +++: dichte Besiedlung; ++: mäßige Besiedlung; +: fleckenhafte Besiedlung).

besiedelten Sedimenten war eine meßbare CO_2 -Nettoreisetzung auf die oberflächennahen Sedimenthorizonte (0-0.5 cm) beschränkt. Die Turnoverzeiten von CO_2 (Zeit, in der der vorhandene CO_2 -Pool einmal umgesetzt wird) lagen für foraminiferenbesiedelte Sedimente an der Sedimentoberfläche in einem Bereich von 10 Tagen und in 2 cm Tiefe in einem Bereich von mehr als 20 Tagen.

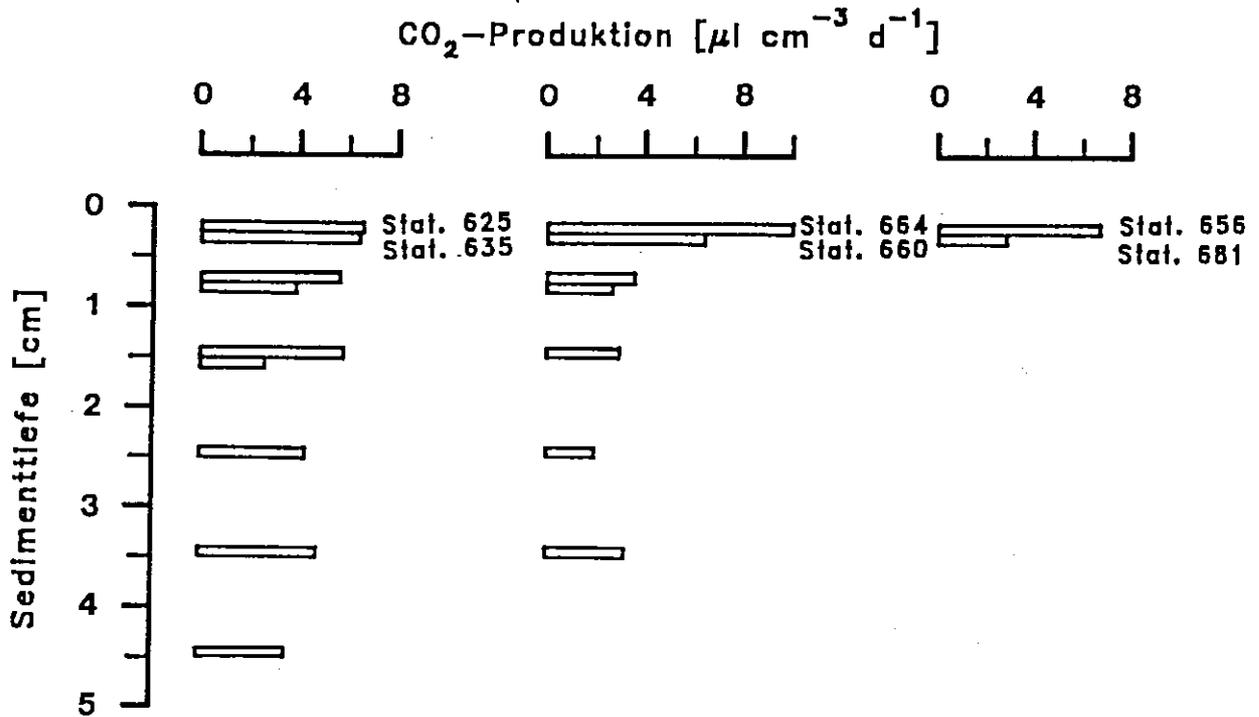


Abb. 31: CO_2 -Nettoreisetzungsraten in Sedimenten mit epibenthischer Foraminiferenbesiedlung.

Bakterielle Biomasse. Ergänzende Daten über bakterielle Zahl und Biomasse in ausgewählten Oberflächensedimenten mit unterschiedlichen Foraminiferen-Besiedlungsdichten ergaben, daß die bakterielle Biomasse um etwa 25-40% in dicht besiedelten gegenüber dünn besiedelten Sedimenten erhöht war. Der Anteil des bakteriellen Kohlenstoffs am Gesamtkohlenstoff betrug in dünn besiedelten Sedimenten 0.8%, in dicht besiedelten Sedimenten jedoch 1.1%. Dieses ist wahrscheinlich auf den Substratumsatz durch die Foraminiferen zurückzuführen, der die Entwicklung einer größeren bakteriellen Biomasse erlaubt.

5.2.2. Beitrag der Infauna zu den enzymatischen Abbauaktivitäten

Um den Beitrag der Infauna am enzymatischen Abbau von organischem Material abzuschätzen, wurden aus Sedimenten des Vøring-Plateaus die wichtigsten Vertreter der Makrofauna isoliert und enzymatische Untersuchungen durchgeführt. Die Ergebnisse sind in Abbildung 32 zusammengefaßt.

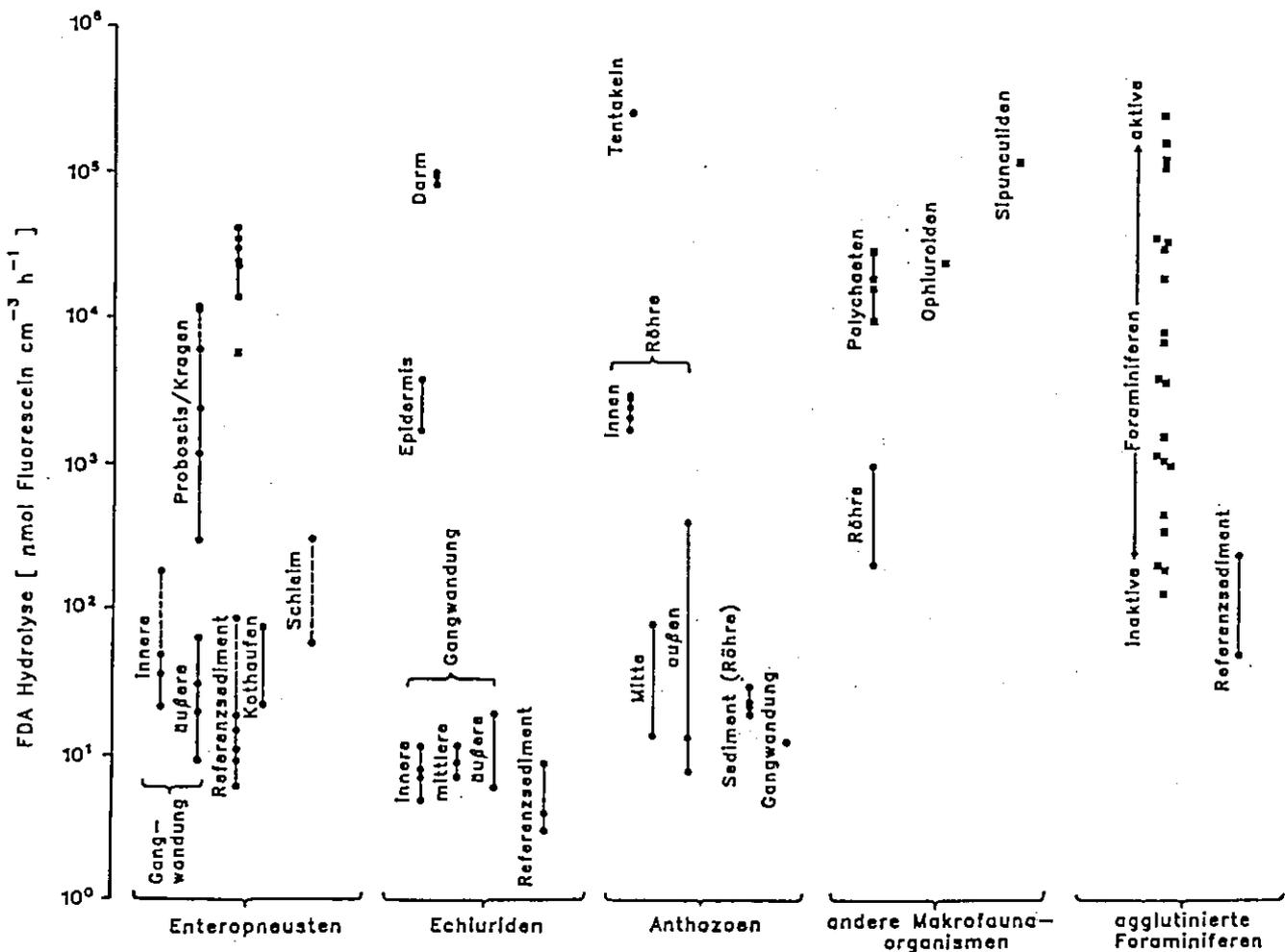


Abb. 32: Hydrolytische Aktivitäten in Verbindung mit Meio- und Makrofaunaorganismen. Die enzymatischen Aktivitätsraten sind als freigesetzte Menge Fluorescein pro cm³ Probenmaterial und Stunde angegeben. Dargestellt ist der Bereich von Parallelmessungen, die durch Kreise bzw. Quadrate bezeichnet sind. Die Kreise markieren die enzymatischen Aktivitäten von einzelnen Segmenten der Tiere und von Sedimentproben, Quadrate die enzymatischen Aktivitäten ganzer Individuen. Proben, denen Organismen zugrundelagen, die beim Herauspräparieren aus dem Sediment beschädigt wurden oder Sedimentproben, die in unmittelbarer Nähe beschädigter Individuen genommen wurden, sind mit einer gestrichelten Linie eingezeichnet.

Die sich über mehrere Größenordnungen erstreckenden enzymatischen Abbauaktivitäten verschiedener Körpersegmente von Enteropneusten und Echiuriden (Eichel, Kragen, Darmtrakt) resultieren aus der unterschiedlichen physiologischen Funktion dieser Segmente. Die höchsten hydrolytischen Aktivitäten wurden im Darmtrakt (mit Sediment gefüllt) gemessen. Aus dem Darmtrakt herauspräpariertes Sediment zeigte jedoch nur geringe Abbauaktivitäten. Aus diesen Beobachtungen läßt sich schließen, daß für das extrem hohe Abbaupotential die Verdauungsenzyme des Darmepithels verantwortlich sind. Verglichen mit der enzymatischen Aktivität im Verdauungstrakt der Enteropneusten und Echiuriden, wurden in den Tentakeln der Anthozoen um eine Größenordnung höhere hydrolytische Aktivitäten gemessen. Diese hohen Aktivitäten können durch im Ektoderm der Tentakeln lokalisierte Hydrolasen hervorgerufen werden, die die Nahrung extrakorporal aufschließen (TIFFON 1975). Auch im Körpergewebe der Anthozoen wurden relativ hohe enzymatische Aktivitäten gemessen. Als eine mögliche Erklärung für die hohen hydrolytischen Aktivitäten könnte das Vorkommen von aktiven Zellen (Nematocysten) im Körpergewebe der Ceriantharia angeführt werden. Diese Zellen werden kontinuierlich ausgeschieden und bilden in mehreren Lagen die Wohnröhren der Anthozoen (DEN HARTOG 1977).

Cilien, die Eichel und Kragen der Echiuriden bzw. Enteropneusten umsäumen, übernehmen den Transport von Nahrungspartikeln zum Mund. Diese Segmente zeigten um eine Größenordnung niedrigere enzymatische Aktivitäten im Vergleich zu Organen, die im Dienste der Verdauung stehen. Die im ausgeschiedenen Schleim der Organismen gemessenen enzymatischen Aktivitäten waren gegenüber der Aktivität des Referenzsedimentes (Volumenbasis) erhöht. Es ist anzunehmen, daß der Schleim vorverdauende Enzyme enthält. Da sowohl Eichel als auch Kragen von einer Schleimschicht überzogen werden, könnten die im Schleim befindlichen Enzyme für die Erhöhung der enzymatischen Aktivitäten verantwortlich sein.

In den Gangbauten der Enteropneusten war eine geringfügige Abnahme der enzymatischen Aktivitäten von der inneren zur äußeren Wandung festzustellen. Die enzymatischen Aktivitäten in der

Gangwandung waren gegenüber denen des Umgebungssedimentes um den Faktor 2-5 erhöht. In den Gangbauten der Echiuriden war der Gradient in den enzymatischen Aktivitäten weniger stark ausgebildet (Abb. 32). Da die Gesamtbakterienzahl in den inneren Gangwandungen der Enteropneusten und Echiuriden gegenüber dem Umgebungssediment um den Faktor 2 erhöht war (Abb. 33), können bakterielle Enzyme zur Erhöhung der enzymatischen Aktivitäten an den Gangwandungen beigetragen haben.

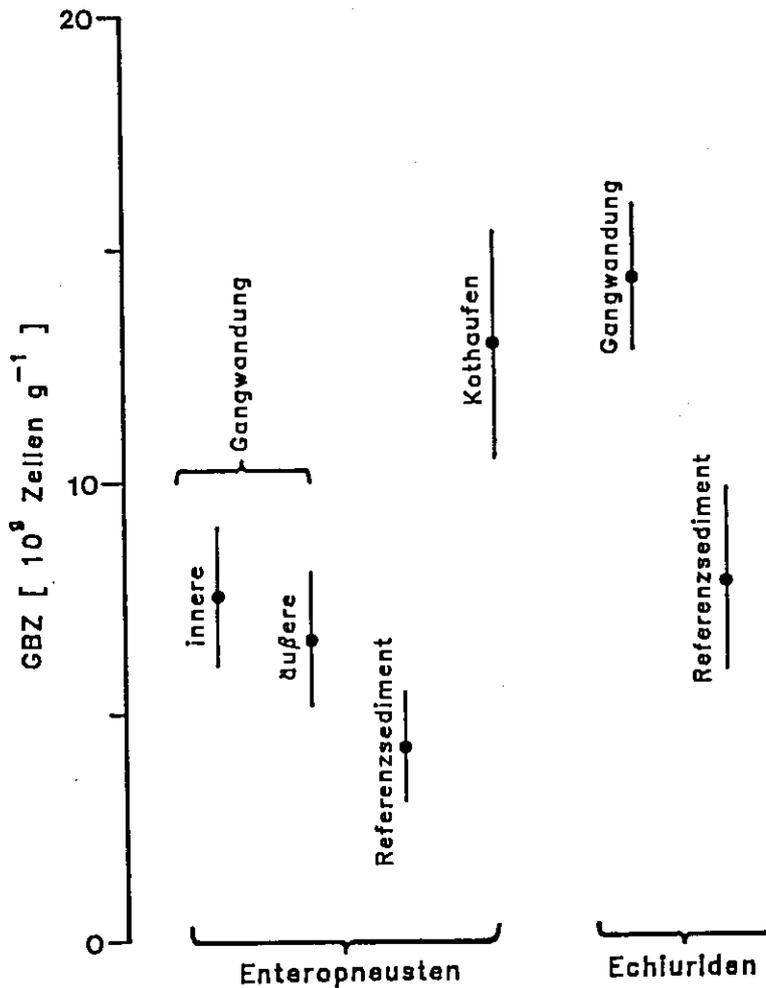


Abb. 33: Gesamtbakterienzahl in Proben von Gangwandungen und fecal pellets von Enteropneusten und Echiuriden im Vergleich zum Umgebungssediment. Die Balken geben die Standardabweichungen des arithmetischen Mittels an.

Fecal pellets der Enteropneusten wurden innerhalb der Gänge in einer Sedimenttiefe zwischen 8 und 10 cm gefunden. Sie zeigten eine zweifach erhöhte enzymatische Aktivität (Abb. 32) und eine

dreifach erhöhte Gesamtbakterienzahl gegenüber dem Umgebungssediment (Abb. 33). Die Ergebnisse belegen, daß sowohl die Wandungen von Gangbauten als auch die fecal pellets Mikrohabitate in tieferen Sedimentzonen darstellen, in denen mikrobielle Abbauprozesse begünstigt werden.

Unterschiede der enzymatischen Aktivitäten wurden in verschiedenen Regionen der Wohnröhre der Anthozoe festgestellt. Die innere Oberfläche der Röhre, die von einer dünnen epithelartigen Schicht ausgekleidet war, zeigte signifikant höhere Aktivitäten als die äußere Oberfläche der Wohnröhre, die aus einem festen, zähen Schleim bestand (Abb. 32). Da die Wohnröhre eines einzelnen Individuums eine Länge von bis zu 8 m erreichen kann und mindestens bis in 40 cm Sedimenttiefe vordringt, werden ausgedehnte Grenzflächen geschaffen, in denen hydrolytische Abbauaktivitäten erhöht sind.

Da es zu schwierig war, kleinere Meio- und Makrofaunaorganismen (Polychaeten, Ophiuroiden, Sipunculiden, Foraminiferen) in verschiedene Körpersegmente aufzutrennen, wurde der ganze Organismus homogenisiert und bezüglich seiner potentiellen hydrolytischen Aktivität analysiert. Die gemessenen Aktivitäten der ausgewählten Individuen lagen in derselben Größenordnung wie die an den Verdauungsapparat der Enteropneusten und Echiuriden gebundenen enzymatischen Aktivitäten. Für Segmente des Verdauungstraktes der Meiofaunaorganismen würde man enzymatische Aktivitätswerte erwarten, die den für den ganzen Organismus gemessenen Wert noch überschreiten dürften.

Von diesen Ergebnissen kann abgeleitet werden, daß die enzymatischen Abbauaktivitäten mit der Größe des Organismus korrespondieren: je kleiner der Organismus, desto größer seine spezifische enzymatische Aktivität (Sipunculiden und Foraminiferen als kleinste untersuchte Meiofaunaorganismen verfügten über die höchsten enzymatischen Aktivitäten). Diese Ergebnisse fügen sich in das generelle Bild der Abhängigkeit der Stoffwechselaktivitäten von der Körpergröße der Organismen ein (vgl. GERLACH et al. 1985).

5.2.3. Bedeutung unterschiedlicher Besiedlungsstrukturen für den Abbau und die Remineralisierung von organischem Material

An 6 Stationen (Stat. 405, 409, 413, 425, 431 und 499, Wassertiefen zwischen 376 und 2528 m) am westlichen Kontinentalhang der Barentssee wurde untersucht, wie sich unterschiedliche Besiedlungsstrukturen auf die Konzentration, den Abbau sowie die Remineralisierung von organischem Material auswirkten. Für die Darstellung und Interpretation der Daten wurden drei repräsentative Stationen ausgewählt: Station 405 im Flachwasserbereich, Station 413 am Hang (Hochakkumulationsgebiet) und Station 425 am Fuß des Hanges. Das Sediment der Station 405 bestand vorwiegend aus Sand bis Grobsand (Wassergehalt zwischen 30-40%), das der Stationen 413 und 425 aus Schlick (Wassergehalt zwischen 50-70%).

Tabelle 9 zeigt, wie sich die Besiedlungsmuster in Abhängigkeit von der Wassertiefe, der Strömungsgeschwindigkeit und der Sedimentzusammensetzung am Kontinentalhang veränderten. Im Flachwasserbereich (Stat. 405, Wassertiefe 376 m) wurde eine artenreiche Infauna angetroffen. Am Hang (Stat. 431 und 413, Wassertiefen 1300 m bzw. 1752 m), der von einer Hochakkumulationszone durchzogen wurde, dominierten an der Sedimentoberfläche Suspensionsfresser, die von dem hangabwärts gerichteten Partikeltransport profitierten; größere Sedimenttiefen in der Hochakkumulationszone waren durch eine starke Besiedlung mit Pogonophoren und Sipunculiden charakterisiert. Am Fuß des Kontinentalhanges (Stat. 499 und 425, Wassertiefen 2003 m bzw. 2528 m) trat eine Umstrukturierung des Artenspektrums ein; die Zahl der Filtrierer wurde stark reduziert, wohingegen die Zahl epibenthischer Foraminiferen zunahm. Diese Organismen schienen an die hier vorherrschenden Strömungs- und Nährstoffbedingungen besser als andere adaptiert zu sein. Um etwas über Konzentration, Verteilung und Intensität des Abbaus von organischem Material aussagen zu können, wurden an diesen Stationen Profile von den C/N-Konzentrationen, den enzymatischen Aktivitäten und Nährsalzen erstellt.

Tab. 9: Besiedlungsdichten [Ind. m⁻², bis 30 cm Tiefe] dominanter Meio- und Makrofaunagruppen an Stationen des Kontinentalhanges der westlichen Barentssee. Die Zusammenstellung der Daten erfolgte nach Angaben von BRATTEGARD und JUTERZENKA (persönliche Mitteilung) sowie aufgrund eigener Beobachtungen (+++ dichte Besiedlung; ++ mäßige Besiedlung; + geringe Besiedlung).

Stat.	Wasser- tiefe [m]	Molluscen	Crustaceen	Polychaeten seden- täre	erran- te	Sipuncu- liden	Echino- dermen	andere Gruppen	Besied- lungs- dichte
405	376	62	44	1024	88	0	0	Mysidaceen Amphipoden Decapoden Ophiuroiden Schuppenwürmer Foraminiferen	+++ +++ +++ + + +
431	1300	76	200	1250	4	70	3	Schwamnnadeln, Pogonophoren	+
413	1752	36	96	520	4	viele!!	16	Pogonophoren (400-500) Schwamnnadeln	+++
499	2000	0	104	200	4	0	4	Priapuliden (56) Kalkforaminiferen (Pyrgo)	+++
425	2528	0	116	400	4	Sipuncu- liden- gänge!!	0	Porifera (60) Foraminiferen (Pyrgo, Hyperam- miniden)	++

Organischer Gehalt. Profile des Wassergehaltes und der organischen Substanz zeigten weitgehend einen parallelen Verlauf (Abb. 34 a-f). In den relativ grobsandigen Flachwassersedimenten der Station 405 (Wassertiefe 376 m), die in den obersten Horizonten stark von Epi- und Infauna besiedelt waren, stiegen die Konzentrationen an organischem Kohlenstoff von 9 mg g TG^{-1} an der Sedimentoberfläche auf 11 mg g TG^{-1} in 30 cm Tiefe an, wohingegen die Gehalte an organischem Stickstoff bei einem Wert um 1 mg g TG^{-1} relativ konstant blieben. Dieses führte zu einem Anstieg des C/N-Verhältnisses von 11.6 an der Sedimentoberfläche auf 13.5 in 30 cm Tiefe (Abb. 34 a).

In den oberflächennahen schlickigen Sedimenten der Station 413 (Wassertiefe 1752 m), die am Hang im Zentrum einer Hochakkumulationszone lag, waren die Gehalte an organischem Kohlenstoff und Stickstoff um den Faktor 1.2 bzw. 1.7 gegenüber denen der sandigen Sedimente der Station 405 erhöht (Abb. 34 a, b). Die Konzentrationsprofile zeigten eine homogene Verteilung der organischen Substanz bis in eine Tiefe von 20 cm. Das C/N-Verhältnis blieb über die gesamte Sedimenttiefe um einen Wert von 8 relativ konstant (Abb. 34 b). Die gleichmäßige Verteilung der organischen Substanz steht offenbar mit den hohen Sedimentationsraten im Zusammenhang. Organisches Material wird wahrscheinlich in dieser Region so schnell durch Sedimentation nachgeliefert, daß die durch die Aktivität von benthischen Organismen verursachte Konzentrationsänderungen überdeckt werden. In den Sedimenten der benachbarten Stationen 431 und 499 (Wassertiefen 1306 m bzw. 2003 m), die im Randbereich der Hochakkumulationszone lagen, waren Abnahmen in den Konzentrationen von organischem Kohlenstoff und Stickstoff über die Tiefe zu beobachten, wohingegen sich das C/N-Verhältnis nur wenig veränderte (Daten nicht dargestellt).

Die C,N-Konzentrationsprofile in den Sedimenten am Fuß des Hanges (Stat. 425, Wassertiefe 2528 m) wurden offenbar durch die Besiedlung mit epibenthischen agglutinierten Foraminiferen (Hyperamminiden) beeinflusst. Generell zeigten sie einen ähnlichen Verlauf wie die Konzentrationsprofile der dicht besiedelten Stationen 625 und 635 (siehe Kapitel 5.2.1.). Unterhalb der Sedi-

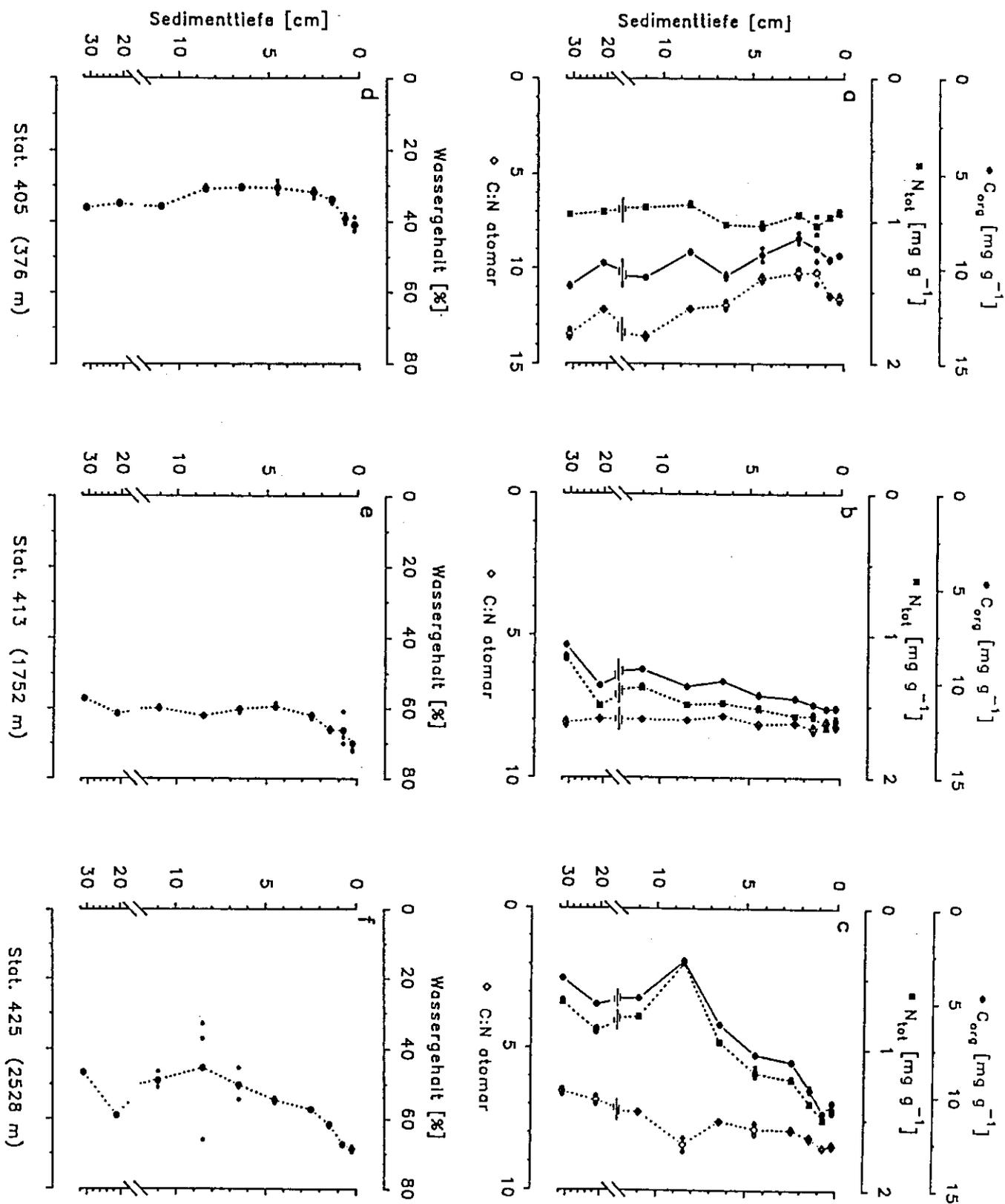


Abb. 34: C,N-Konzentrationen, C/N-Verhältnisse (a-c) und Wassergehalte (d-f) in Sedimenten repräsentativer Stationen am Kontinentalhang der westlichen Barentssee. Einzelwerte der Parallelmessungen und deren Mittelwerte wurden durch kleine bzw. große Symbole dargestellt.

mentoberfläche deutete sich in 1 cm Tiefe eine Anreicherung von organischer Substanz an. Danach trat ein drastischer Rückgang in den Konzentrationen an organischem Kohlenstoff und Stickstoff ein. Das C/N-Verhältnis sank von 8.4 an der Sedimentoberfläche bis auf 6.5 in 30 cm Tiefe ab. Das in 8 cm Sedimenttiefe auftretende Minimum im organischen Gehalt ist durch eine eingelagerte Sedimentzone zu begründen, in der der Wassergehalt von 60% auf 35% absank (Abb. 34 c, f).

Enzymatischer Abbau. Die in den Sedimentprofilen gemessenen enzymatischen Abbauaktivitäten wurden wesentlich durch die Besiedlungsstrukturen beeinflusst, die sich entlang dem untersuchten Hangprofil veränderten. Die Sedimente im Flachwasserbereich (Stat. 405), die reich mit Infauna besiedelt waren, zeigten die höchsten Abbauaktivitäten in intermediären Horizonten. In der Sedimentzone zwischen 3 und 7 cm stiegen die enzymatischen Abbauraten bis auf das Doppelte gegenüber der Aktivität an der Sedimentoberfläche an (Abb. 35 a). Der stimulierende Einfluß der Infaunaorganismen setzte sich bis in tiefere Sedimentzonen fort; in 11 cm Tiefe waren die Aktivitätswerte gegenüber Werten von unbesiedelten Sedimenten noch um ein Vielfaches erhöht (Abb. 35 c).

In Sedimenten der am Hang gelegenen Station 413 wurden bis in 30 cm Sedimenttiefe ähnlich hohe enzymatische Aktivitäten wie an der Sedimentoberfläche nachgewiesen (Abb. 34 b). Die erhöhten enzymatischen Aktivitäten in den tieferen Sedimentzonen sind wahrscheinlich auf eine Stimulation mikrobieller Aktivitäten in den zahlreichen Gangsystemen von Sipunculiden zurückzuführen.

Die Sedimente am Fuß des Hanges (Stat. 425), die mit epibenthischen Großforaminiferen besiedelt waren, wiesen stark erhöhte enzymatische Abbauaktivitäten unmittelbar an der Sedimentoberfläche auf. Das Vorhandensein der Foraminiferen bewirkte eine Erhöhung der enzymatischen Aktivitäten bis in 5 cm Tiefe. Sedimente benachbarter Stationen mit geringerer Besiedlung (Stat. 499, Abb. 35 c) zeigten deutlich erniedrigte Abbauaktivitäten.

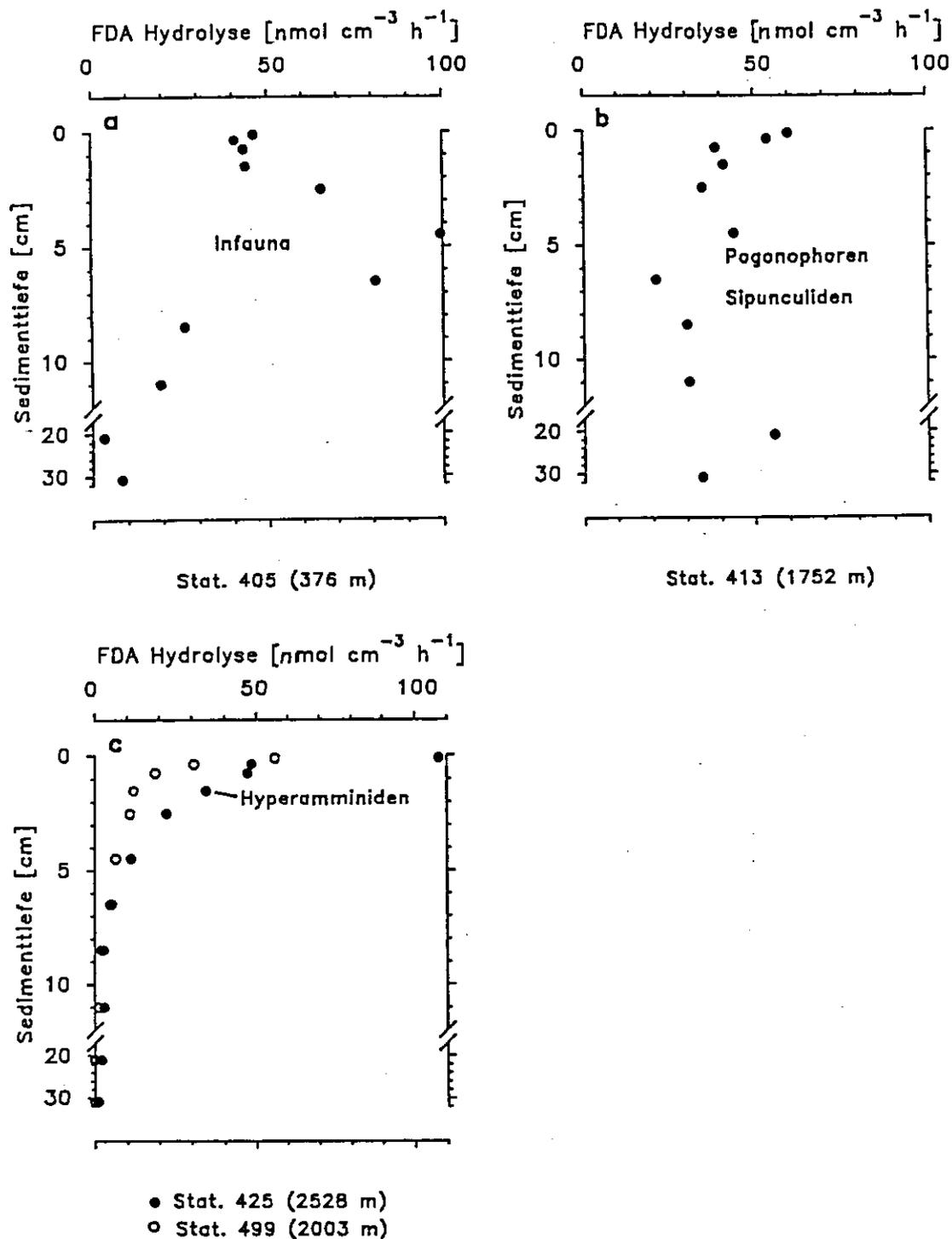


Abb. 35: Enzymatische Abbauaktivitäten in Verbindung mit verschiedenen Besiedlungsstrukturen an ausgewählten Stationen des Barentsseeschelfprofils. Im Teil c der Abbildung sind enzymatische Aktivitäten in Sedimenten mit und ohne epibenthischer Foraminiferenbesiedlung dargestellt (ausgefüllte Kreise: Station mit Foraminiferenbesiedlung; offene Kreise: Station ohne Foraminiferenbesiedlung).

Aus der vergleichenden Darstellung der enzymatischen Aktivitäten an der Sedimentoberfläche (Abb. 36 a) wird deutlich, daß die enzymatischen Abbauleistungen in den Hangsedimenten (Stat. 413, 431 und 499, Wassertiefen zwischen 1300 und 2000 m) gegenüber denen der Flachwassersedimente (Stat. 405, Wassertiefe 376 m) um den Faktor 1.3 bis 1.7 erhöht waren. Eine am Fuß des Hanges beobachtete Besiedlung mit Epifaunastrukturen (Hyperamminiden) führte zu einer beträchtlichen Intensivierung der Substratumsätze an der Sedimentoberfläche (Stat. 425, Wassertiefe 2528 m). Verglichen mit den enzymatischen Aktivitäten in den Flachwassersedimenten wurden in dieser Region um den Faktor 2.3 erhöhte Aktivitätswerte an der Sedimentoberfläche gemessen.

Betrachtet man dagegen die enzymatischen Abbauaktivitäten in Sedimentprofilen von 1-10 cm Tiefe (schraffierter Bereich in Abbildung 36 b), so trugen in bioturbaten Flachwassersedimenten (Stat. 405) die enzymatischen Aktivitäten in intermediären Sedimenthorizonten wesentlich zu der unter der Fläche von 1 cm² aufsummierten Gesamtaktivität bis in 10 cm Tiefe bei. In den mit Epi- und Infauna (Suspensionsfresser, Sipunculiden und Pogonophoren) besiedelten Hangsedimenten (Stat. 413 und 431) waren sowohl die Sedimentoberfläche als auch intermediäre Horizonte für den Abbau von organischem Material von großer Bedeutung. In den Sedimenten am Fuß des Hanges (Stat. 425 und 499), die keine Infaunastrukturen aufwiesen, betrug die enzymatischen Aktivitäten in oberflächennahen Horizonten (0-1 cm) etwa 35% des Gesamtumsatzes (0-10 cm), wohingegen die enzymatischen Aktivitäten in Oberflächennahen Horizonten der Flachwasser- und Hangsedimente (Stat. 405, 413 und 431) nicht mehr als 10-25% der Gesamtaktivität überschritten.

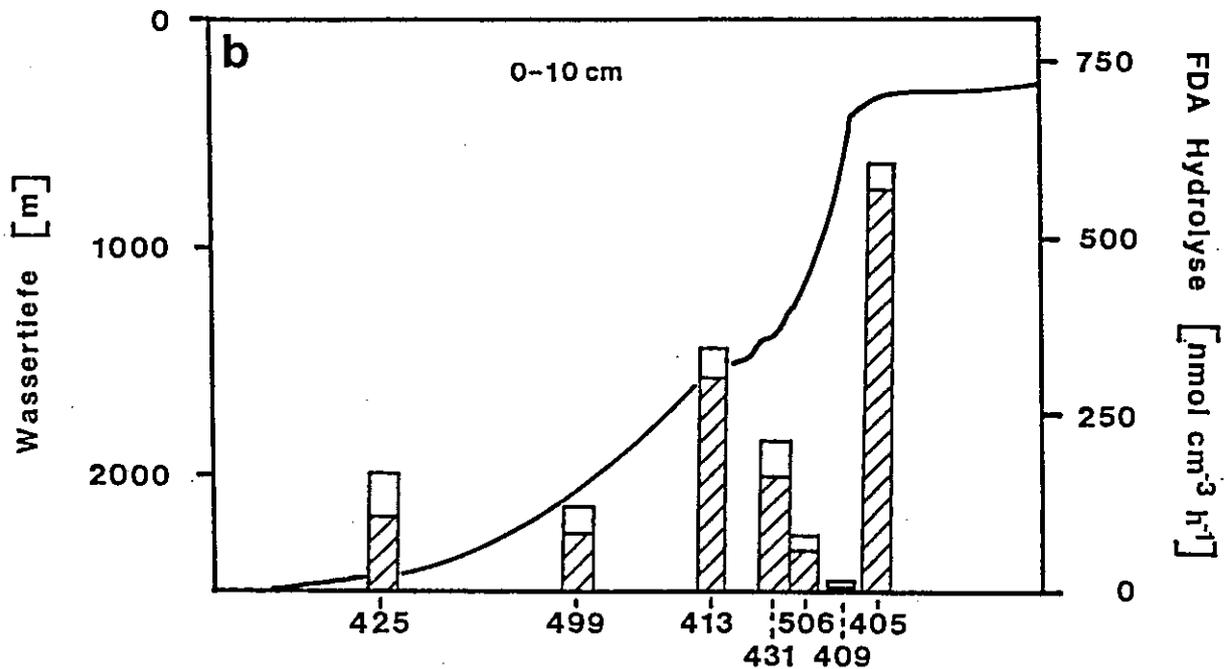
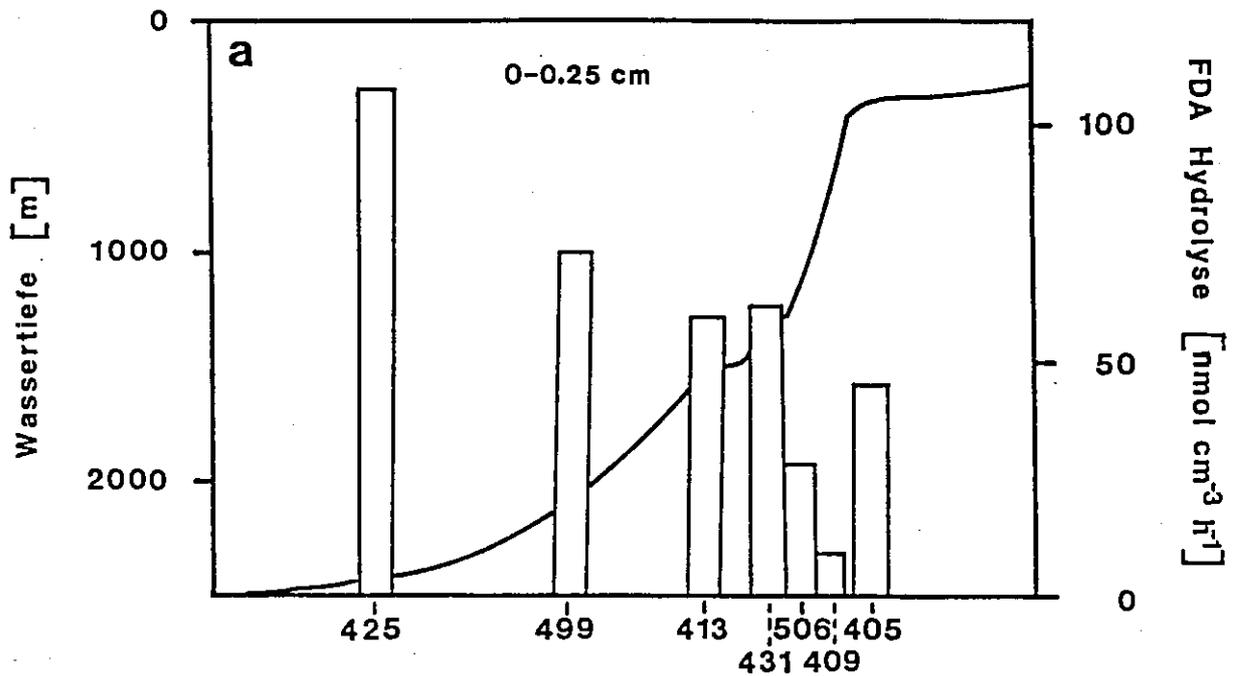


Abb. 36: (a) Darstellung der enzymatischen Abbauaktivitäten in den Oberflächensedimenten (0-0.25 cm) der Stationen am Kontinentaltang der westlichen Barentssee. (b) Darstellung der enzymatischen Abbauaktivitäten, die über eine Sedimentsäule mit einer Länge von 10 cm integriert (gesamte Säule) wurden. Der unschraffierte Bereich der Balken entspricht den enzymatischen Abbauaktivitäten an der Sedimentoberfläche (0-1 cm).

Nährsalzprofile. Der Einfluß unterschiedlicher Besiedlungsstrukturen und Abbauprozesse auf die Remineralisierung von organischem Material an Stationen am Kontinentalhang der westlichen Barentssee wurde anhand der Konzentrationen von Ammonium, Nitrit und Nitrat untersucht. Die Nitritkonzentrationen variierten in einem sehr geringen Bereich zwischen 0 und 2 μM ; die höchsten Konzentrationen traten im allgemeinen an der Sedimentoberfläche auf (Daten nicht dargestellt).

In den Flachwassersedimenten der Station 405, die durch hohe Aktivitäten der Makrofauna charakterisiert waren, erstreckte sich die Bioturbationszone bis in ungefähr 10 cm Sedimenttiefe. In diesen Sedimenten wurden die höchsten Ammoniumkonzentrationen gemessen, die von 8 μM an der Oberfläche auf 83 μM in 30 cm Tiefe anstiegen (Abb. 37 a). Der Anstieg der Ammoniumkonzentration mit der Tiefe resultierte hauptsächlich aus der Akkumulation von Ammonium als Endprodukt des Abbaus von organischem Material. Die Nitratkonzentrationen in den Sedimenten dieser Station zeigten einen deutlichen Rückgang von 19 μM an der Oberfläche auf 2 μM in 3 cm Sedimenttiefe (Abb. 37 a). Sobald das Nitrat aufgezehrt war, stiegen die Ammoniumkonzentrationen an. Parallel sank in dieser Zone das Redoxpotential von 480 auf 270 mV ab. Die Erschöpfung von Nitrat deutete auf die Oxidation von organischem Material mit Nitrat als Elektronenakzeptor hin.

Stationen in mittlerer Hanglage (Stat. 413 und 431, Wassertiefen zwischen 1300 und 1752 m, Daten der Station 431 nicht dargestellt) zeigten generell niedrigere Nitratkonzentrationen im Porenwasser als Stationen im Flachwasserbereich und in oberer Hanglage (Stat. 405, 409 und 506, Wassertiefen zwischen 376 und 1084 m). Bei diesen am Hang gelegenen Stationen waren die Nährsalzprofile sehr ähnlich. Die vergleichsweise geringen Konzentrationen an Ammonium nahmen in den Sedimenten der Station 413 bis in 30 cm Tiefe nur langsam zu (Anstieg von 3 auf 24 μM ; Abb. 37 b). Der Fluß von Ammonium aus dem Porenwasser in das Bodenwasser war deutlich geringer ausgeprägt als bei der Flachwasserstation (Stat. 405). Im Vergleich zu den Flachwassersedimenten war Nitrat bis in 10 cm Sedimenttiefe nachweisbar (Abb. 37 b).

In Sedimenten am Fuß des Hanges (Stat. 425, Wassertiefe 2528 m) zeigte sich bis in 30 cm Tiefe nur eine sehr geringfügige Zunahme der Ammoniumkonzentration (Anstieg von 1 auf 10 μM ; Abb. 37 c). Ein Vergleich der Konzentrationsgradienten in den Sedimenten der repräsentativen Profilstationen zeigte, daß der Fluß von Ammonium aus dem Sediment in das Bodenwasser mit zunehmender Wassertiefe deutlich abnahm (Abb. 37 a-c). In den Sedimenten am Fuß des Hanges waren relativ hohe Konzentrationen von Nitrat bis in eine Sedimenttiefe von wenigstens 20 cm nachweisbar; erst bei 30 cm Tiefe deutete sich eine leichte Abnahme der Konzentration von Nitrat an (Abb. 37 c).

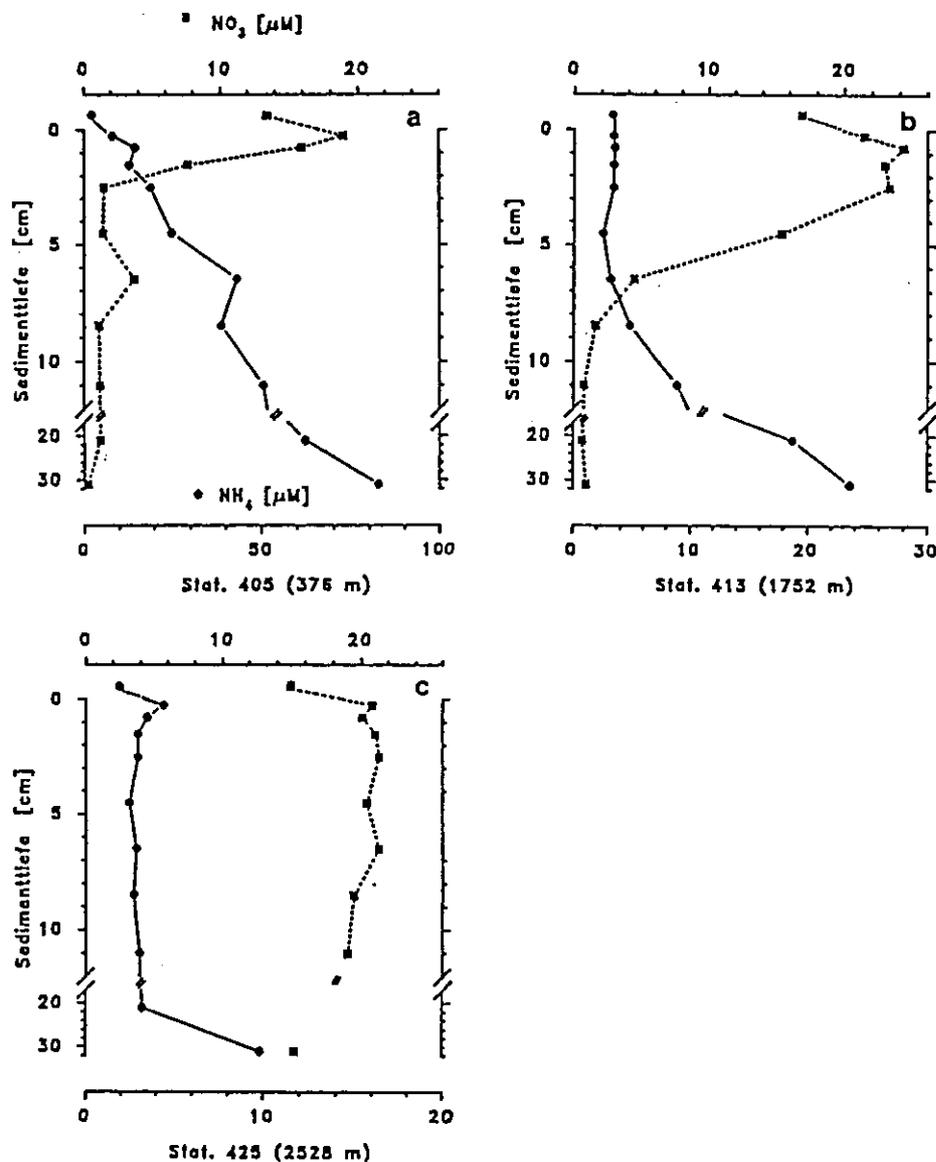


Abb. 37: Nährsalzprofile im Porenwasser ausgewählter Stationen am Kontinentalhang der westlichen Barentssee.

CO₂-Nettoreisetzung. In den Sedimenten der Stationen am westlichen Kontinentalhang der Barentssee variierten die Gesamtkonzentrationen von Kohlendioxid wenig. Alle Profile deuteten auf einen Fluß von Kohlendioxid aus dem Porenwasser in das Bodenwasser hin (Daten nicht dargestellt).

Als Maß für die benthische aerobe und anaerobe Respiration wurde die Nettoreisetzung von Kohlendioxid bestimmt. Positive Nettoreisetzungsraten waren in allen untersuchten Sedimenten auf einen oberflächennahen Bereich zwischen 0 und 2 cm begrenzt. Die höchsten Raten wurden in Sedimenten der am Hang gelegenen Stationen (Stat. 409, 413 und 431) gemessen (Daten nicht dargestellt).

6. Induktion enzymatischer Aktivitäten

In Flachwassersedimenten konnte wiederholt gezeigt werden, daß Sedimentationen von Phytoplanktonblüten spezifische Verteilungs- und Aktivitätsmuster benthischer Gemeinschaften hervorriefen (GRAF et al. 1983, MEYER-REIL 1983). Die unmittelbar erfolgende Reaktion der Benthosorganismen auf einen Nährstoffeintrag setzt eine enge Kopplung zwischen den Prozessen im Pelagial und Benthos voraus. Bisher beschäftigten sich nur wenige Arbeiten damit, wie episodisch erfolgende und saisonal stark schwankende Nährstoffeinträge in Tiefseesedimenten benthische Verteilungs-, Biomasse- und Aktivitätsmuster prägen (GOODAY 1988, GRAF 1989, TURLEY and LOCHTE 1989). Von Bakterien ist bekannt, daß sie unter limitierten Nährstoffbedingungen ihren Stoffwechsel reduzieren können (survival/starvation, MORITA 1979 b). Da bei der Probennahme in Tiefseesedimenten Sedimentationsereignisse nur selten direkt verfolgt werden können und aus logistischen Gründen die Entnahme von Proben an derselben Position nicht über einen längeren Zeitraum durchzuführen ist, wurde an Bord der Meteor in einem Hälterungsexperiment der Eintrag von organischem Material in das Sediment simuliert.

Insbesondere sollte in diesem Experiment gezeigt werden, wie Mikroorganismen auf die Verfügbarkeit von Nährstoffen reagieren. Weitere Fragen, die im Vordergrund der Untersuchungen standen, waren: reicht die Empfindlichkeit der angewandten Methoden aus, um die Reaktion der Mikroorganismen nach einem Nährstoffeintrag zu verfolgen? In welchem Zeitraum reagieren natürliche mikrobielle Populationen in pelagischen Sedimenten auf einen Eintrag von organischem Material? Ist während des Abbaus von organischem Material eine zeitliche Abfolge in der Stimulation mikrobieller Stoffwechselaktivitäten zu beobachten? Die interdisziplinäre Zusammenarbeit mit anderen Arbeitsgruppen (Mikropaläontologie, Benthosökologie) ermöglichte es, neben Mikroorganismen auch Foraminiferen sowie generelle Parameter des benthischen Metabolismus zu untersuchen.

6.1. Konzeption des Fütterungsexperimentes

Intakte Sedimentkerne (96 Kerne) von der Zentralstation des Vøring-Plateaus (Stat. 468, Wassertiefe 1243 m) wurden unter in-situ Temperatur (0 °C) an Bord gehältert. Nach einer Adaptionszeit von vier Tagen wurde bei der Hälfte der Kerne Detritusmaterial (etwa $110 \mu\text{g C cm}^{-2}$) in das Bodenwasser pipettiert, die andere Hälfte der Sedimentkerne blieb unbehandelt (Kontrollen). Das zugefügte Detritusmaterial wurde aus einer Wassertiefe von 140 m gesammelt, über 20 μm Gaze angereichert, abgekocht, homogenisiert und mehrmals gewaschen (Zentrifugation bei 1200 rpm, 0 °C, 10 Min.). Über einen Zeitraum von drei Wochen wurden die Konzentration und der enzymatische Abbau von organischem Material sowie Gesamtbakterienzahl, bakterielle Biomasse und Produktion verfolgt. Als ein relatives Maß für die Anreicherung von organischem Material wurden die Proteinkonzentrationen im Sediment nach einer Methode von RICE (1982) bestimmt. Der enzymatische Abbau von partikulärem organischem Material wurde nach der in Kapitel 3.3. beschriebenen Methode der enzymatischen Hydrolyse von FDA bestimmt. Für fluoreszenzmikroskopische Bestimmungen der Biomasse wurden 100 Zellen mit einem im Okular befindlichen Meßgitter (New Porton G12, Graticules Limited, Kent) vermessen. Mikrobielle Sekundärproduktion wurde anhand der Inkorporation von radioaktiv-markiertem Leucin in Protein abgeschätzt. Für die Bestimmung der genannten Parameter wurden in regelmäßigen Zeitabständen 2-4 Sedimentkerne bis in 8 cm Tiefe analysiert.

6.2. Eintrag und Einarbeitung von organischem Material in das Sediment

Aus der Abbildung 38 b wird ersichtlich, daß die Konzentrationen von Protein, die als ein relatives Maß für die Nährstoffanreicherung dienen, nach der Nährstoffzugabe anstiegen. Maximale Konzentrationen wurden 6 Tage nach der Nährstoffzufuhr gemessen. Aus dem Isoplethendiagramm wird deutlich, daß sich die Nährstoffanreicherung schnell von der Sedimentoberfläche bis in 8 cm Tiefe ausbreitete. Im Vergleich zu den relativ gleichförmigen Profilen

der Konzentrationen von Protein bei der Entnahme der Kerne (vgl. Anfangswerte vom 19.8.1988 in Abbildung 38 a), führte die Nährstoffzufuhr zu einer Schichtung der Proteinkonzentrationen mit abnehmenden Werten über die Tiefe. Die in den "gefütterten" Sedimentkernen gemessenen Nährstoffkonzentrationen waren gegenüber denen der Ausgangssedimente um den Faktor 3 erhöht. Dieses bedeutet, daß durch die Nährstoffzugabe ($110 \mu\text{g C cm}^{-2}$) die natürlichen Konzentrationen nicht um Größenordnungen überschritten wurden.

Die unbehandelten Sedimentkerne (Abb. 38 a) zeigten in der Anfangsphase der Inkubation einen langsamen Anstieg in den Proteinkonzentrationen sowie die Ausbildung einer Schichtung. Nach einer 14-tägigen Inkubationszeit stellte sich wieder eine homogene Verteilung der Proteinkonzentrationen mit ähnlichen Werten wie zu Beginn der Inkubation ein. Die in der Anfangsphase beobachtete

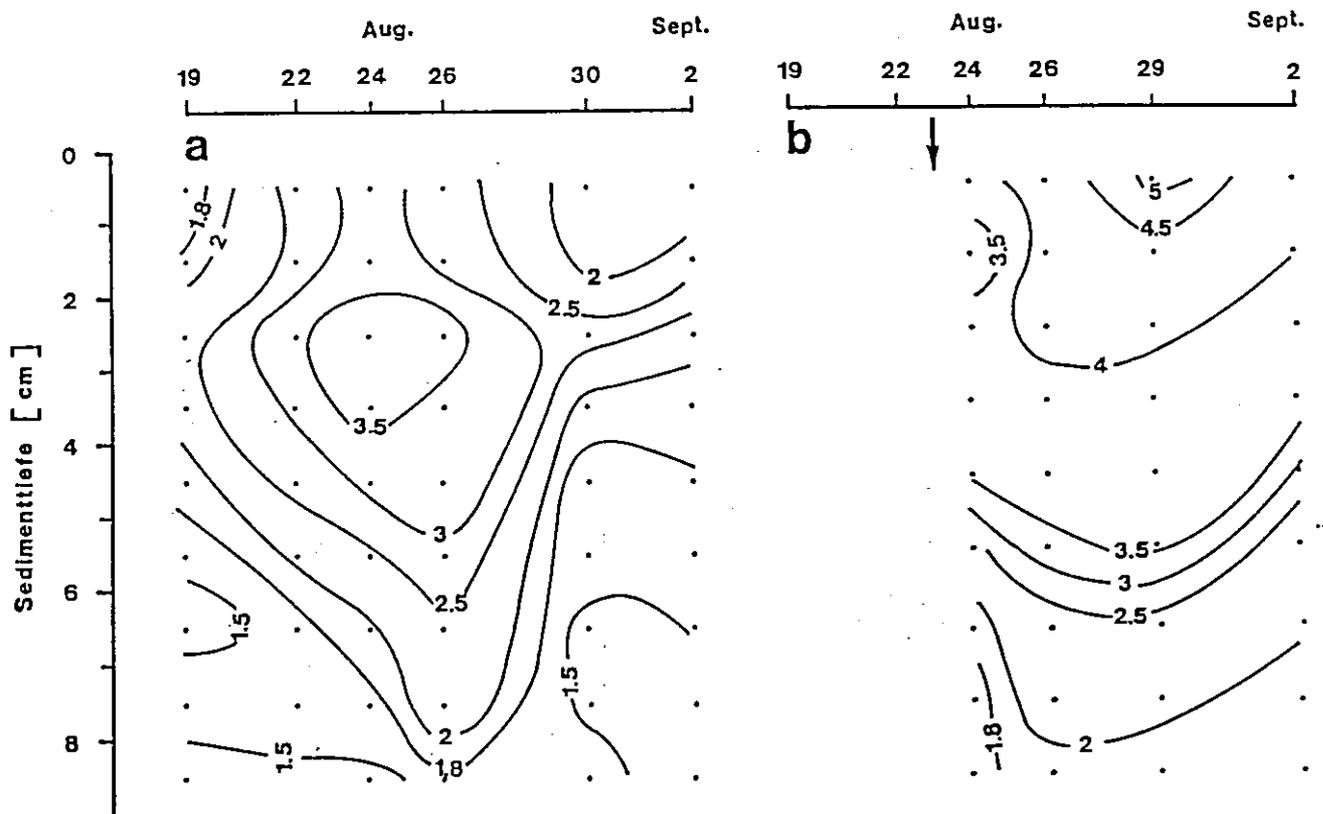


Abb. 38: Isopletendiagramm der Konzentration von Protein ($100 \mu\text{g Rinderserumalbumin \u00c4quivalente cm}^{-3}$ Sediment) in unbehandelten (a) und "gef\u00fctterten" (b) Sedimenten. Der Pfeil markiert den Zeitpunkt der N\u00e4hrstoffzugabe.

Anreicherung von organischem Material in den unbehandelten Kernen läßt sich nur unzureichend erklären. Die Nährstofffreisetzung könnte durch eine Umverteilung von Nährstoffen und durch die Lyse von Organismen verursacht worden sein.

6.3. Induktion mikrobieller Aktivitäten

Die Verfügbarkeit von organischem Material führte zu einer unmittelbaren Stimulation des mikrobiellen Stoffwechsels, wobei zunächst der enzymatische Abbau von organischem Material stimuliert und nachfolgend die Hydrolyseprodukte in Zellmaterial inkorporiert wurden.

6.3.1. Enzymatische Aktivitäten

In den Sedimenten, die mit Nährstoffen angereichert waren, wurden die enzymatischen Abbauaktivitäten durch das Vorhandensein von abbaubarem Material stimuliert. Die Stimulation enzymatischer Aktivitäten breitete sich schnell von der Sedimentoberfläche bis in 8 cm Sedimenttiefe aus. Maximale enzymatische Abbauaktivitäten wurden drei Tage nach der Nährstoffzufuhr gemessen (Abb. 39 b). Danach sanken mit fortschreitender Inkubationszeit die enzymatischen Aktivitäten auf Werte ab, die mit denen der Ausgangssedimente vergleichbar waren (vgl. Anfangswerte vom 19.8.1988 in Abb. 39 a). Diese Ergebnisse zeigten deutlich, daß durch erhöhte Konzentrationen an abbaubarem Kohlenstoff die Aktivität mikrobieller Enzyme induziert wurde.

In den unbehandelten Sedimenten stiegen in der Anfangsphase der Inkubation die enzymatischen Aktivitäten um den Faktor 2 gegenüber denen der Ausgangssedimente an (Abb. 39 a). Der Anstieg in den enzymatischen Aktivitäten war bis in 8 cm Tiefe zu beobachten. Etwa 7 Tage nach Inkubationsbeginn gingen die enzymatischen Aktivitäten zurück, und es stellten sich relativ konstante Aktivitätswerte ein (Abb. 39 a).

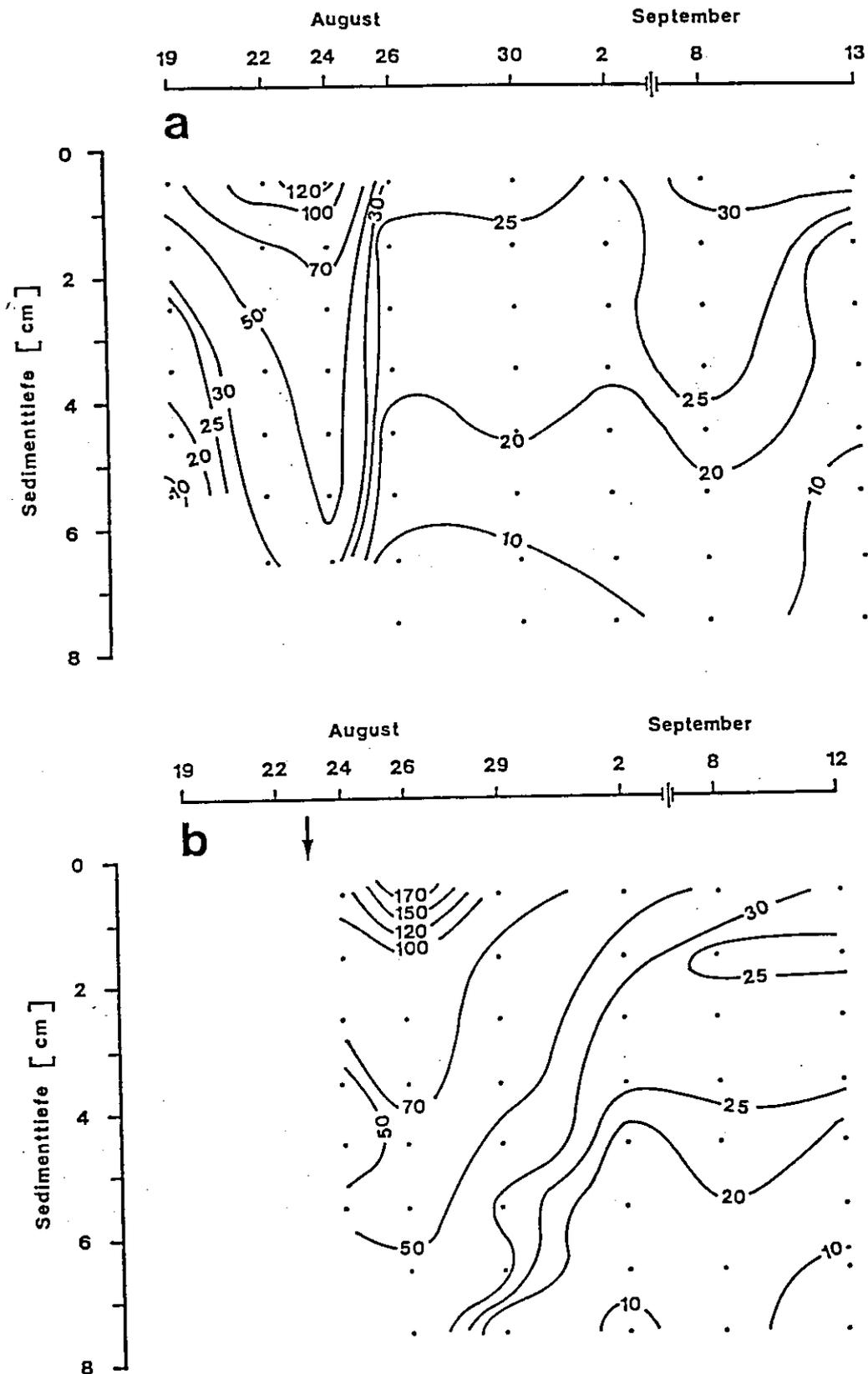


Abb. 39: Isoplethendiagramm der enzymatischen Aktivitäten [$\text{nmol Fluorescein cm}^{-3} \text{ h}^{-1}$] in unbehandelten (a) und "gefütterten" (b) Sedimenten. Der Pfeil markiert den Zeitpunkt der Nährstoffzugabe.

6.3.2. Inkorporation der Hydrolyseprodukte

Mikrobielle Inkorporationsraten von ^3H -Leucin in Protein, die ein relatives Maß für die mikrobielle Biomasseproduktion darstellen (KIRCHMAN et al. 1985), zeigten in den mit Nährstoffen angereicherten Kernen 6 Tage nach der Fütterung maximale Werte (Abb. 40, Balkendiagramm oben). Zwischen maximalen Werten in der enzymatischen Hydrolyse und maximalen Inkorporationsraten von organischem Material lag ein Zeitraum von 3 Tagen. Diese zeitliche Verzögerung läßt sich dadurch erklären, daß die mikrobiellen Stoffwechselprozesse in einer zeitlichen Sequenz stimuliert werden (KIRCHMAN et al. 1986): zunächst werden die Enzyme für den Abbau von organischem Material induziert. Erst mit zeitlicher Verzögerung können die Hydrolyseprodukte von den Mikroorganismen aufgenommen und in Zellsubstanz eingebaut werden (Biomasseproduktion). Dieses bedeutet, daß sich die Mikroorganismen beim Wechsel von einer Wachstumsphase mit geringen Aktivitäten zu einer Wachstumsphase mit höheren Aktivitäten in einem Stadium des "unbalanced growth" befinden (vgl. KIRCHMAN et al. 1986).

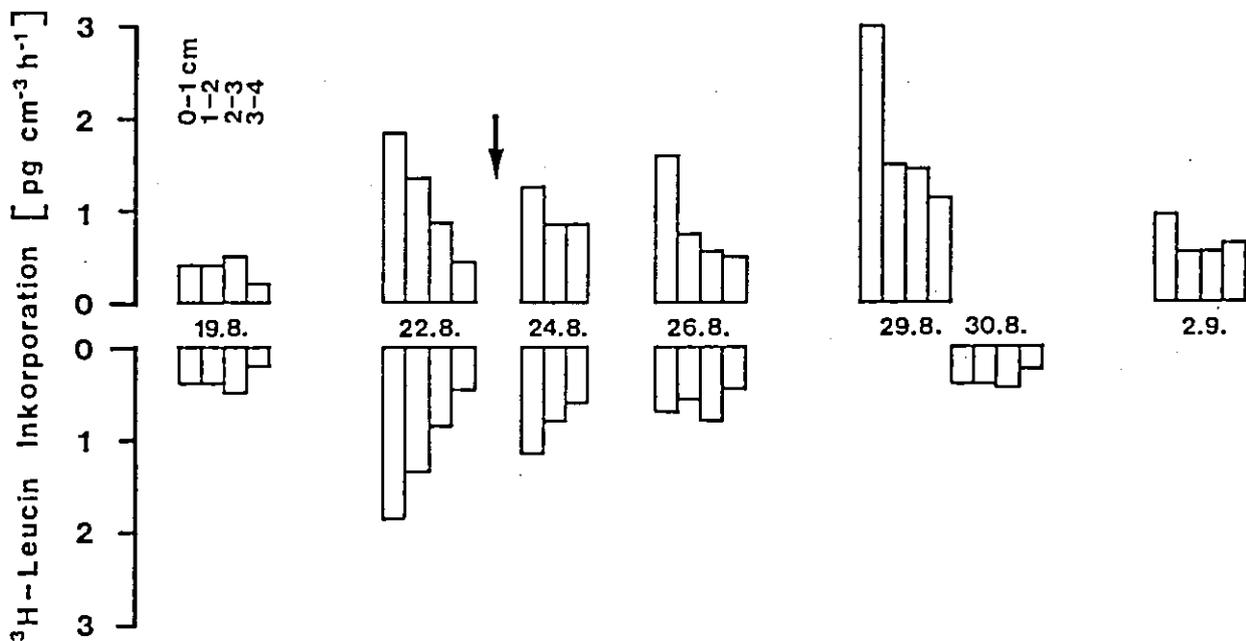


Abb. 40: Inkorporationsraten von ^3H -Leucin in mikrobielle Biomasse in verschiedenen Horizonten von "gefütterten" (Balkendiagramm oben) und unbehandelten (Balkendiagramm unten) Sedimenten. Der Pfeil markiert den Zeitpunkt der Nährstoffzugabe.

In den unbehandelten Sedimenten stiegen parallel zu den enzymatischen Aktivitäten auch die Inkorporationsraten von ^3H -Leucin in Protein kurzzeitig zu Beginn der Inkubation an und sanken danach wieder auf die Ausgangswerte ab (Abb. 40, Balkendiagramm unten).

6.3.3. Zellzahl, Biomasse

Ein nachfolgender Anstieg in der Gesamtbakterienzahl und Biomasse konnte mit Hilfe der epifluoreszenzmikroskopischen Bestimmung (vgl. Kapitel 3.5.2.) nicht nachgewiesen werden (unzureichende Empfindlichkeit der Methode, Abb. 41). Jedoch wurde bei der mikroskopischen Analyse das Auftreten weniger sehr großer Zellen in den mit Nährstoffen angereicherten Kernen beobachtet. Vergleicht man die in das Sediment eingetragene Kohlenstoffmenge ($110 \mu\text{g C cm}^{-2}$) mit der Menge, die in mikrobielle Biomasse inkorporiert wurde (120 ng C cm^{-2}), so wird offensichtlich, daß ein

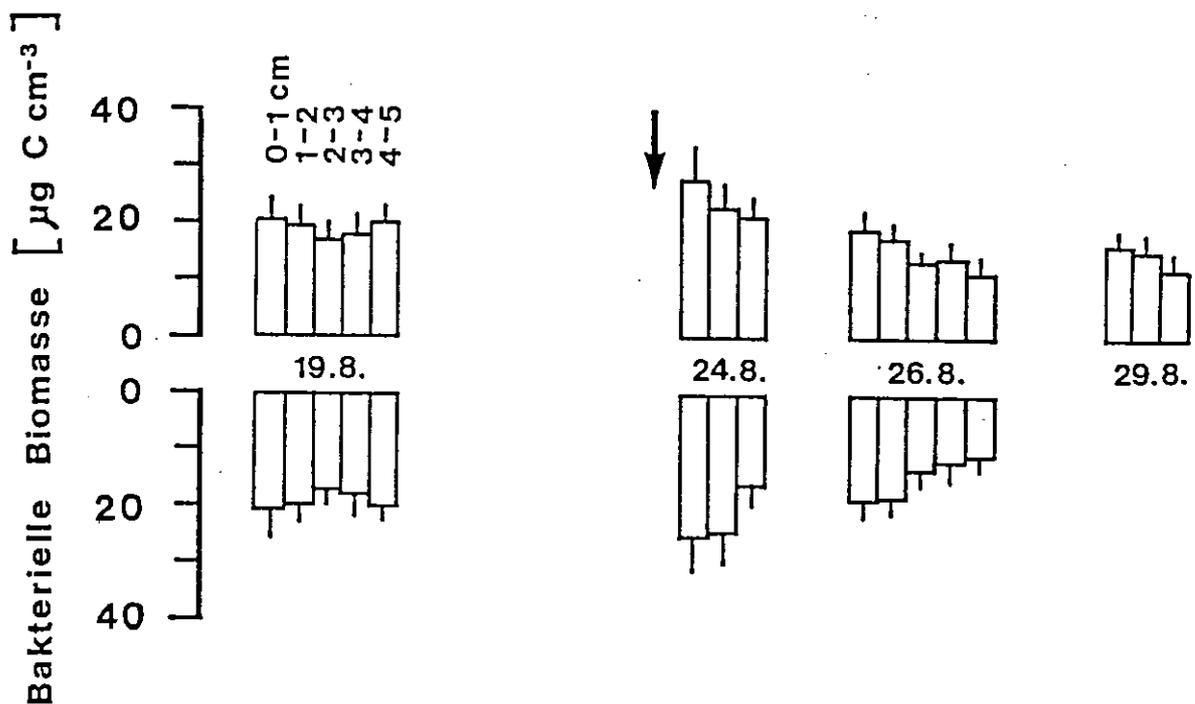


Abb. 41: Bakterielle Biomasse in verschiedenen Horizonten von "gefütterten" (Balkendiagramm oben) und unbehandelten (Balkendiagramm unten) Sedimenten. Der Pfeil markiert den Zeitpunkt der Nährstoffzugabe.

sehr geringer Teil des organischen Kohlenstoffs (weniger als 1%) in mikrobielle Biomasse inkorporiert wurde. Daraus ist zu schließen, daß während der Anfangsphase des Abbaus nur eine geringe Menge des organischen Kohlenstoffs mikrobiell verwertbar war und/oder daß ein hoher Anteil des aufgenommenen organischen Materials respiriert wurde.

Dieses Experiment zeigt, daß die Verfügbarkeit von Nährstoffen der wichtigste Steuerungsfaktor für die Stoffwechselumsätze der Benthosorganismen ist. Dabei erwies sich die Messung der enzymatischen Abbauaktivitäten als eine geeignete Methode, um die Reaktion der Mikroorganismen auf veränderte Nährstoffbedingungen zu verfolgen. Mikrobielle Populationen in Tiefseesedimenten, deren Stoffwechsel über lange Zeit an limitierte Nährstoffbedingungen angepaßt ist, antworten auf einen Eintrag von organischem Material unmittelbar mit erhöhten Stoffwechselaktivitäten, um die verfügbare Nährstoff- und Energiequelle optimal zu nutzen. In dem Experiment konnte zudem nachgewiesen werden, daß neben Bakterien auch benthische Foraminiferen wesentlich zum Gesamtumsatz von organischem Kohlenstoff beitrugen (10%). Im Vergleich zu den Bakterien zeigten die benthischen Foraminiferen nach dem Nährstoffeintrag eine verzögerte "Aufwachreaktion". Der Energiestoffwechsel der Foraminiferen stieg wenige Tage nach der Fütterung an (Zunahme der Elektronen Transport System - Aktivität und des ATP-Gehaltes, LINKE 1991); in Nahrungsvakuolen aufgenommene Futterpartikel konnten 3 Tage nach der Fütterung elektronenmikroskopisch nachgewiesen werden (HEEGER 1990). Eine Zunahme der Zellsubstanz um etwa 20% wurde erst eine Woche nach der Fütterung nachgewiesen. Die nach dem Nährstoffeintrag gemessenen Zunahmen in der Sauerstoffzehrung und in der Wärmeproduktion bestätigten, daß der benthische Gesamtstoffwechsel durch die Verfügbarkeit von abbaubarem organischen Material nach einer längeren Phase des Nährstoffmangels deutlich stimuliert wurde. Die insbesondere bei den Bakterien und Foraminiferen beobachteten physiologischen "Aufwachreaktionen" sind spezielle Adaptionen an die limitierten Nährstoffbedingungen in Tiefseesedimenten.

7. Diskussion

7.1. Bedeutung der Messung enzymatischer Abbauaktivitäten

Beim Abbau von partikulärem organischen Material ist die enzymatische Hydrolyse der einleitende und geschwindigkeitslimitierende Schritt, der einer Oxidation von organischem Material vorangeht. Erst nachdem das partikuläre organische Material in den gelösten Zustand überführt worden ist, steht es den Mikroorganismen zur weiteren Respiration (Energiegewinnung) und Biomasseproduktion zur Verfügung. Der Einsatz von fluoreszenzmarkierten Modells substraten erwies sich nach entsprechender Standardisierung als eine Methode, die mit einer ausreichenden Empfindlichkeit Änderungen in den enzymatischen Abbauaktivitäten erfaßte. Experimentelle und Feldbeobachtungen zeigten, daß Variationen in den enzymatischen Aktivitäten durch Änderungen der Umgebungsfaktoren hervorgerufen wurden. In Abbildung 42 wird in einem Schema gezeigt, daß die Intensität der enzymatischen Abbauprozesse abhängig ist von der Konzentration abbaubarer Nährstoffe, der Verfügbarkeit von Elektronenakzeptoren, der Temperatur und von Durchmischungsprozessen (Bioturbation), die eine Umverteilung und Freisetzung von Nährstoffen bewirken können. In pelagischen Sedimenten tritt als zusätzlicher Faktor der Druck hinzu. Ein Großteil der intra- und extrazellulären Enzyme, die partikuläres organisches Material hydrolysieren, ist mit Mikro-, Meio- und Makrofaunaorganismen assoziiert. Die Bedeutung von partikelgebundenen und freien Enzymen für die Abbauprozesse bleibt ungeklärt (BURNS 1978).

Wesentliche Regulationsfaktoren der enzymatischen Aktivitäten in Sedimenten der Nordsee waren Temperatur, Nährstoffe sowie biologische und mechanische Durchmischungsprozesse (Bioturbation, Strömungen, Sedimenttransporte und -umlagerungen, vgl. Kapitel 5.1.1. und 5.1.2.). Bei fast allen Probennahmen erschwerten vorangegangene Sturmereignisse (vollkommene Durchmischung der Wassersäule und Aufwirbelung der Sedimente) die Interpretation der beobachteten Abbaumuster von organischem Material.

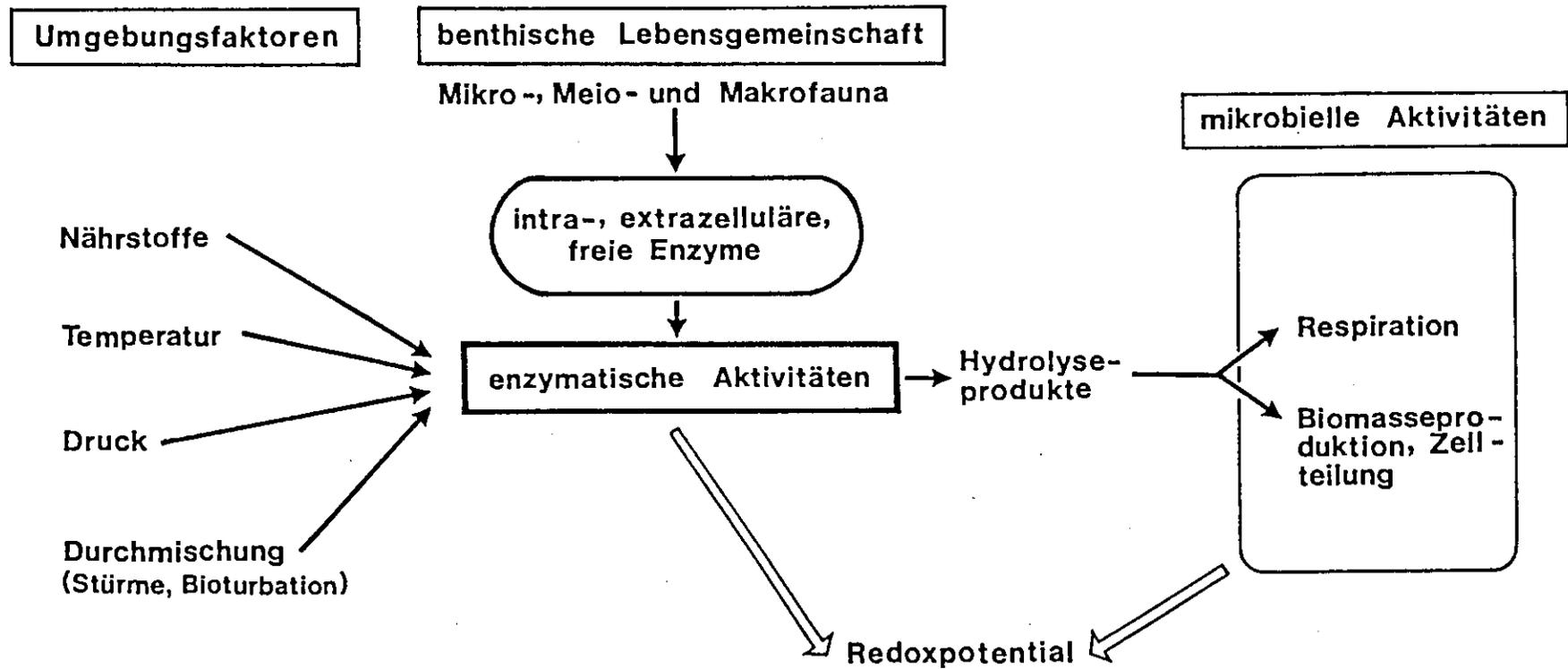


Abb. 42: Schematische Darstellung abiotischer und biotischer Faktoren, die die enzymatische Hydrolyse von organischem Material beeinflussen. Durch ihre Aktivität bestimmen Mikroorganismen das Redoxpotential in Sedimenten.

In den pelagischen Sedimenten des Europäischen Nordmeeres wurden die enzymatischen Aktivitäten primär durch die Nährstoffversorgung und die Aktivitäten der Epi- und Infauna gesteuert. Die Rolle des Druckes bei den enzymatischen Substratumsätzen in pelagischen Sedimenten wird noch kontrovers diskutiert. Für weitere Untersuchungen zur Druckempfindlichkeit von Tiefseemikroorganismen ist die Entwicklung von Probennahmegeräten erforderlich, in denen der in-situ Druck beibehalten wird. Eine unter Einsatz des Tauchbootes Cyana entwickelte Technik der Inkubation und Probennahme unter in-situ Bedingungen wird in der Arbeit von SIBUET et al. (1990) beschrieben. Erste mit dieser Technik ausgeführte Versuche zur Inkorporation von gelösten Substraten in mikrobielle Biomasse werden in der Arbeit von CAHET et al. (1990) vorgestellt. Untersucht wurde die Inkorporation von ^{14}C -Glucose, ^{14}C -Glutaminsäure und ^3H -Leucin in Nucleinsäuren, Polysaccharide, Proteine und andere Polymere in Oberflächensedimenten unter in-situ Druck und unter Atmosphärendruck. Mit Ausnahme von Glucose wurde in beiden Parallelansätzen eine ähnliche Verteilung der Radioaktivität in den verschiedenen Fraktionen festgestellt. Jedoch waren die Inkorporationsraten der unter in-situ Druck inkubierten Proben erhöht. In Hydrothermalquellen der Tiefsee konnte sogar eine 21-62% ige Erhöhung mikrobieller Methan-Oxidationsraten unter in-situ Druck (200 atm) gegenüber Normaldruck (1 atm) nachgewiesen werden (DE ANGELIS et al. 1991).

Durch das Fütterungsexperiment (vgl. Kapitel 6) konnte gezeigt werden, daß enzymatische Aktivitäten von natürlichen mikrobiellen Tiefseepopulationen unmittelbar durch die Zufuhr von Nährstoffen induziert werden können. Das Experiment verdeutlicht insbesondere die Schlüsselstellung der enzymatischen Hydrolyse beim Abbau von organischem Material (Abb. 42) und zeigt daneben die zeitliche Sequenz der mikrobiellen Abbauprozesse. Erst nach der Induktion der Enzyme und dem enzymatischen Abbau von organischem Material werden mikrobielle Prozesse wie Respiration, Biomasseproduktion und Zellteilung stimuliert. Die Fähigkeit der Mikroorganismen, auf erhöhte Nährstoffkonzentrationen unmittelbar mit erhöhten Stoffwechselaktivitäten zu antworten, zeigt, daß sie über ein breites Enzymspektrum verfügen, das sie in Zeiten der Nahrungszu-

fuhr aktivieren; in Zeiten des Nahrungsmangels werden die Stoffwechselaktivitäten reduziert. Besonders die Enzyme von oligotrophen Bakterien sind durch eine hohe Affinität zu abbaubaren Substraten gekennzeichnet (MORITA 1982); d.h. das Substrat unterliegt einem schnellen Turnover (niedriger K_M -Wert). GOODAY (1988) und GOODAY and LAMBSHEAD (1989) konnten auch für benthische Foraminiferen eine unmittelbare Reaktion nach der Sedimentation von Phytodetritus in nährstofflimitierten Tiefseesedimenten nachweisen.

7.2. Konzentration enzymatischer Aktivitäten an Grenzzonen in küstennahen Sedimenten

Über die Lokalisation der enzymatischen Aktivitäten in Sedimenten ist bisher wenig bekannt. Eine feinskalige Aufarbeitung der Sedimentproben ermöglichte eine lokale Zuordnung der enzymatischen Aktivitäten im Millimeterbereich. In den untersuchten Sedimenten der Nordsee und des Europäischen Nordmeeres wurde eine Konzentration der enzymatischen Aktivitäten an Grenzflächen beobachtet. Zu den wichtigsten Grenzflächen zählten die Kontaktzone Sediment/Bodenwasser, die Redoxsprungschicht und biogene Strukturen.

Der zukünftige Einsatz von noch zu entwickelnden Mikrosensoren für spezifische Substratumsätze an Grenzzonen könnte zu einer noch detaillierteren Aufschlüsselung der mikrobiellen Aktivitäten im Mikrometerbereich führen. Hierbei würde eine räumliche Auflösung erreicht werden, die dem Wirkungsbereich einzelner Bakterienzellen entspricht. Bisher können Mikrosensoren nur für die Messungen von Sauerstoff, pH und einigen Nährsalzen (REVSBECH and JØRGENSEN 1986, DE JONG 1988, BRUNS 1991) hergestellt werden. In Oberflächensedimenten der Tiefsee konnten bisher nur Mikrosensoren für Sauerstoff erfolgreich eingesetzt werden (REIMERS 1987).

Kontaktzone Sediment/Bodenwasser

Von besonderer Bedeutung für den Abbau von organischem Material ist die Kontaktzone Sediment/Bodenwasser. In dieser Zone sind große Änderungen in chemischen, physikalischen und biologischen Parametern zu erwarten. Eine oberhalb der Sedimentoberfläche ausgebildete "diffusion boundary layer", deren Dicke durch die Strömungsgeschwindigkeit des Bodenwassers bestimmt wird, beeinflusst den Austausch von Sauerstoff und Nährstoffen und somit die mikrobielle Respiration. In der Arbeit von GUNDERSEN and JØRGENSEN (1990) wird erstmals die feinskalige Topographie einer diffusion boundary layer in einer dreidimensionalen Darstellung gezeigt. Die Autoren konnten nachweisen, daß die Struktur dieser Grenzzone einer hohen räumlichen und zeitlichen Variabilität unterliegt. Es ist davon auszugehen, daß mikrobielle Substratumsätze an der Sedimentoberfläche von der Mikrostruktur dieser Grenzzone geprägt werden. Feinauflösende Untersuchungen über mikrobielle Aktivität und Biomasse in oberflächennahen Tiefseesedimenten finden sich in der Arbeit von CRAVEN et al. (1986).

In den Nordseesedimenten wurde das sedimentierte organische Material infolge von mechanischen und biologischen Durchmischungsprozessen relativ schnell in das Sediment eingearbeitet und abgebaut. Die Aufarbeitung des organischen Materials konzentrierte sich zumeist nicht an der Sedimentoberfläche, sondern verlagerte sich in tiefere Sedimentzonen.

Bei den untersuchten Sedimenten im Europäischen Nordmeer war dagegen die Grenzfläche Sediment/Bodenwasser für enzymatische Abbauprozesse von großer Bedeutung wie später ausführlich in Kapitel 7.3. erläutert wird. Oberflächensedimente der Jan Mayen Bruchzone waren durch stark ausgeprägte Gradienten in den enzymatischen Abbauaktivitäten charakterisiert. Es konnte nachgewiesen werden, daß die Ausbildung der Gradienten mit dem Auftreten von epibenthischen agglutinierten Foraminiferen assoziiert war.

Redoxsprungschicht

Von großer Bedeutung für die Mineralisierung von organischem Material in Flachwassersedimenten ist die Redoxsprungschicht, die durch eine ausgeprägte Änderung im Redoxpotential angezeigt wird und den Grenzbereich zwischen oxischen und anoxischen Bedingungen umfaßt. Lokale Verschiebungen der Redoxsprungschicht können beispielsweise als Verschmutzungsindikator dienen, um den Einfluß von eingetragendem organischem Material in marinen Ökosystemen abzuschätzen (PEARSON and STANLEY 1979).

Da im Bereich der Redoxsprungschicht oxische und anoxische Umgebungsbedingungen aneinandergrenzen, ist hier ein breites Spektrum unterschiedlicher physiologischer Gruppen von Bakterien zu erwarten: aerobe, mikroaerobe und anaerobe Organismen können nebeneinander existieren. Die Grenzzone ist außerdem ein wichtiger Ort des Stoffaustausches, wo reduzierte Endprodukte des anaeroben Stoffwechsels wie Mn^{2+} , Fe^{2+} , NH_4^+ , S^- und CH_4 in aerobe Sedimentschichten diffundieren und durch die Aktivität chemolithotropher Mikroorganismen oxidiert werden können. Umgekehrt kann von der Sedimentoberfläche Sauerstoff nach unten diffundieren (JØRGENSEN 1977). Wegen der Bedeutsamkeit der Redoxsprungschicht wurden die Abbauprozesse von organischem Material in dieser Zone mit besonderer Aufmerksamkeit betrachtet.

In den Wintermonaten befand sich in den Nordseesedimenten die oxisch-anoxische Grenzzone in tieferen Horizonten, bis zum Spätsommer verlagerte sie sich bis an die Oberfläche. Das bedeutet, daß im Winter die Prozesse der oxischen und suboxischen Diagenese von organischem Material in einer Sedimentzone von mehreren Zentimetern abliefen, im Sommer dagegen auf einen Bereich von wenigen Millimetern begrenzt waren.

In der Nähe der Redoxsprungschicht wurden wiederholt gesteigerte enzymatische Abbauaktivitäten und erhöhte Bakterienzahlen beobachtet (vgl. Kapitel 5.1.1. und 5.1.2.). Die Stimulation mikrobieller Aktivitäten an der Redoxsprungschicht läßt sich durch einen möglichen "Grenzflächeneffekt" erklären: es ist

anzunehmen, daß durch die Koexistenz unterschiedlicher stoffwechselfysiologischer Gruppen und durch die enge Verknüpfung von heterotrophen und autotrophen Prozessen die verfügbaren Energiequellen optimal genutzt werden können. In den sandig-schlickigen Nordseesedimenten wurden unterhalb der Redoxsprungschicht auftretende Optima enzymatischer Aktivitäten wiederholt von ansteigenden Konzentrationen von organischem Material und erhöhten Bakterienzahlen begleitet (z.B. Stat. NS 2, Februar 1989). Einer der möglichen Gründe für eine Stimulation enzymatischer Aktivitäten könnte eine Anreicherung von organischem Material in intermediären Horizonten gewesen sein. Wegen der Komplexität verschiedener zusammenwirkender Parameter kann nicht mehr unterschieden werden, welche Faktoren für die Stimulation der enzymatischen Substratumsätze verantwortlich gewesen sind. Die oftmals zu beobachtende Parallelität in den Konzentrations- und Abbaumustern von organischem Material sowie in den Mustern der Gesamtbakterienzahl deuten auf eine enge Wechselwirkung dieser Parameter hin (siehe Kapitel 7.4.).

Biogene Strukturen

Bisher zeigen nur verhältnismäßig wenige Arbeiten, daß Bioturbationsaktivitäten der Makrofauna den Abbau und die Mineralisierung von organischem Material beeinflussen (HINES and JONES 1985, ANDERSEN and KRISTENSEN 1988, HÜTTEL 1990, KITLAR 1991). In Flachwassersedimenten wurde beobachtet, daß Gang- und Röhrenwandungen von Makrofaunaorganismen bevorzugte Habitate sind, in denen der mikrobielle Stoffwechsel intensiviert wird. In Gangwandungen der Polychaeten *Nereis diversicolor* und *Arenicola marina* wurden von REICHARDT (1986 a, 1988 b) erhöhte CO₂-Fixierungsraten nachgewiesen. Erhöhte bakterielle Biomasseproduktionsraten (³H-Thymidin-Inkorporation) wurden von ALONGI (1985) in den Röhren des Polychaeten *Capitella capitata* gemessen, und in der klassischen Studie von ALLER and YINGST (1978) waren hohe Besiedlungsdichten von Mikroorganismen und hohe Sulfatreduktionsraten an die Röhren des Polychaeten *Amphitrite ornata* gebunden. Qualitative und quantitative Phospholipidsäureanalysen gaben erste

Hinweise auf eine spezifische Zusammensetzung der mikrobiellen Populationen und deren physiologischen Zustand in Gangbauten von Infaunaorganismen (DOBBS and GUCKERT 1988 a, 1988 b).

In Abbildung 43 werden die wesentlichen Unterschiede beim Abbau von organischem Material in bioturbaten und wenig besiedelten Nordseesedimenten zusammengefaßt. In bioturbaten Sedimenten führten die Aktivitäten der Makrofaunaorganismen (Ventilation, Fortbewegung, Grab- und Freßaktivitäten) zu einer homogenen Durchmischung der Sedimente und zu erhöhten Porenwasserflüssen an Grenzflächen (Sediment/Bodenwasser, Gangwandungen). Erhöhte Durchmischungsprozesse bewirkten eine Abschwächung von Konzentrationsunterschieden (relativ gleichförmige Konzentrations-, Aktivitäts-, und Nährsalzprofile sowie homogene Verteilungen der Gesamtbakterienzahlen). Der Abbau von organischem Material vollzog sich sowohl an der Sedimentoberfläche als auch im Sediment.

In wenig besiedelten Sedimenten waren dagegen ausgeprägte Variationen in den Abbaumustern von organischem Material zu finden. Fehlende Bioturbationsaktivitäten gewährleisteten eine bessere Erhaltung der Sedimentschichtung: die Ausbildung von Grenzzonen und Konzentrationsgradienten blieb weitgehend ungestört. Der Abbau von organischem Material konzentrierte sich an der Sedimentoberfläche und an der Redoxsprungschicht.

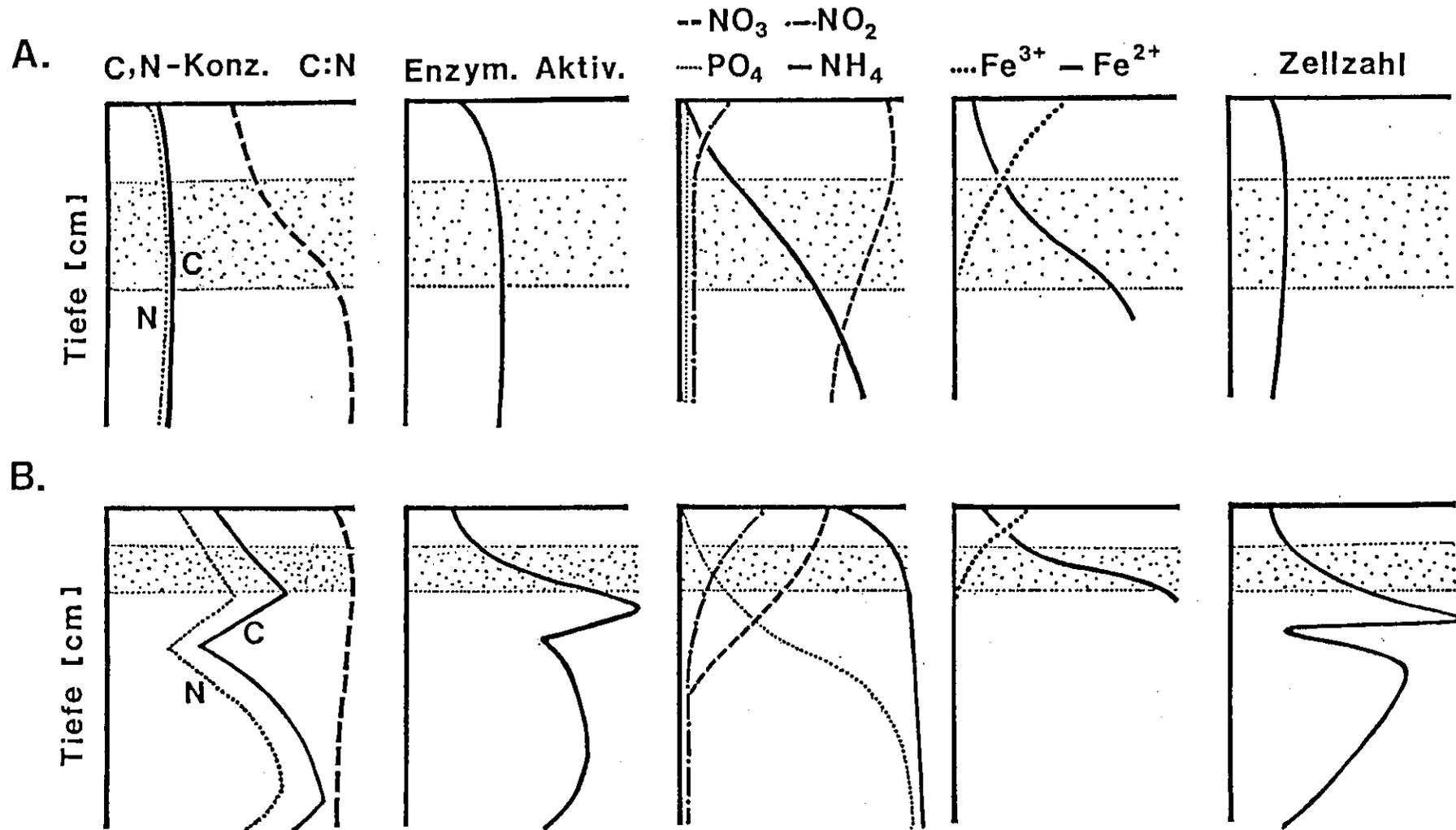


Abb. 43: Schematische Darstellung des Abbaus von organischem Material in bioturbaten (A) und wenig besiedelten (B) Nordseesedimenten im Winter 1989. In besiedelten Sedimenten führten Bioturbationsaktivitäten zu relativ homogenen Profilen mikrobieller und chemischer Parameter. In wenig besiedelten Sedimenten kam es zu einer deutlichen Ausbildung von Gradienten an Grenzonen (Sedimentoberfläche, Redoxsprungschicht). Die punktierte Fläche kennzeichnet die Lage der Redoxsprungschicht.

In Untersuchungen von HINES and JONES (1985) und HÜTTEL (1988) konnte nachgewiesen werden, daß Bioturbationsaktivitäten der Makrofauna die Konzentrationen der Nährsalze verändern. In bioturbaten Sedimenten der Nordsee (Stat. NS 1) führten Exkretions- und Ventilationsaktivitäten der Tiere zu einem erhöhten Nährstofftransport aus dem Sediment. Es ist zu vermuten, daß die Ammoniumkonzentrationen örtlich stark von der Besiedlungsdichte und Exkretion der Makrofauna beeinflusst wurden. Demgegenüber spielt das Ammonium, das beim mikrobiellen Abbau von organischem Material oder unter anaeroben Bedingungen auch bei der Nitratammonifikation entsteht, offenbar eine geringere Rolle. Im August 1989 führten die Exkretionsprodukte des Polychaeten *Lanice conchilega* in 10 cm Tiefe zu einer starken Erhöhung der Ammoniumkonzentrationen. Ein weiterer Effekt war, daß durch Ventilationsaktivitäten der Polychaeten sauerstoffreiches Wasser in tiefere Sedimentschichten transportiert wurde und zu verhältnismäßig hohen Nitratkonzentrationen führte. Außerdem waren die Gangwandungen der Röhrenpolychaeten bevorzugte Orte, an denen durch die Tätigkeit autotropher nitrifizierender Bakterien beim Vorhandensein von Sauerstoff Ammonium zu Nitrat oxidiert werden konnte. Da die Nitrifikation über die Zwischenstufe des Nitrits verläuft, können die ebenfalls erhöhten Nitritkonzentrationen ein Indiz für aktive Nitrifizierer gewesen sein (KÄHLER 1990).

In wenig besiedelten Sedimenten (Stat. NS 2) führte eine starke Akkumulation von Ammonium in größeren Tiefen zu einem Fluß von Ammonium aus dem Sediment in das Bodenwasser. Eine deutliche Abnahme der NO_3^- - und Fe^{3+} -Konzentrationen deutete auf eine Limitation der Elektronenakzeptoren hin (Abb. 43 B).

7.3. Enzymatischer Abbau und Ablagerung von organischem Material in pelagischen Sedimenten.

Über die Verteilungsmuster organischer Substanz (C_{org} , N_{org}) in Tiefseesedimenten (EMERSON et al. 1985, GUERZONI and ROVATTI 1987, MURRAY and KUIVILA 1990) in Beziehung zur benthischen Besiedlung und Aktivität ist bislang wenig bekannt. Konzentration, Verteilung und Zusammensetzung der organischen Substanz in den Sedimenten werden sowohl durch vertikale und laterale Zufuhr von organischer Substanz (Sedimentation, Advektion) zum Meeresboden als auch durch die Intensität benthischer Transport- und Abbauprozesse bestimmt (TSUNOGAI and NORIKI 1987, ANDERSEN and KRISTENSEN 1988). INGALL and VAN CAPPELEN (1990) konnten nachweisen, daß Variationen in den C/P-Verhältnissen in einem engen Zusammenhang zu den Sedimentationsraten stehen. BLACKBURN (1987) konnte Variationen der C/N-Verhältnisse in Oberflächensedimenten der Bering-See und Chukchi-See auf verschiedene benthische Gemeinschaften zurückführen. Es zeigte sich die generelle Tendenz, daß mit Amphipoden und Muscheln besiedelte Sedimente geringere C/N-Werte aufwiesen als benachbarte weitgehend unbesiedelte Sedimente. Für die in dieser Arbeit untersuchten Sedimente des Europäischen Nordmeeres war es von großem Interesse, die Variationen in den C/N-Verhältnissen in Beziehung zu Sedimentationsereignissen, benthischen Besiedlungsstrukturen und Abbauprozessen zu setzen.

In pelagischen Sedimenten des Europäischen Nordmeeres bildeten sich Besiedlungsstrukturen in den Konzentrations- und Abbaumustern von organischem Material ab. In Abbildung 44 wird schematisch dargestellt, wie sich verschiedene Foraminiferen-Besiedlungsdichten und die damit verbundenen Intensitäten in den Stoffwechselaktivitäten auf die frühe Diagenese und Abbau von organischem Material auswirkten. Mit hohen Besiedlungsdichten waren hohe Hydrolyse- und Respirationsraten an der Sedimentoberfläche verbunden; der überwiegende Teil des zugeführten organischen Materials wurde an der Oberfläche in den ausgestreckten Plasmanetzen der Foraminiferen eingefangen und abgebaut; nur ein geringer Anteil erreichte tiefere Sedimente. Eine nahezu unverän-

derte Zusammensetzung des organischen Materials (konstanter C/N-Wert) bis in 30 cm Tiefe zeigte, daß in größeren Tiefen eine weitere Modifikation des organischen Materials durch mikrobielle Aktivitäten eine untergeordnete Rolle spielte (Abb. 44 A).

In Sedimenten mit geringen Foraminiferen-Besiedlungsdichten, die durch niedrige Stoffwechselumsätze an der Oberfläche charakterisiert waren, wurde eine starke Abnahme im C/N-Verhältnis über die Tiefe beobachtet (Abb. 44 B). Die Verschiebung des C/N-Verhältnisses deutete auf eine veränderte Zusammensetzung des organischen Materials hin. Aus den Ergebnissen ist zu schließen, daß mit zunehmender Sedimenttiefe bevorzugt Kohlenstoff gegenüber Stickstoff abgebaut wurde (vgl. RICE 1982). Dieses führte zu

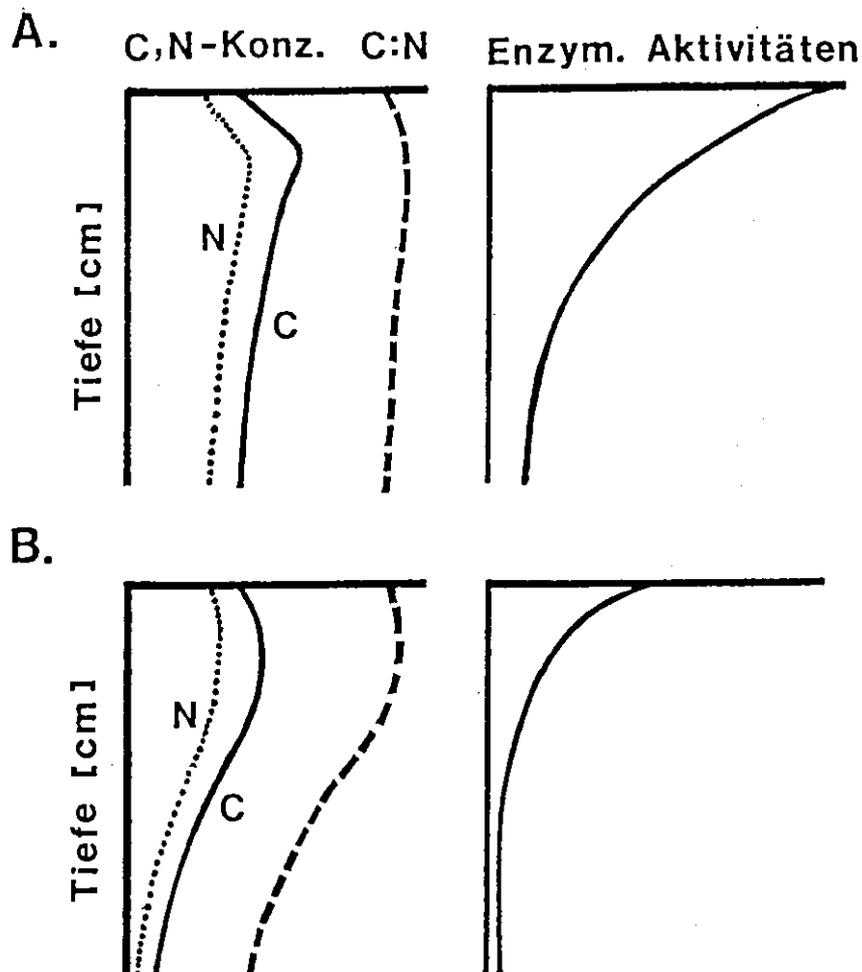


Abb. 44: Schematische Darstellung des Abbaus und der Deposition von organischem Material in Sedimenten mit unterschiedlichen Foraminiferen-Besiedlungsdichten (A: starke Besiedlung, B: geringe Besiedlung).

einer relativen Anreicherung von N-reichen Verbindungen in tieferen Horizonten. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß die hier gemessenen relativ niedrigen C/N-Verhältnisse auch methodisch bedingt sein könnten. Der Arbeit von MÜLLER (1977) kann entnommen werden, daß bei einer Nichtberücksichtigung des Anteils von fixiertem Ammonium zu hohe Konzentrationen an organischem Stickstoff und demzufolge zu niedrige C/N-Verhältnisse vorgetäuscht werden. In Sedimenten des Europäischen Nordmeeres könnte das fixierte Ammonium vor allem in Illiten auftreten (BALZER 1989). Da keine Konzentrationsangaben von fixiertem Ammonium in den untersuchten Sedimenten vorliegen, konnte diesbezüglich keine Korrektur vorgenommen werden.

Untersuchungen in bioturbaten Sedimenten des Vøring-Plateaus zeigten, daß enzymatische Abbauprozesse von organischem Material generell an Infaunastrukturen konzentriert waren. Gegenüber dem Umgebungssediment waren enzymatische Abbauaktivitäten und Gesamtbakterienzahlen an Gangwandungen um den Faktor 2 gesteigert. Die mit Meio- und Makrofaunaorganismen assoziierten enzymatischen Aktivitäten waren im Vergleich zu denen des Umgebungssedimentes um Größenordnungen erhöht. Aus den Untersuchungen an einzelnen Organismen konnte abgeleitet werden, daß die hohen hydrolytischen Abbauaktivitäten in besiedelten Sedimenten auf die Aktivitäten von intra- und extrazellulären Enzymen der Organismen zurückzuführen sind. Da das Vorkommen von biogenen Strukturen nicht nur auf die Sedimentoberfläche beschränkt war, sondern auch tiefere Horizonte umfaßte (im Falle der Röhrenbauten der Anthozoen mindestens bis in 40 cm Sedimenttiefe), ist davon auszugehen, daß auch in diesen Sedimenthorizonten enzymatische Abbauprozesse durch das Vorkommen biogener Strukturen stimuliert werden.

Am Kontinentalhang der westlichen Barentssee variierten die benthischen Besiedlungsmuster in Abhängigkeit von der Strömung, der Sedimentzusammensetzung und der Nährstoffversorgung. Abbau- und Ablagerungsmuster von organischem Material wurden im wesentlichen durch die Art und Menge des abbaubaren organischen Materials als auch durch die verschiedenen benthischen Gemeinschaften bestimmt.

In der folgenden Zusammenstellung (Tab. 10) werden die wesentlichen Charakteristika, die Abbau und Deposition von organischem Material in Sedimenten des Kontinentalhanges der Barentssee bestimmten, zusammengefaßt. Dabei kann der Verlauf der C/N-Profile als das Ergebnis unterschiedlicher Zufuhr-, Abbau- und Ablagerungsprozesse von organischem Material in vorangegangenen Zeitperioden gewertet werden. In den mit Epi- und Infauna besiedelten Sedimenten des Schelfbereiches (Stat. 405) wurden aufgrund der relativ hohen Zufuhr von organischem Material Elektronenakzeptoren wie Sauerstoff und Nitrat (eventuell auch Mn^{4+} und Fe^{3+}) schon in geringen Tiefen für die Oxidation von organischem Kohlenstoff aufgezehrt (suboxische Diagenese, unvollständige Oxidation). Ein Großteil des Abbaus von organischem Material vollzog sich hier in intermediären Sedimenthorizonten, in denen die Abbaumuster wesentlich durch die Bioturbationsaktivitäten der Benthosorganismen geprägt wurden. Bis in größere Tiefen (30 cm) war eine Zunahme des C/N-Verhältnisses zu beobachten. Die relative "N-Abreicherung" kann durch einen bevorzugten mikrobiellen Umsatz und Abbau von N-reichen Komponenten erklärt werden.

Die Vermessungen mit Hydrosweep und 3,5 kHz-Sedimentecholot ergaben, daß sich ab ca. 1200 m Wassertiefe bevorzugt junge Sedimente (Holozän) am Kontinentalhang der westlichen Barentssee ablagerten, die in 1400 m Tiefe maximale Mächtigkeiten von 4-5 m erreichten. In den mit Suspensionsfressern besiedelten Oberflächensedimenten dieser Hochakkumulationszone (Stat. 413, 431, 499) deuteten relativ hohe Hydrolyse- und Respirationsraten auf biologisch aktive Zonen hin. Für Sedimente aus diesen Gebieten war es bezeichnend, daß auch in tieferen Sedimenthorizonten, die von zahlreichen Sipunculiden und Pogonophoren besiedelt wurden, noch relativ hohe Abbauaktivitäten gemessen wurden. Die hohen Sedimentationsraten in den Hochakkumulationsgebieten führten zu einer sehr guten Abbildung des eingetragenen organischen Materials im Sediment. Die Ablagerung des unvollständig abgebauten organischen Materials bildete sich in einem C/N-Verhältnis ab, das über eine Sedimentsäule von mehreren Zentimetern nahezu unverändert blieb und sehr nahe am ursprünglichen Redfield-Verhältnis von C/N=6.6 (atomar) lag. Ein unverändertes C/N-Verhält-

Tab. 10: Sukzession diagenetischer Prozesse in Sedimenten am Kontinentalhang der westlichen Barentssee. Die unterschiedliche Versorgung mit organischem Material (Sedimentationsraten) steuert das Ausmaß benthischer Abbauaktivitäten sowie die Abbildung des eingetragenen organischen Materials in marinen Sedimenten (SOF=Sedimentoberfläche, im Sed.=im Sediment, EA=enzymatische Abbauaktivitäten, vollst.=vollständig, unvollst.=unvollständig, EAZ=Elektronenakzeptoren, +++ hoch, ++ mittel, + gering).

Station (Wassertiefe)	Sedimentation/ Zufuhr von OM	Sediment	Besiedlungsdichte	C,N-Konzentration	C/N-Profil	Abbau		Diagenese	Limitation		Abbildung
						C-Oxid./ Lokalisation	Intensität (EA)		C	EAZ	
405 (376 m)	++	grob-sandig	+++	± konst.	Zunahme	unvollst. OF, im Sed.	++ +++	suboxisch	-	+	N-Abreicherung
409 (879 m)	+	fein-sandig, tonig	(+)	Abnahme	Abnahme	vollst. (OF)	+	oxisch	+	-	N-Anreicherung
413 (1752 m)	+++	tonig	++	konst.	konst.	unvollst. OF, im Sed.	++ ++	oxisch	-	-	sehr gut (Redfield-Verh.)
431 (1300 m)	++	tonig	++(+)	Abnahme	± konst.	unvollst. OF, im Sed.	++ +(+)	oxisch	-	-	± gut
499 (1752 m)	++	tonig	+	Abnahme	± konst.	unvollst. OF	++(+)	oxisch	-	-	± gut
425 (2528 m)	+	tonig	++	Abnahme	Abnahme	vollst. OF	+++	oxisch	+	-	N-Anreicherung

nis deutete darauf hin, daß in diesen Sedimenten organisches Material schneller sedimentierte als daß es abgebaut wurde.

In pelagischen Sedimenten am Fuß des Kontinentalhanges (Stat. 425), deren Versorgung mit organischem Material limitiert war (geringe Sedimentationsraten), konzentrierte sich der Abbau von organischem Material an der Sedimentoberfläche, die mit epibenthischen Foraminiferen besiedelt war. Verfügbares organisches Material wurde vornehmlich unter Verbrauch von Sauerstoff (oxische Diagenese) oxidiert. Der Abbau von organischem Material bildete sich in einem abnehmenden C/N-Verhältnis über die Tiefe ab. Der Rückgang im C/N-Verhältnis läßt auf eine Anreicherung von schwerer abbaubaren N-reichen Verbindungen in tieferen und älteren Sedimentzonen schließen.

Die am Kontinentalhang beobachtete Sukzession der Diagenese von organischem Material bildete sich in charakteristischer Weise sowohl in den C/N-Verhältnissen als auch in den Nährsalzprofilen ab. In den Sedimenten wurde mit zunehmender Entfernung vom Kontinentalrand die Menge des abbaubaren organischen Kohlenstoff zum limitierenden Faktor. Dadurch verloren die sekundären Elektronenakzeptoren für die Oxidation von organischem Material an Bedeutung. Dieses zeigte sich in den Konzentrationsprofilen von Nitrat, in denen sich die Zone der Nitraterschöpfung mit zunehmender Wassertiefe zu tieferen Sedimentzonen verschob: von 3 cm (Flachwasserbereich), über 10 cm (oberer und mittlerer Hangbereich) bis zu mehr als 30 cm Tiefe (unterer Hangbereich). BENDER and HEGGIE (1983) konnten mit Kalkulationsmodellen über Nährsalzflüsse und aufgrund von theoretischen Überlegungen zeigen, daß in typischen Tiefseesedimenten mehr als 95% des organischen Kohlenstoffes, der diese Sedimente erreicht, unter Verwendung von Sauerstoff als Elektronenakzeptor remineralisiert wurde. Sekundäre Elektronenakzeptoren wie Mn^{4+} , NO_3^- , Fe^{3+} und SO_4^{2-} trugen weniger als 5% zur Oxidation von organischem Material bei.

7.4. Enzymatische Substratumsätze als Schlüsselparameter für mikrobielle Aktivitäten

Aus Abbildung 42 wird die zentrale Bedeutung der enzymatischen Aktivitäten für mikrobielle Aktivitäten deutlich. Die Hydrolyseprodukte des enzymatischen Abbaus von organischem Material werden von den Mikroorganismen aufgenommen und teils respiriert, teils in Biomasse inkorporiert. Durch ihre enzymatischen Aktivitäten tragen Mikroorganismen wesentlich zur qualitativen und quantitativen Änderung des organischen Materials in Sedimenten bei.

Enzymatische Aktivitäten und Respiration. Durch die enzymatische Hydrolyse steht den Mikroorganismen organisches Material in gelöster Form zur Verfügung, das von den Zellen aufgenommen und respiriert werden kann. Dabei ist CO_2 das Endprodukt aller aeroben und anaeroben Abbauprozesse.

Meßbare CO_2 -Nettoreisetzungsraten konnten in pelagischen Sedimenten bis in etwa 3-4 cm Sedimenttiefe verfolgt werden, darunter unterschritten die Raten die Empfindlichkeitsgrenze der gaschromatographischen Messung. Abbildung 45 zeigt am Beispiel von foraminiferenbesiedelten Sedimenten der Jan Mayen Bruchzone, daß zwischen dem enzymatischen Abbau und der Respiration der Hydrolyseprodukte ein enger Zusammenhang bestand. Je höher die Hydrolyseraten, desto höher die Respirationsraten und umgekehrt. Höchste Aktivitätsraten waren an die Oberflächenhorizonte gebunden. Das bedeutet, daß die aus der Hydrolyse resultierenden niedermolekularen Substrate von den Mikroorganismen aufgenommen und veratmet wurden. Zwischen den enzymatischen Aktivitäten und den bei der Remineralisierung von organischem Material freigesetzten Nährsalzen ließen sich keine direkten Beziehungen erkennen.

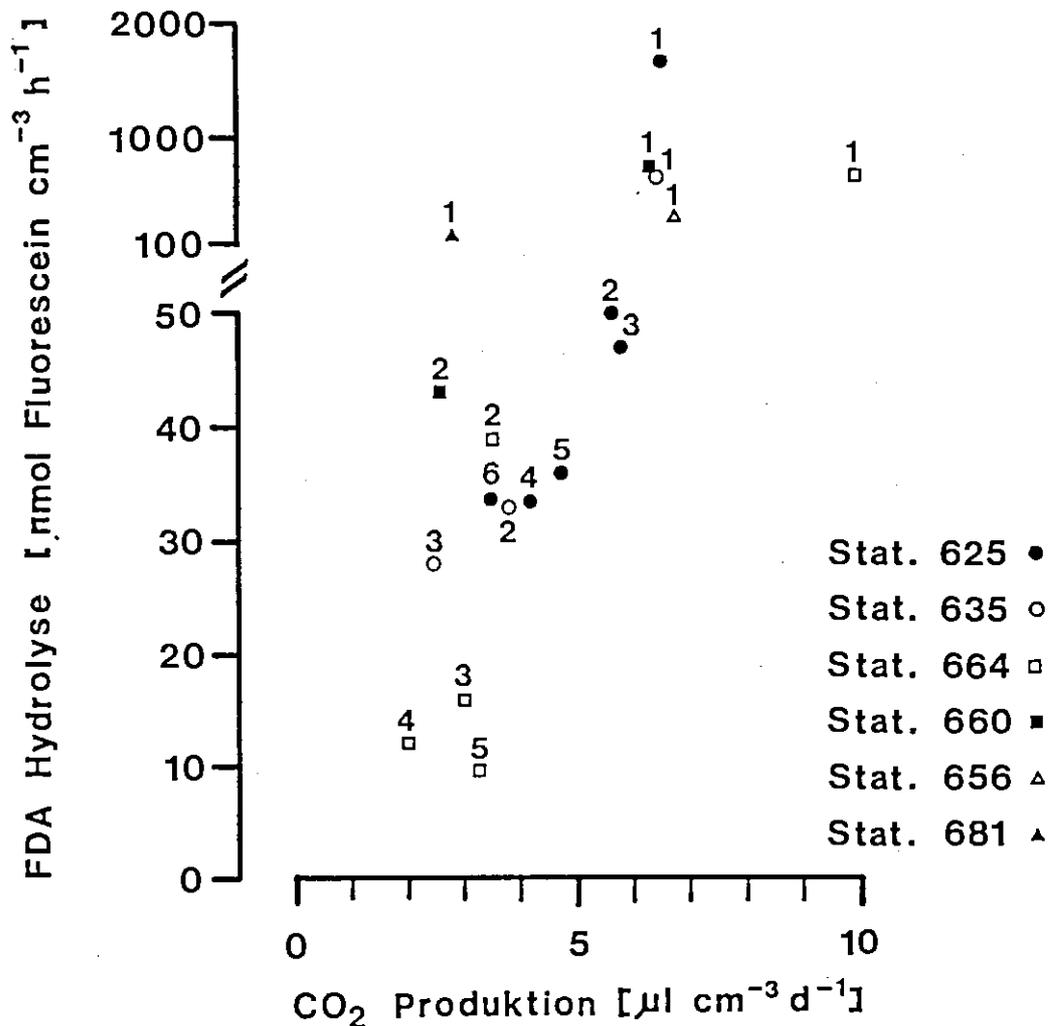


Abb. 45: Wechselbeziehungsdiagramm zwischen enzymatischen Hydrolyse- und Respirationsraten in Sedimenten mit Foraminiferenbesiedlung. Die Numerierung der Datenpunkte verweist auf die einzelnen Sedimenthorizonte (Horizonte 1-5: 0-4 cm Sedimenttiefe).

Enzymatische Aktivitäten und Gesamtbakterienzahl, Biomasse und Produktion. Die enzymatische Hydrolyse stellt niedermolekulare Produkte für die mikrobielle Respiration und Biomasseproduktion bereit. Enzymatische Abbauaktivitäten beeinflussen somit unmittelbar den Pool an gelöster organischer Substanz. Es ist davon auszugehen, daß gesteigerte enzymatische Aktivitäten mit einer erhöhten Aufnahme von gelöstem organischen Kohlenstoff in die Zelle verbunden sind.

Die Menge an gebildeter Biomasse ist davon abhängig, mit welcher Effizienz Mikroorganismen organischen Kohlenstoff inkorporieren. Zusammensetzung und Verfügbarkeit des organischen Materials bestimmen die enzymatischen Aktivitäten und das Ausmaß der Biomasseproduktion (MEYER-REIL 1987 a).

In den schlickigen Sandsedimenten (Stat. NS 1) konnte im August und Oktober 1989 kein direkter Zusammenhang zwischen den enzymatischen Abbauaktivitäten und den Bakterienzahlen erkannt werden (Abb. 46). Dagegen ergaben sich in den sandigen Schlicksedimenten (Stat. NS 2), die im Vergleich zu den Sandsedimenten sowohl durch höhere Gesamtbakterienzahlen als auch durch höhere enzymatische Aktivitäten gekennzeichnet waren, direkte Wechselbeziehungen zwischen Abbauaktivitäten und Bakterienzahlen im Februar und August 1989. Im Mai deutete sich eine wechselseitige Beziehung zwischen den beiden Parametern an, im Oktober konnte kein Zusammenhang beobachtet werden. Faßt man die Daten aller Zeitpunkte für die Schlicksedimente (Stat. NS 2) zusammen, erhält man eine signifikante Beziehung zwischen Gesamtbakterienzahl und enzymatischen Aktivitäten ($r=0.769$, $n=67$). Die im August um den Faktor 1.5 angestiegene Gesamtbakterienzahl in den Schlicksedimenten stand offenbar in engem Zusammenhang mit einem erhöhten Gehalt an organischem Kohlenstoff.

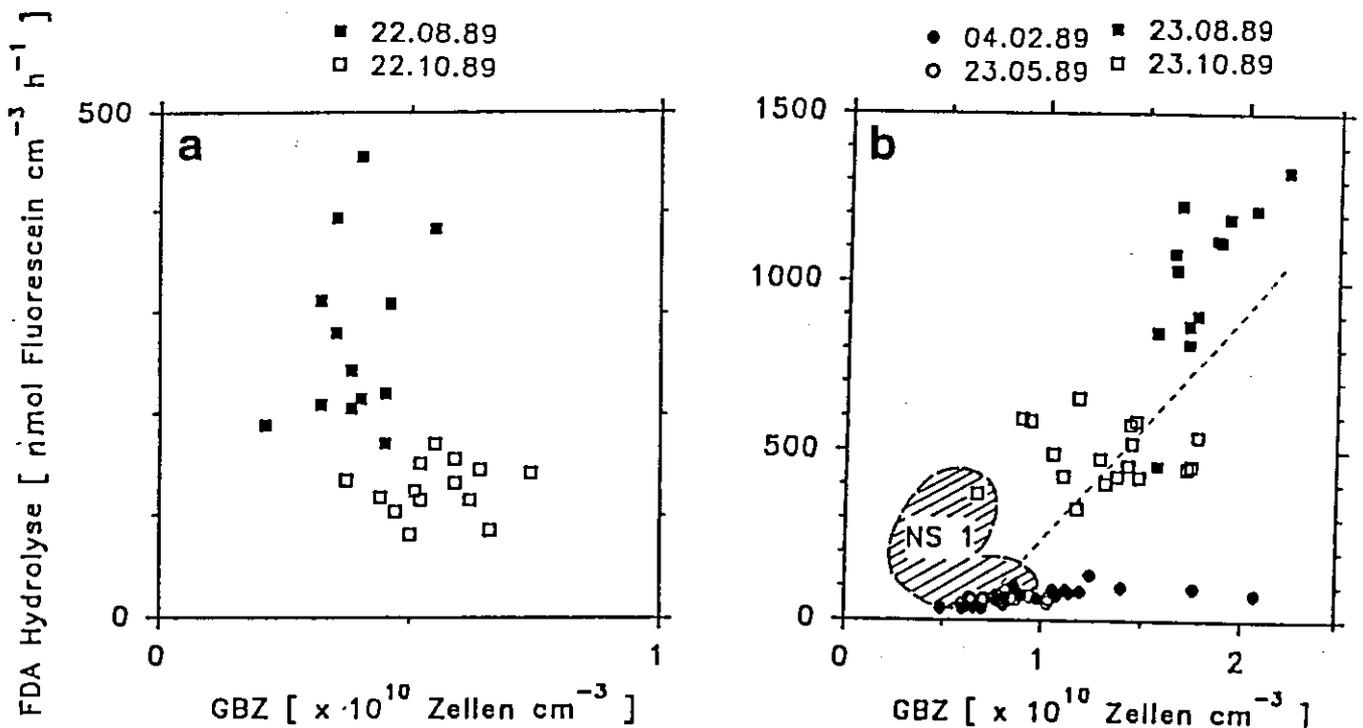


Abb. 46: Wechselbeziehungsdiagramme zwischen enzymatischen Abbauaktivitäten und Gesamtbakterienzahlen zu verschiedenen Jahreszeiten in Nordseesedimenten (a. Stat. NS 1: schlickiger Sand; b. Stat. NS 2: sandiger Schlick). Im rechten Teil der Abbildung liegen innerhalb des schraffierten Bereiches die Datenpunkte der schlickigen Sandstation.

Beziehungen zwischen enzymatischen Aktivitäten und mikrobieller Biomasseproduktion werden in der Arbeit von MEYER-REIL and CHARFREITAG (1991) beschrieben. In schlickig-sandigen Nordseesedimenten wurden maximale Inkorporationsraten an der Sedimentoberfläche beobachtet, darunter sanken die Werte drastisch ab. Dagegen waren maximale enzymatische Hydrolyseraten nicht an der Sedimentoberfläche, sondern in 2 cm Sedimenttiefe lokalisiert. Der in intermediären Horizonten beobachtete Anstieg der enzymatischen Hydrolyseraten wurde von leicht erhöhten Inkorporationsraten begleitet (Abb. 47). Es ist zu vermuten, daß an der Sedimentoberfläche ein großer Teil des organischen Materials in gelöster Form vorliegt und direkt von den Mikroorganismen aufgenommen werden kann. In tieferen Sedimentzonen ist es hingegen erforderlich, zunächst organisches Material zu hydrolysieren, bevor es von den Mikroorganismen inkorporiert werden kann.

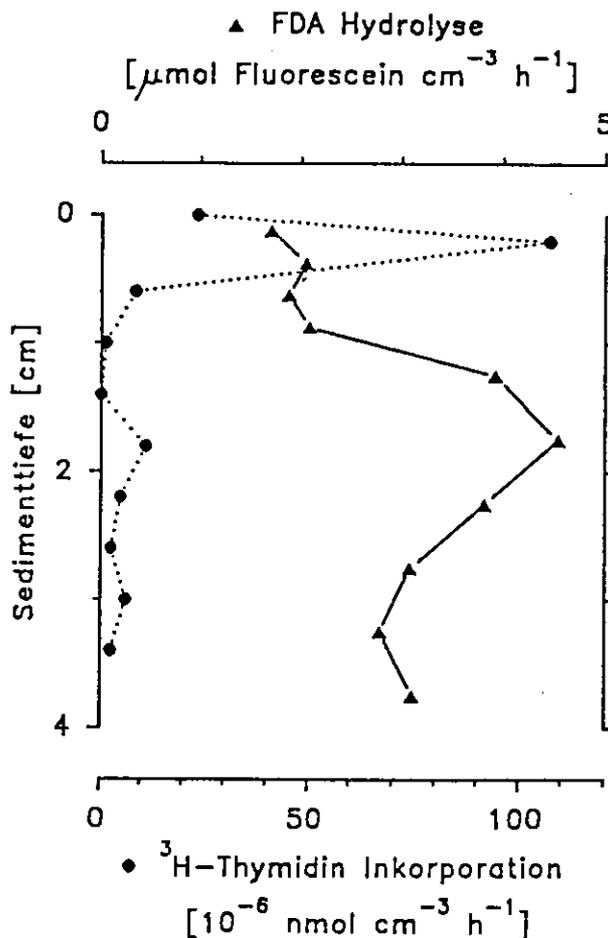


Abb. 47: Enzymatische Abbauaktivitäten und ^3H -Thymidin-Inkorporationsraten in intakten Nordseesedimenten (Stat. NS 1, August 1989).

Enzymatische Aktivitäten und organisches Material. In wenigen Arbeiten werden zeitliche und räumliche Variationen von organischem Material in Zusammenhang mit mikrobiellen Abbauaktivitäten beschrieben. DELILLE et al. (1990) konnten in küstennahen Oberflächensedimenten des Mittelmeeres (Wassertiefen 15 bzw. 35 m) saisonale Veränderungen der Konzentrationen von Kohlenstoff und Stickstoff sowie der C/N-Verhältnisse nachweisen. Die stark variierenden C/N-Verhältnisse (Werte zwischen 5 und 14) wurden auf eine unterschiedliche Herkunft und Zusammensetzung des organischen Materials zurückgeführt (Sedimentation von Planktonblüten, terrigene Einträge während des Winters). Eine im Vergleich dazu untersuchte Station am Kontinentalhang (Wassertiefe 910 m) zeigte keine nennenswerten Änderungen in den Konzentrationen von organischem Kohlenstoff und Stickstoff sowie in den C/N-Verhältnissen (Werte um 7) über das Jahr. In küstennahen Sedimenten werden C/N-Werte zwischen 6 und 7 als Charakteristikum für leicht abbaubares Material mit einem hohen Nährstoffwert (z.B. Phytoplankton, fecal pellets) angesehen, wohingegen C/N-Verhältnisse >10 auf Detritusmaterial mit geringem Nährwert hinweisen (PARONS et al. 1977, SARGENT et al. 1983). Von besonderem Interesse ist es, die Beziehungen zwischen Konzentration und Abbau von organischem Material in fossilen Sedimenten zu untersuchen. In neueren Arbeiten sind Hinweise auf das Vorkommen von C_{org} -reichen Zonen in tieferen pelagischen Sedimenten zu finden (C_{org} -reiche Turbidite in Sedimenten des Nordostatlantiks, WILSON et al. 1985, JAHNKE et al. 1989), die auf erhöhte mikrobielle Substratumsätze schließen lassen.

In den schlickigen Sandsedimenten und sandigen Schlicksedimenten der Nordsee (Stat. NS 1 und NS 2) ergaben sich ähnliche Wechselbeziehungsmuster zwischen Konzentration und enzymatischem Abbau von organischem Material (Abb. 48). Im Winter und Frühjahr deuten relativ geringe Steigungen der Wechselbeziehungsgeraden zwischen Konzentration und Abbauraten von organischem Material darauf hin, daß der enzymatische Abbau in diesen Jahreszeiten nur geringfügig mit zunehmender Konzentration an organischem Material gesteigert wird. Die relativ geringen Abbauaktivitäten in dieser Jahreszeit sind auf reduzierte Stoffwechselaktivitäten der Orga-

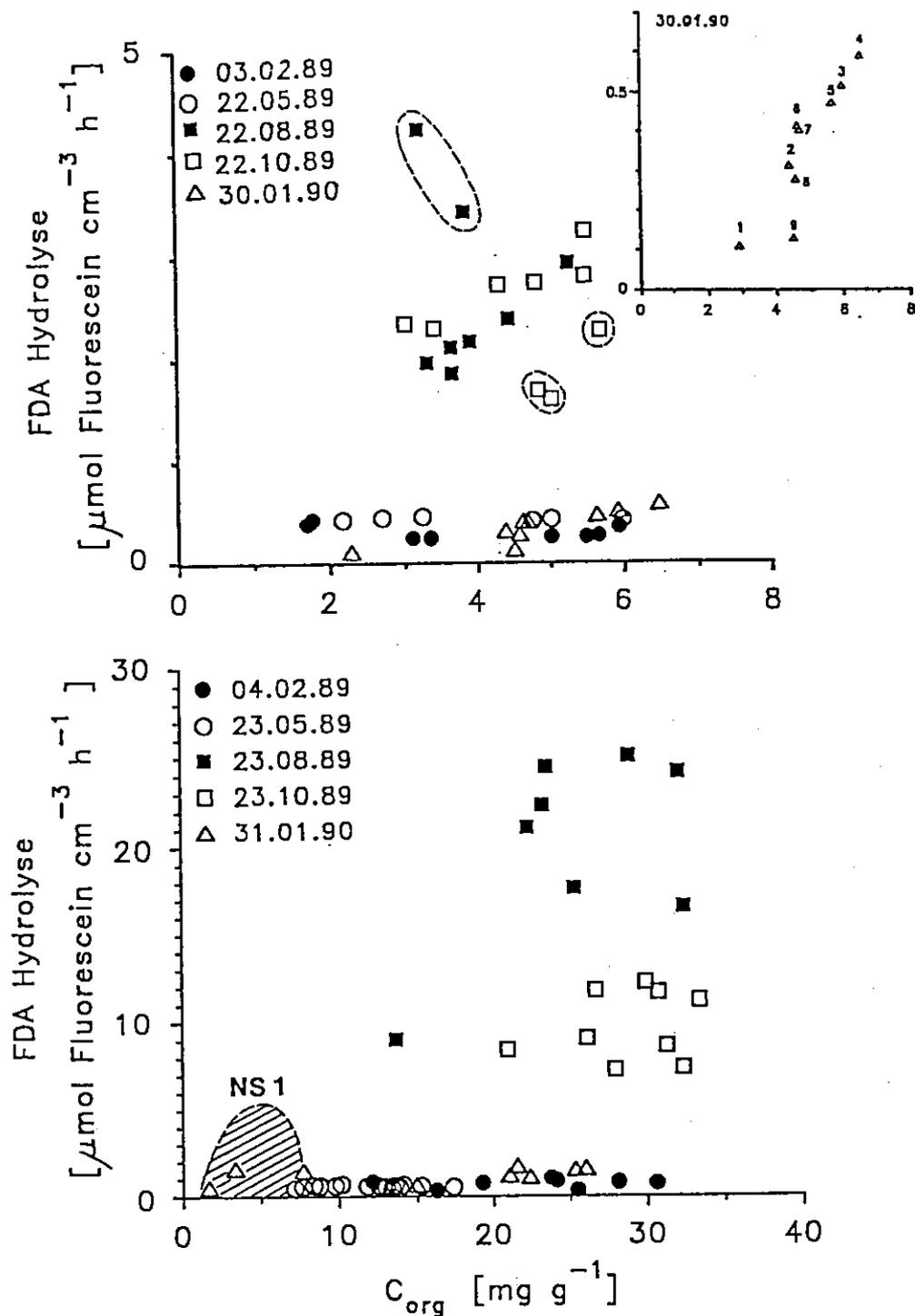


Abb. 48: Wechselbeziehungsdigramme zwischen der Konzentration an organischem Kohlenstoff und den enzymatischen Abbauaktivitäten in schlückigen Sandsedimenten (Stat. NS 1, obere Abbildung) und sandigen Schlicksedimenten (Stat. NS 2, untere Abbildung) zu verschiedenen Jahreszeiten. Im Ausschnitt (obere Abbildung) ist die Konzentrations/Aktivitäts-Kurve der Stat. NS 1 für den Januar 1990 dargestellt. Die Numerierung der Datenpunkte verweist auf die einzelnen Sedimenthorizonte (Horizonte 1-9: 0-8 cm Sedimenttiefe). In der unteren Abbildung liegen innerhalb des schraffierten Bereiches die Datenpunkte der schlückigen Sandstation (Stat. NS 1). Die eingerahmten Datenpunkte weichen stark von der dominierenden Wechselbeziehung ab.

nismen zurückzuführen. Im Spätsommer und Herbst 1989 weisen dagegen höhere Steigungen der Wechselbeziehungsgeraden auf einen wesentlich höheren und effektiveren enzymatischen Abbau von organischem Material hin (Abb. 48). In dieser Jahreszeit ist die Konzentration an organischem Material für enzymatische Abbauaktivitäten eine wichtigere Steuergröße als im Winter. In den sandigen, Schlicksedimenten waren die Wechselbeziehungsdiagramme zu höheren Konzentrations- und Aktivitätswerten verschoben. Korreliert man alle verfügbaren Daten der Nordseesedimente miteinander, ergibt sich eine signifikante Beziehung zwischen der Konzentration von organischem Kohlenstoff und der enzymatischen Hydrolyse, die aber zumeist nicht mehr aufrecht erhalten werden kann, wenn man nur die Datenpunkte einer spezifischen ökologischen Situation (z.B. zu einer bestimmten Jahreszeit) betrachtet.

Zusammenfassend läßt sich für die untersuchten Flachwasserseimente feststellen, daß Verschiebungen der Konzentrations/Aktivitäts-Muster weniger durch Konzentrationsänderungen von organischem Material als durch saisonal stark variierende enzymatische Aktivitäten bedingt waren. Es ist zu vermuten, daß die enzymatischen Aktivitäten wesentlich durch die Zusammensetzung des organischen Materials bestimmt wurden: im Winter besteht ein Großteil des organischen Materials aus schwer abbaubaren Verbindungen, wohingegen im Sommer durch Sedimentationsereignisse eingetragenes, frisch produziertes und leicht aufschließbares Material zur Verfügung steht. In beiden Sedimenten deuteten erniedrigte C/N-Verhältnisse im August 1989 auf eine veränderte Zusammensetzung des organischen Materials hin. Die in den Sedimenten der Station NS 2 im August 1989 bis in tiefere Horizonte erhöhten Chlorophyllwerte (TEUCHER 1991) könnten auf einen vorangegangenen Eintrag von organischem Material hindeuten. Ferner ist nicht auszuschließen, daß die zahlreichen Polychaetenröhren von *Lanice chonchilega*, die bis in mehrere Zentimeter das Sediment durchzogen, eine Verschiebung des C/N-Verhältnisses zu niedrigeren Werten bedingten. Zusätzliche Faktoren, wie Temperaturschwankungen, Grenzflächeneffekte an der Redoxsprungschicht (Stimulation mikrobieller Aktivitäten), mechanische und biologische Durchmischung der Sedimente (Strömungen, Bioturbation) verhinderten eine

Stratifizierung (ungestörte Abbildung). Die Dynamik der Umgebungsfaktoren wirkte offenbar einer deutlich ausgeprägten Wechselbeziehung zwischen Konzentration und enzymatischen Abbau von organischem Material entgegen.

In pelagischen Sedimenten wurden dagegen ausgeprägte Beziehungen zwischen den Konzentrationen an organischem Kohlenstoff und den enzymatischen Abbauaktivitäten deutlich. Mit einer Abnahme des organischen Gehaltes über die Tiefe waren absinkende enzyma-

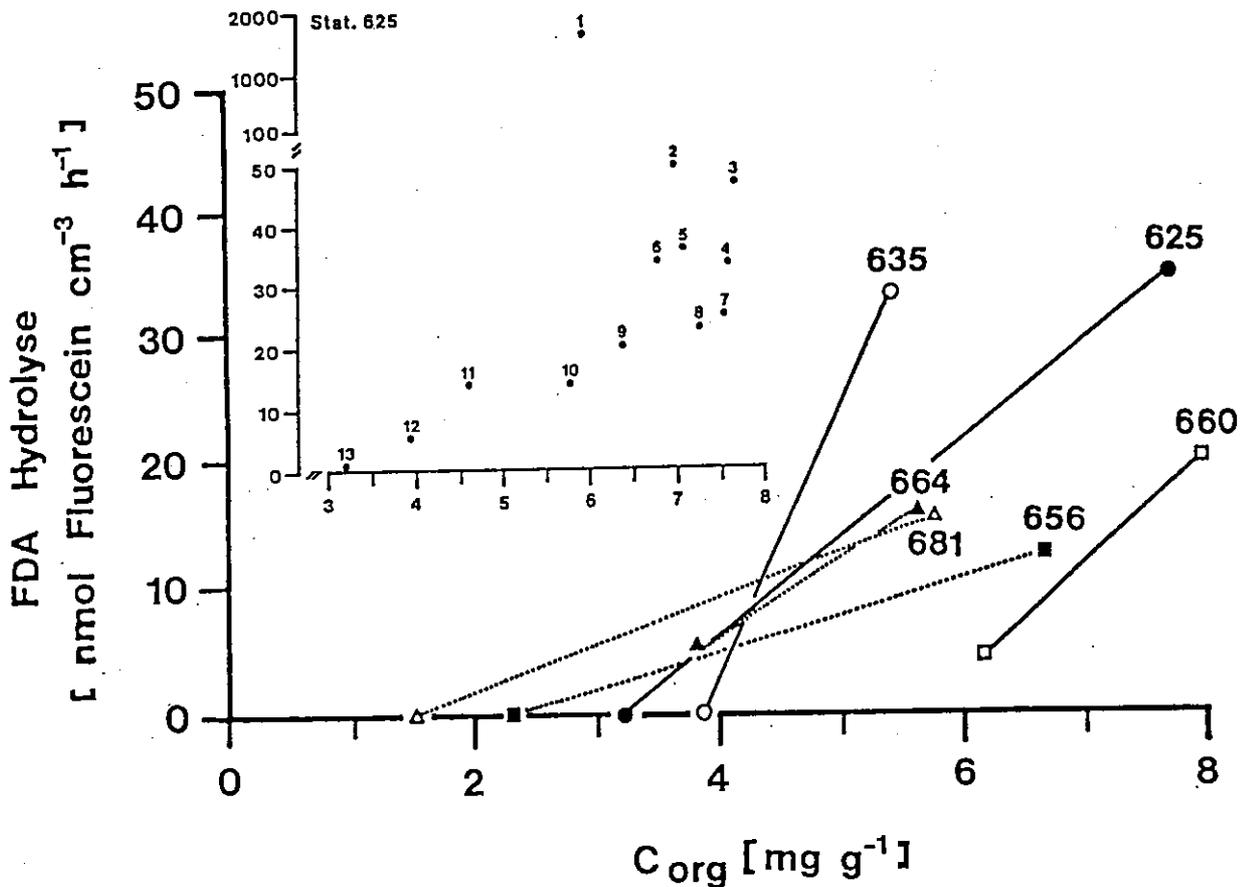


Abb. 49: Wechselbeziehungsdiagramme zwischen den Konzentrationen von organischem Kohlenstoff und den enzymatischen Abbauaktivitäten in Sedimenten (0-31 cm) mit verschiedenen Foraminiferen-Besiedlungsdichten. Bei der Erstellung der Regressionsgeraden wurden die Oberflächenhorizonte, für die andere Wechselbeziehungen gelten (siehe Ausschnitt), nicht miteinbezogen. Im Ausschnitt ist beispielhaft die Wechselbeziehung zwischen der Konzentration von organischem Kohlenstoff und den enzymatischen Aktivitäten in den Sedimenten der Station 625 dargestellt, die durch extrem hohe Foraminiferen-Besiedlungsdichten charakterisiert waren. Die Numerierung der Datenpunkte verweist auf die einzelnen Sedimenthorizonte (Horizonte 1-3: 0-2 cm; Horizonte 3-10: 2-10 cm; Horizonte 10-13: 11-31 cm).

tische Hydrolyseraten verbunden (z.B. Stat. 625, Abb. 49, Ausschnitt). Für die oberflächennahen Horizonte (0-2 cm), in denen die Stoffwechselaktivitäten der epibenthischen Foraminiferen die enzymatischen Abbauprozesse beeinflussten, galt diese Beziehung zwischen den beiden Parametern offenbar nicht (Abb. 49, Ausschnitt). Dieses deutet darauf hin, daß sich die mit epibenthischen Foraminiferen assoziierten Enzyme in ihrer Aktivität von den mikrobiellen Enzymen unterscheiden, die in tieferen Horizonten dominierten. Direkte Beziehungen existierten ebenso zwischen der Konzentration von organischem Stickstoff und den enzymatischen Abbauaktivitäten (Wechselbeziehungsdiagramme nicht dargestellt).

Aus dem Schnittpunkt der Wechselbeziehungsgeraden zwischen Konzentration und Abbau von organischem Kohlenstoff mit der x-Achse kann man die Konzentration an organischem Kohlenstoff ablesen, bei der kein meßbarer enzymatischer Umsatz mehr stattfindet. Diese Konzentration entspricht offenbar dem resistenten Anteil an organischem Material, der mikrobiell nur begrenzt abbaubar ist. Trägt man die Wechselbeziehungen zwischen Konzentration und enzymatischem Abbau von organischem Material für Tiefseesedimente mit unterschiedlicher Foraminiferenbesiedlung auf, erhält man sedimentspezifische Geraden, die sich durch verschiedene Steigungen und x-Achsenabschnitte unterscheiden (Abb. 49). Die Regressionsgeraden der dicht mit Foraminiferen besiedelten Stationen waren durch relativ hohe Steigungen und große x-Achsenabschnitte charakterisiert (Stat. 625 und 635). Wenig mit Foraminiferen besiedelte Sedimente (Stat. 656 und 681) waren durch Geraden mit einer geringeren Steigung und kleineren x-Abschnitten gekennzeichnet.

Hinsichtlich des Zusammenhanges zwischen den enzymatischen Aktivitäten und den C/N-Werten ergaben sich für foraminiferenbesiedelte Sedimente ähnliche signifikante Korrelationen. Maximale enzymatische Abbauaktivitäten waren mit hohen C/N-Verhältnissen verbunden und umgekehrt. Höchste enzymatische Abbauaktivitäten waren mit einem C/N-Wert von etwa 7 an der Sedimentoberfläche verknüpft. In dicht mit Foraminiferen besiedelten Sedimenten lag

der C/N-Grenzwert, bei dem keine enzymatischen Aktivitäten mehr nachzuweisen waren, zwischen 6 und 7 (Stat. 625 und 635), in weniger besiedelten Sedimenten dagegen zwischen 4 und 5 (Stat. 656 und 681).

Eine Interpretation dieser Ergebnisse ist aufgrund des geringen zur Verfügung stehenden Datenmaterials schwierig. Die Abnahme des C/N-Verhältnisses in Tiefenprofilen ist offenbar dadurch zu erklären, daß sich mit zunehmender Alterung des organischen Materials Stickstoff relativ zu Kohlenstoff anreichert.

Die aufgezeigten Wechselbeziehungen machen deutlich, daß der enzymatische Abbau von organischem Material als Schlüsselparameter anzusehen ist, der mikrobielle Aktivitäten sowie den organischen Kohlenstoff im Sediment wesentlich beeinflusst. Mögliche Wechselbeziehungen zwischen den genannten Parametern können in einem komplexen Lebensraum wie dem Sediment jedoch durch variierende Umgebungsparameter überlagert werden. Dieses wird besonders deutlich durch einen Vergleich der Wechselbeziehungsmuster in Sedimenten der Nordsee und des Europäischen Nordmeeres. Während in den zuletzt genannten Sedimenten direkte Wechselbeziehungen zwischen den Parametern generell nachzuweisen waren, bedingten variierende Umweltparameter in den Nordseesedimenten saisonal und räumlich stark variierende Wechselbeziehungsmuster. Dieses gilt insbesondere für die Wechselbeziehungsmuster zwischen den enzymatischen Aktivitäten und organischem Kohlenstoff.

Um die Wechselbeziehungsmuster näher interpretieren zu können, sollte der Schwerpunkt zukünftiger Arbeiten auf einer eingehenderen Charakterisierung des Enzymspektrums und des organischen Materials ausgerichtet sein. Bisher wurden nur für küstennahe Sedimente erste Ansätze zur Charakterisierung der organischen Substanz beschrieben. In den Untersuchungen von SARGENT et al. (1983) in norwegischen Fjordsedimenten wurden anhand der Konzentrationen von Aminosäuren, Fettsäuren, organischem Kohlenstoff und Stickstoff die Herkunft und der potentielle Nährwert der organischen Substanz für benthische Organismen bestimmt. GUERZONI and ROVATTI (1987) führten zur Einschätzung des "Grades der

Humifizierung" in Sedimenten einen Quotienten aus der Konzentration an Huminsubstanzen (Fulvinsäuren, Huminsäuren) und der Gesamtkonzentration an organischem Material ein. Für die untersuchten Sedimente wäre es von besonderem Interesse, die Entwicklung des Enzymspektrums über die Sedimenttiefe zu verfolgen und in Beziehung zum abbaubaren Teil des organischen Kohlenstoffs zu setzen. Aussagefähige Methoden zur Bestimmung des mikrobiell abbaubaren Kohlenstoffs fehlen jedoch (vgl. NEDWELL 1987). Einleitende weitergehende Untersuchungen zeigten, daß das Enzymspektrum in Sedimenten des Europäischen Nordmeeres mit zunehmender Sedimenttiefe eingeengt wurde. Während an der Sedimentoberfläche Enzyme dominierten, die auf leicht abbaubares organisches Material hindeuten, nahm mit zunehmender Sedimenttiefe der Anteil polysaccharidabbauender Enzyme zu. Dieses deutet auf einen zunehmenden Anteil von schwer abbaubarem Kohlenstoff am Gesamtkohlenstoff hin. Entsprechende Analysen zur Abbaubarkeit von organischem Material konnten aus methodischen Gründen bislang jedoch nicht durchgeführt werden. Derartige Untersuchungen sind insbesondere in pelagischen Sedimenten vielversprechend.

Zusammenfassung

Diese Arbeit beschäftigt sich mit dem mikrobiellen Abbau und der Ablagerung von organischem Material in Sedimenten der Nordsee und des Europäischen Nordmeeres. Geschwindigkeitsbegrenzender Schritt bei der mikrobiellen Oxidation von organischem Kohlenstoff ist die enzymatische Hydrolyse von höhermolekularem organischen Material. Die aus der Hydrolyse resultierenden niedermolekularen Spaltprodukte können von den Mikroorganismen aufgenommen werden und dienen teils der Respiration und teils der Biomasseproduktion. Die Abbauprozesse von organischem Material wurden insbesondere an Grenzzonen, wie Sedimentoberfläche, Redoxsprungschicht und biogenen Strukturen der Epi- und Infauna, untersucht. Generell waren diese Grenzzonen durch ausgeprägte Gradienten chemischer und physikochemischer Parameter sowie durch erhöhte mikrobielle Aktivitäten gekennzeichnet.

In Sedimenten der Nordsee steuerten saisonal und lokal variierende Umgebungsfaktoren den enzymatischen Abbau von organischem Material. Neben Temperatur und Nährstoffversorgung beeinflusste die Bioturbation der Makrofaunaorganismen wesentlich die Konzentration, den Abbau und die Ablagerung von organischem Material. In bioturbaten Sedimenten wurde eingetragenes organisches Material schnell in das Sediment eingearbeitet und überwiegend in intermediären Sedimenthorizonten modifiziert und abgebaut. Die Aktivitäten der Makrofaunaorganismen führten zu relativ homogenen Profilen von mikrobiellen Besiedlungsmustern und Abbauaktivitäten. Weitgehend unbesiedelte Sedimente wiesen hingegen stark ausgeprägte Gradienten chemischer, physikochemischer und mikrobieller Parameter auf. In diesen Sedimenten wurden insbesondere an der Redoxsprungschicht erhöhte mikrobielle Aktivitäten festgestellt.

In pelagischen Sedimenten des Europäischen Nordmeeres konnte experimentell durch einen Eintrag von organischem Material in das Sediment nachgewiesen werden, daß die Verfügbarkeit von Nährstoffen der wichtigste Steuerungsfaktor für mikrobielle Substratumsätze war. Natürlicher Detritus wurde schnell in das Sediment

eingearbeitet und induzierte mikrobielle enzymatische Abbauaktivitäten. In pelagischen Sedimenten wirkte sich der Druck nicht stimulierend auf die enzymatischen Abbauaktivitäten aus. Der Pool hydrolytischer Enzyme zeigte weder barophilen noch psychophilen Charakter.

Abbau- und Ablagerungsmuster von organischem Material wurden zudem wesentlich durch unterschiedliche benthische Besiedlungsstrukturen geprägt. Stark ausgeprägte Gradienten mikrobieller Abbauaktivitäten in Oberflächensedimenten der Jan Mayen Bruchzone waren mit dem Vorkommen von epibenthischen Foraminiferen assoziiert. In bioturbaten Sedimenten des Vøring-Plateaus konzentrierten sich mikrobielle Abbauaktivitäten vornehmlich an Infaunastrukturen. In Sedimenten am Kontinentalhang der westlichen Barentssee wurden verschiedene Abbau- und Ablagerungsmuster von organischem Material in Abhängigkeit von der Nährstoffversorgung und benthischen Besiedlung beobachtet. In Sedimenten auf dem Schelf mit einer hohen Nährstoffzufuhr kam es im Zuge der suboxischen Diagenese mit zunehmender Sedimenttiefe zu einer bevorzugten Mineralisierung von organischem Stickstoff (N-Abreicherung). Demgegenüber begrenzte in Sedimenten am Kontinentalfuß der organische Kohlenstoff die benthischen Abbauaktivitäten. Aus einer bevorzugten Mineralisierung von Kohlenstoff resultierte eine relative Anreicherung von Stickstoff gegenüber Kohlenstoff. Hingegen zeigte sich an Stationen mit hohen Akkumulationsraten am Kontinentalhang generell hinsichtlich der Zusammensetzung an organischem Kohlenstoff und Stickstoff keine Veränderung des organischen Materials in den Sedimentprofilen.

Die in den Untersuchungen aufgezeigten Beziehungen zwischen enzymatischen Abbauaktivitäten, Konzentration an organischem Material, Respiration, Bakterienzahl und Biomasseproduktion verdeutlichen die Schlüsselstellung des enzymatischen Abbaus von organischem Material. Während sich in Sedimenten des Europäischen Nordmeeres direkte Wechselbeziehungen zwischen den genannten Parametern nachweisen ließen, führten in Nordseesedimenten variierende Umgebungsparameter zu saisonal und räumlich stark variierenden Wechselbeziehungsmustern.

Summary

Microbial degradation and deposition of organic material was investigated in sediments of the North Sea and the Norwegian-Greenland Sea. The enzymatic hydrolysis of higher molecular organic material is the rate limiting step in microbial oxidation of organic carbon. The hydrolysis products are taken up by microorganisms, and are incorporated in biomass and/or are respired. Degradation and deposition patterns of organic material were especially followed at boundary layers such as the sediment surface, the redox discontinuity layer, and burrow walls of macrofauna organisms. From fine-scale analyses it could be shown that these zones were generally characterized by pronounced gradients of chemical and physicochemical parameters caused by enhanced microbial activity.

Mineralization and deposition of organic material was studied at two stations in the southern North Sea, a muddy sand station (water depth 35 m) rich in macrofauna and a sandy mud station (water depth 28 m) with low benthic colonization. In these sediments, enzymatic degradation and deposition of organic material were mainly influenced by temperature, nutrient supply, and bioturbation of macrofauna organisms. In densely colonized muddy sand sediments, organic material was quickly incorporated, modified and decomposed in intermediate sediment horizons. Fine-scale investigations revealed that local increases of enzymatic activities were associated with biogenic structures (burrow walls, infauna organisms). As the exchange of pore water and the transport of sediment particles were accelerated by bioturbation effects, relatively homogenous sediment profiles of microbial colonization and enzymatic degradation of organic material were obtained. In sandy mud sediments with low colonization, higher concentrations and decomposition rates of organic material as well as higher bacterial numbers were generally observed. In these sediments characterized by strong gradients of chemical, physicochemical, and microbial parameters, increased microbial activities were predominantly concentrated at the redox discontinuity layer. Elevated levels of enzymatic activity were

paralleled by increases in concentrations of organic material and bacterial numbers.

In the sediments of both stations, enzymatic degradation activities were increased by approximately one order of magnitude in autumn (August and October 1989) compared to values observed during winter and spring when the metabolism of the microorganisms was obviously reduced. A shift in the C/N ratio to lower values in August 1989 indicated a change in the quality of the organic material, coinciding with increased chlorophyll values, possibly reflecting a previous input of freshly produced material.

In pelagic sediments of the Norwegian-Greenland Sea the availability of nutrients was the main factor controlling microbial activities. Results from a ship-board experiment revealed that benthic microorganisms immediately reacted to an input of organic material. The pool of hydrolytic enzymes was not characterized by barophilic and/or psychrophilic responses.

Concentration, degradation and deposition of organic material were essentially influenced by benthic communities varying with water depth, particle transport and sediment characteristics. In sediments of the Jan Mayen Fracture Zone pronounced gradients of enzymatic degradation activities coincided with the occurrence of epibenthic agglutinated foraminiferans. Analyses of individual foraminiferans indicated that extremely high values of enzymatic activity were associated with active foraminiferans. In sediments of the Vøring-Plateau increased enzymatic activities were associated with infauna organisms (e.g. enteropneusts, echiurids, anthozoans, polychaetes). Inner burrow walls of macrofauna organisms revealed enzymatic activities approximately 2 to 4 times higher than that of the surrounding sediment. Of special interest was a sediment profile on the continental slope of the western Barents Sea covering water depths between 376 and 2528 m. On the continental shelf (water depth 376 m) with high nutrient supply and rich epi- and infauna, the organic material was incompletely decomposed (suboxic diagenesis). The increase of the C/N ratio in

the sediment profiles was due to a preferential mineralization of nitrogen over carbon. The relatively high C/N values point to the input of terrestrial material. Degradation activities in sediments located on the foot of the continental slope (water depth 2528 m) colonized with epibenthic foraminiferans were limited by the concentration of available organic carbon (low sedimentation rates). In these sediments, organic carbon was preferentially degraded over nitrogen thus leading to a decrease in the C/N-ratio with depth. Sediments with extremely high accumulation rates on the continental slope (water depths between 1300 and 1752 m) colonized with suspension feeders showed only very small variations in concentrations of organic carbon and nitrogen. The constant C/N value - similar to the Redfield ratio - revealed that the sedimented organic material is quickly buried and well preserved.

Relationships between enzymatic degradation and concentration of organic material, respiration, bacterial numbers as well as biomass production demonstrated the central role of the enzymatic hydrolysis in the decomposition of organic material. Whereas in sediments of the Norwegian-Greenland Sea direct relationships existed between these parameters, in sediments of the North Sea variations of environmental conditions led to seasonally and spatially varying patterns of relationships. For a better understanding of the relationships between enzymatic activity and other microbial parameters, analyses of the spectrum of hydrolytic enzymes and a more detailed characterization of the sedimented organic material are urgently required in further investigations. Preliminary experiments in sediments of the Norwegian-Greenland Sea revealed that variations in the quality of organic material were reflected by variations in the spectrum of natural enzymes.

LITERATUR

- Aller, R.C. (1982). The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and overlying water. In P.L. McCall and M.J.S. Tevesz: *Animal Sediment Relations*, 53-102, Plenum Press, New York.
- Aller, R.C. (1988). Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments. I. The role of burrow structures. In T.H. Blackburn and J. Sørensen: *Nitrogen Cycling in Coastal Marine Environments*, pp. 301-338, John Wiley and Sons, Chichester.
- Aller, J.Y. and R.C. Aller (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: 755-790.
- Aller, R.C. and P.D. Rude (1988). Complete oxidation of solid phase sulfides by manganese and bacteria in anoxic marine sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 52: 751-765.
- Aller, R.C. and J.Y. Yingst (1978). Biogeochemistry of tubedwellings: a study of the sedentary polychaete *Amphitrite ornata* (Leidy). *J. Mar. Res.* 36: 201-254.
- Aller, R.C. and J.Y. Yingst (1985). Effects of the marine deposit-feeders *Heteromastus filiformis* (Polychaeta), *Macoma balthica* (Bivalvia) on averaged sedimentary solute transport, reaction rates, and microbial distributions. *J. Mar. Res.* 43: 615-645.
- Alongi, D.M. (1985). Microbes, meiofauna, and bacterial productivity on tubes constructed by the polychaete *Capitella capitata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23: 207-208.
- Andersen, F.O. and E. Kristensen (1988). The influence of macrofauna on estuarine benthic community metabolism - A microcosm study. *Mar. Biol.* 99: 591-603.
- Angelis de, M.A., Baross, J.A. and M.D. Lilley (1991). Enhanced microbial methane oxidation in water from a deep-sea hydrothermal vent field at simulated *in situ* hydrostatic pressures. *Limnol. Oceanogr.* 36: 565-570.
- Balzer, W. (1989). *Chemische Reaktionen und Transportprozesse in oberflächennahen Sedimenten borealer und polarer Meeresgebiete*. Habilitationsschrift, Universität Kiel.
- Barnett, P.R.O., Watson, J. and D. Conelly (1984). A multiple corer for taking virtually undisturbed samples from shelf, bathyal and abyssal sediments. *Oceanol. Acta* 7: 339-409.
- Berner, R. A. (1980). *Early Diagenesis. A theoretical approach*. Princeton University Press, Princeton, New York.

- Bernhard, J.M. (1988). Postmortem vital staining in benthic foraminifera: Duration and importance in population studies. *J. Foraminif. Res.* 18: 143-146.
- Blackburn, T.H. (1987). Microbial food webs in sediments. In M.A. Sleigh: *Microbes in the Sea*, pp. 39-58, John Wiley and Sons, Chichester.
- Bruns, R. (1991). Modellierung der Umsetzung von Stickstoffverbindungen in Sedimenten des Bodensees. Diplomarbeit, Universität Konstanz.
- Burns, R.G. (1978). Enzyme activity in soil: some theoretical and practical considerations. In R.G. Burns: *Soil Enzymes*, pp. 295-340, Academic Press, New York.
- Cahet, G.C., R. Daumas and M. Sibuet (1990). *In situ* experimentation at the water/sediment interface in the deep sea: 2. Bio-transformation of dissolved organic substrates by microbial communities at 2000 m depth in the Bay of Biscay. *Prog. Oceanog.* 24: 169-178.
- Cammen, L.M. (1991). Annual bacterial production in relation to benthic microalgal production and sediment oxygen uptake in an intertidal sandflat and an intertidal mudflat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 71: 13-25.
- Canfield, D.E. (1989). Reactive iron in marine sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 53: 619-632.
- Chastian, R.A. and A.A. Yayanos (1991). Ultrastructural changes in an obligatively barophilic marine bacterium after decompression. *Appl. Environ. Microbiol.* 57: 1489-1497.
- Craven, D.B., R.A. Jahnke and A.F. Carlucci (1986). Fine-scale vertical distributions of microbial biomass and activity in California Borderland sediments. *Deep-Sea Res.* 33: 379-390.
- Deming, J.W. (1985). Bacterial growth in deep-sea sediment trap and boxcore samples. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25: 305-312.
- Delille, D., Laurence, G.D. and G. Cahet (1990). Temporal variations of benthic bacterial microflora on the northwestern Mediterranean continental shelf and slope. *Mar. Ecol.* 11: 105-115.
- Deming, J.W. (1986). Ecological strategies of barophilic bacteria in the deep ocean. *Microbiol. Sciences* 3: 205-211.
- Deming, J.W. and R.R. Colwell (1985). Observations of barophilic microbial activity in samples of sediment and intercepted particulates from the Demerara Abyssal Plain. *Appl. Environ. Microbiol.* 50: 1002-1006.

- Dobbs, F.C. and J.B. Guckert (1988 a). Microbial food resources of the macrofaunal-deposit feeder *Ptychodera bahamensis* (Hemichordata: Enteropneusta).
Mar. Ecol. Prog. Ser. 45: 127-136.
- Dobbs, F.C. and J.B. Guckert (1988 b). *Callianassa trilobata* (Crustacea: Thalassinidea) influences abundance of meiofauna and biomass, composition, and physiologic state of microbial communities within its burrow.
Mar. Ecol. Prog. Ser. 45: 69-79.
- Emerson, S., Fischer, K., Reimers, C. and D. Heggie (1985). Organic carbon dynamics and preservation in deep-sea sediments. *Deep-Sea Res.* 32: 1-21.
- Faubel, A. and L.-A. Meyer-Reil (1983). Measurement of enzymatic activity of meiobenthic organisms: methodology and ecological application. *Cah. Biol. Mar.* 24: 35-49.
- Forster, S. (1991). Die Bedeutung biogener Strukturen für den Sauerstofffluß im Sediment. Dissertation, Universität Kiel.
- Froelich, P.N. (1979). Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic: Suboxic diagenesis. *Geochim. Cosmochim. Acta*: 43: 1075-1090.
- Fuhrman, J.A. and F. Azam (1982). Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: evaluation and field results.
Mar. Biol. 66: 109-120.
- Gast, V. and K. Gocke (1988). Vertical distribution of number, biomass and size-class spectrum of bacteria in relation to oxic/anoxic conditions in the Central Baltic Sea.
Mar. Ecol. Prog. Ser. 45: 179-186.
- Gerlach, S.A., Hahn, A.E. and M. Schrage (1985). Size spectra of benthic biomass and metabolism.
Mar. Ecol. Prog. Ser. 26: 161-173.
- Gooday, A.J. (1988). A response by benthic foraminifera to the deposition of phytodetritus in the deep sea.
Nature 332: 70-73.
- Gooday, A.J. and P.J.D. Lambshead (1989). Influence of seasonally deposited phytodetritus on benthic foraminiferal populations in the bathyal northeast Atlantic: the species response.
Mar. Ecol. Prog. Ser. 58: 53-67.
- Gradl, T. 1974. Enzymatische *in situ* Messungen (Neue Meßmethoden für Meerwasser und Sediment). *Kieler Meeresforsch.* 30: 1-11.
- Graf, G. (1989). Benthic-pelagic coupling in a deep-sea benthic community. *Nature* 341: 437-439.

- Graf, G., Schulz, R., Peinert, R. and L.-A. Meyer-Reil (1983). Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow-water station in the Western Kiel Bight I. Analysis of processes on a community level. *Mar. Biol.* 77: 235-246.
- Grasshoff, K., Ehrhardt, M. und K. Kremling (1984). *Methods of Seawater Analysis*. Verlag Chemie, Weinheim.
- Guerzoni, S. and G. Rovatti (1987). Organic matter composition in coastal marine sediments from different depositional areas, Italy. *Sci. Tot. Environm.* 62: 477-479.
- Guilbault, G.G. and D.N. Kramer (1964). Fluorometric determination of lipase, acylase, alpha- and gamma- chymotrypsin and inhibitors of these enzymes. *Anal. Chem.* 36: 409-412.
- Gundersen, J.K. and B.B. Jørgensen (1990). Microstructure of diffusive boundary layers and the oxygen uptake of the sea floor. *Nature* 345: 604-607.
- Harrison, M.J., Wright, R.T. and R.Y. Morita (1971). Method for measuring mineralization in lake sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 21: 698-702.
- Hartog den, J.C. (1977). Descriptions of two new Ceriantharia from the Caribbean region, *Pachycerianthus curacaoensis* n.sp. and *Arachnanthus nocturnus* n.sp. with a discussion of the cnidom and of the classification of the Ceriantharia. *Zoologische Mededelingen* 51: 211-248.
- Heeger, T. (1990). Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Ernährungsbiologie benthischer Foraminiferen. Dissertation, Universität Kiel.
- Helmke, E. and H. Weyland (1986). Effect of hydrostatic pressure and temperature on the activity and synthesis of chitinases of Antarctic Ocean bacteria. *Mar. Biol.* 91: 1-7.
- Henrichs, S.M. and J.W. Farrington (1987). Early diagenesis of amino acids and organic matter in two coastal marine sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 51: 1-15.
- Hines, M.E. and G.E. Jones (1985). Microbial biogeochemistry and bioturbation in the sediments of Great Bay, New Hampshire. *Est. Coast. Shelf Sci.* 20: 729-742.
- Hines, M.E., Bazylinski, D.A., Tugel, J.B. and W.B. Lyons (1991). Anaerobic microbial biogeochemistry in sediments from two basins in the Gulf of Maine: evidence for iron and manganese reduction. *Est. Coast. Shelf Sci.* 32: 313-324.
- Hoppe, H.-G. (1991). Microbial extracellular enzyme activity: a new key parameter in aquatic ecology. In R.J. Chrost: *Microbial Enzymes in Aquatic Environments*, pp. 60-83, Springer Verlag, New York.

- Hüttel, M. (1988). Zur Bedeutung der Macrofauna für die Nährsalzprofile im Wattsediment. Dissertation, Universität Kiel.
- Ingall, E.D. and P. van Cappelen (1990). Relation between sedimentation rate and burial of organic phosphorus and organic carbon in marine sediments. *Geochim. Cosmochim.* 54: 373-386.
- Jahnke, R.A., S.R. Emerson, C.E. Reimers, J. Schuffert, K. Ruttenberg and D. Archer (1989). Benthic recycling of biogenic debris in the eastern tropical Atlantic Ocean. *Geochim. Cosmochim. Acta* 53: 2947-2960.
- Jong de, S.A., Hofman, P.A.G. and A.J.J. Sandee (1988). Construction and calibration of a rapidly responding pH mini-electrode: application to intertidal sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45: 187-192.
- Jørgensen, B.B. (1977). Bacterial sulfate reduction within reduced microniches of oxidized marine sediments. *Mar. Biol.* 41: 7-17.
- Kähler, P. (1990). Denitrifikation in marinen Küstensedimenten (Kieler Bucht, Ostsee). *Berichte Inst. für Meereskunde Kiel*, Nr. 199.
- Karl, D.M. (1982). Microbial transformations of organic matter at oceanic interfaces: a review and prospectus. *EOS* 63: 138-140.
- Karlson, P. (1984). Kurzes Lehrbuch der Biochemie für Mediziner und Naturwissenschaftler. Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York.
- King, G.M. (1986). Characterization of β -glucosidase activity in intertidal marine sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 51: 373-380.
- Kirchman, D.L., Murray, R.E. and R.E. Hodson (1986). Rates of DNA and protein synthesis by heterotrophic bacteria in aquatic environments: A comparison between the thymidine and leucine approaches. *Proc. IV ISME*: 631-637.
- Kitlar, J. (1991). Der Einfluß der Bioturbation auf den Transport gelöster Stoffe im Porenwasser. Dissertation, Universität Kiel.
- Köster, M., Charfreitag, O. and L.-A. Meyer-Reil (1991). Availability of nutrients to a deep-sea benthic microbial community: results from a ship-board experiment. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* 8: 127-138.
- Krambeck, C. (1984). Diurnal responses of microbial activity and biomass in aquatic ecosystems. In M.J. Klug and C.A. Reddy: *Current Perspectives in Microbial Ecology*, pp. 502-508, American Society for Microbiology, Washington.

- Krambeck, C., Krambeck, H.J. and J. Overbeck (1981). Microcomputer assisted biomass determination of plankton bacteria on scanning electron micrographs. *Appl. Environ. Microbiol.* 42: 142-149.
- Kristensen, E. (1988). Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments: microbial activities and fluxes. In T.H. Blackburn and J. Sørensen: *Nitrogen Cycling in Coastal Marine Sediments*, pp. 275-299, John Wiley and Sons, Chichester.
- Kristensen, E. and T.H. Blackburn (1987). The fate of organic carbon and nitrogen in experimental marine sediment systems: influence of bioturbation and anoxia. *J. Mar. Res.* 45: 231-257.
- Krost, P. (1990). Der Einfluß der Grundschieppnetzfisherei auf Nährsalz-Freisetzung aus dem Sediment und Makrofauna der Kieler Bucht (Westl. Ostsee). *Berichte Inst. für Meereskunde Kiel*, Nr. 200.
- Linke, P. (1989). Lebendbeobachtungen und Untersuchungen des Energiestoffwechsels benthischer Foraminiferen aus dem Europäischen Nordmeer. *Ber. Sonderforschungsbereich 313*, Nr. 18, Universität Kiel.
- Linke, P. (1991). Metabolic adaptations of deep-sea benthic foraminifera to seasonally varying food input. *in press*.
- Lochte, K. and C.M. Turley (1988). Bacteria and cyanobacteria associated with phytodetritus in the deep-sea. *Nature* 333: 67-69.
- Lovley, D.R. and E.J.P. Phillips (1986 a). Availability of ferric iron for microbial reduction in bottom sediments of the freshwater tidal Potomac River. *Appl. Environ. Microbiol.* 52: 751-757.
- Lovley, D.R. and E.J.P. Phillips (1986 b). Organic matter mineralization with reduction of ferric iron in anaerobic sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 51: 683-689.
- Lovley, D.R. and E.J.P. Phillips (1987). Rapid assay for microbially reducible ferric iron in aquatic sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 53: 1536-1540.
- Lutze, G.F. (1964). Zum Färben rezenter Foraminiferen. *Meyniana* 14: 43-47.
- Lyle, M. (1983). The brown-green color transition in marine sediments: a marker of the Fe(III)-Fe(II) redox boundary. *Limnol. Oceanogr.* 28: 1026-1033.
- Malcolm, R.E. (1983). Assessment of phosphatase activity in soils. *Soil Biol. Biochem.* 15: 403-408.

- Marmur, J. (1961). A procedure for the isolation of desoxyribonucleic acid from microorganisms. *J. Mol. Biol.* 3: 208 - 218.
- Mayer, L.M. (1989). Extracellular proteolytic enzyme activity in sediments of an intertidal mudflat. *Limnol. Oceanogr.* 34: 973-981.
- McCall, P.L. and M.J.S. Tevesz (1982). *Animal-Sediment Relations*. Plenum Press, New York.
- McDonough, J. (1961). A procedure for the isolation of desoxyribonucleic acid from microorganisms. *J. Mol. Biol.* 3: 208-218.
- Medzon, E.L. and M.L. Brady (1969). Direct measurement of acetyl-esterase in living protist cells. *J. Bacteriol* 97: 402-415.
- Meyer-Reil, L.-A. (1981). Enzymatic decomposition of proteins and carbohydrates in marine sediments: methodology and field observations during spring. *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* 5: 311-317.
- Meyer-Reil, L.-A. (1983). Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow-water station in the Western Kiel Bight. II. Analysis of benthic bacterial populations. *Mar. Biol.* 77: 247-256.
- Meyer-Reil, L.-A. (1984). Seasonal variations in bacterial biomass and decomposition of particulate organic material in marine sediments. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 19: 201-206.
- Meyer-Reil, L.-A. (1986). Measurement of hydrolytic activity and incorporation of dissolved organic substrates by microorganisms in marine sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 31: 143-149.
- Meyer-Reil, L.-A. (1987 a). Seasonal and spatial distribution of extracellular enzymatic activities and microbial incorporation of dissolved organic substrates in marine sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 53: 1748-1755.
- Meyer-Reil, L.-A. (1987 b). *Bakterien in der Kieler Bucht: Zahl, Biomasse und Abbau von organischem Material*. Habilitationsschrift, Universität Kiel.
- Meyer-Reil, L.-A. (1991). Ecological aspects of enzymatic activity in marine sediments. In R.J. Chrost: *Microbial Enzymes in Aquatic Environments*, pp. 84-95, Springer Verlag, New York.
- Meyer-Reil, L.-A. and O. Charfreitag (1991). Observations on the microbial incorporation of thymidine and leucine in marine sediments. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* 8: 117-120.

- Meyer-Reil, L.-A. and G. Graf (1986). Seasonal development of bacterial communities in a coastal marine sediment as related to the input of organic material. *IFREMER, Actes de Colloques* 3: 55-59.
- Meyer-Reil, L.-A. and M. Köster (1991). Fine-scale distribution of hydrolytic activity associated with foraminiferans and bacteria in deep-sea sediments of the Norwegian-Greenland Sea. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* 8: 121-126.
- Meyer-Reil, L.-A. and M. Köster (1992). Microbial life in pelagic sediments: the impact of environmental parameters on the enzymatic degradation of organic material. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, in press.
- Meyers, M.B., Fossing, H. and E.N. Powell (1987). Microdistribution of interstitial meiofauna, oxygen and sulfide gradients, and the tubes of macro-infauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 35: 223-241.
- Moriarty, D.J.M. and P.C. Pollard (1981). DNA synthesis as a measure of bacterial productivity in seagrass sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 5: 151-156.
- Morita, R.Y. (1979 a). Current status of the microbiology of the deep-sea. *Ambio Special Report* 6: 33-36.
- Morita, R.Y. (1979 b). Deep-sea microbial energetics. *Sarsia* 64: 1-12.
- Morita, R.Y. (1982). Starvation-survival of heterotrophs in the marine environment. In K.C. Marshall: *Advances in Microbial Ecology*. pp 171-198, Plenum Press, New York.
- Müller, P.J. (1977). C/N ratios in Pacific deep-sea sediments: Effects of inorganic ammonium and organic nitrogen compounds by clays. *Geochim. Cosmochim.* 41: 765-776.
- Murray, J.W. and K.M. Kuivila (1990). Organic matter diagenesis in the northeast Pacific: transition from aerobic red clay to suboxic hemipelagic sediments. *Deep-Sea Res.* 37: 59-80.
- Nedwell, D.B. (1987). Distribution and pool sizes of microbially available carbon in sediment measured by a microbiological assay. *FEMS Microbiol. Ecol.* 47-52.
- Parsons, T.R., Takahashi and B. Hargrave (1977). *Biological Oceanographic Processes*, Pergamon Press, Oxford.
- Pearson, T.H. and S.O. Stanley (1979). Comparative measurement of the redox potential as a rapid means of assessing the effect of organic pollution. *Mar. Ecol.* 53: 371-379.
- Penzlin, H. (1980). *Lehrbuch der Tierphysiologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

- Pollard, P.C. and D.J.W. Moriarty (1984). Validity of the tritiated thymidine method for estimating bacterial growth rates: measurements of isotope dilution during DNA synthesis. *Appl. Environ. Microbiol.* 48: 1076-1083.
- Reichardt, W. (1986 a). Enzymatic potential for decomposition of detrital biopolymers in sediments from Kiel Bay. *Ophelia* 26: 369-384.
- Reichardt, W. (1986 b). Polychaete tube walls as zoned microhabitats for marine bacteria. *IFREMER, Actes de Colloques* 3: 415-425.
- Reichardt, W. (1988 a). Measurement of enzymatic solubilization of P.O.M. in marine sediments by using dye release-techniques. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 31: 353-363.
- Reichardt, W. (1988 b). Impact of bioturbation by *Arenicola marina* on microbiological parameters in intertidal sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44: 149-158.
- Reimers, C.E. (1987). An *in situ* microprofiling instrument for measuring interfacial pore water gradients: methods and oxygen from the North Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.* 34: 2019-2035.
- Reise, K. (1987). Spatial niches and long-term performance in meiobenthic Plathelminthes of an intertidal lugworm flat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 6: 329-333.
- Revsbech, N.P. and B.B. Jørgensen (1986). Microelectrodes: their use in microbial ecology. *Advances in Microbial Ecology* 9: 293-352.
- Rice, D.L. (1982). The detritus nitrogen problem: new observations and perspectives from organic geochemistry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9: 153-162.
- Romero-Wetzel, M.B. (1987). Sipunculans as inhabitants of very deep, narrow burrows in deep-sea sediments. *Mar. Biol.* 96: 87-91.
- Romero-Wetzel, M.B. (1989 a). Branched burrow-systems of the enteropneust *Stereobalanus canadensis* (Spengel) in deep-sea sediments of the Vøring-Plateau, Norwegian Sea. *Sarsia* 74: 85-89.
- Romero-Wetzel, M.B. (1989 b). Struktur und Bioturbation des Makrobenthos auf dem Vøring-Plateau (Norwegische See). *Ber. Sonderforschungsbereich 313, Nr. 13, Universität Kiel.*
- Rowe, G.T. and J.W. Deming (1985). The role of bacteria in the turnover of organic carbon in deep-sea sediments. *J. Mar. Res.* 43: 925-950.

- Rublee, P.A. and B.E. Dornseif (1978). Direct counts of bacteria in the sediments of a North Carolina salt marsh. *Estuaries* 1: 188-191.
- Schnürer, J. and T. Rosswall (1982). Fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of total microbial activity in soil and litter. *Appl. Environ. Microbiol.* 43: 1256-1261.
- Schwinghamer, P. (1981). Characteristic size distributions of integral benthic communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1255-1263.
- Servais, P., Martinez, J., Billen, G. and J. Vives-Rego (1987). Determining [³H]Thymidine incorporation into bacterioplankton DNA: improvement of the method by DNase treatment. *Appl. Environ. Microbiol.* 53: 1977-1979.
- Sibuet, M., Floury, L., Alayse-Danet, A., Echardour, A., Le Moign, T. and R. Perron (1990). *In-situ* experimentation at the water-sediment interface in the deep-sea: 1) Submersible experimental instrumentation developed for sampling and incubation. *Prog. Oceanogr.* 24: 161-167.
- Stainton, M.P. (1973). A syringe gas-stripping procedure for gas-chromatographic determinations of dissolved inorganic and organic carbon in fresh water and carbonates in sediments. *J. Fish. Res. Board Can.* 30: 1441-1445.
- Sørensen, J. and B.B. Jørgensen (1987). Early diagenesis in sediments from Danish coastal waters: microbial activity and Mn-Fe-S geochemistry. *Geochim. Cosmochim. Acta* 51: 1583-1590.
- Teucher, M.W. (1991). Luminophoren und ein neues Bildauswertesystem zur Darstellung des bioturbaten Partikeltransports in marinen Sedimenten. Dissertation, Universität Kiel.
- Thies, A. (1991). Die Benthosforaminiferen im Europäischen Nordmeer. Dissertation, Universität Kiel.
- Thorn, P.M. and R.M. Ventullo (1988). Measurement of bacterial growth rates in subsurface sediments using the incorporation of tritiated thymidine into DNA. *Microb. Ecol.* 16: 3-16.
- Tiffon, Y. (1975). Hydrolases in the ectoderm of *Cerianthus lloydii* Gosse, *Cerianthus membranaceus* Spallanzani and *Metridium senile* (L.): demonstration of extracellular and extracorporeal digestion. *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.* 18: 243-254.
- Verardo, D.J., Froelich, P.N. and A. McIntyre (1990). Determination of organic carbon and nitrogen in marine sediments using the Carlo Erba NA-1500 analyzer. *Deep-Sea Res.* 37: 157-165.

Wilson, T.R.S., Thomson, J., Colley, S., Hydes, D.J. and N.C. Higgs (1985). Early diagenesis: the significance of progressive subsurface oxidation fronts in pelagic sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 49: 811-822.