

# Mikroorganismen des Meeres – Katalysatoren globaler Stoffkreisläufe

Friedrich Widdel\*

\* Widdel, Friedrich, Prof. Dr., Max-Planck-Institut für Marine Mikrobiologie, Celsiusstraße 1, D-28359 Bremen.

## Zusammenfassung

Das Meer beherbergt in seinen diversen Lebensräumen große Artenvielfalten von Mikroorganismen, die dort maßgeblich für die biologischen Synthese- und Abbauleistungen und damit auch für global bedeutende Stoffkreisläufe chemischer Elemente verantwortlich sind. Die mikrobielle Umsetzung vieler Kohlenstoff-, Stickstoff- und Schwefelverbindungen beinhaltet biochemische Mechanismen und Strategien der Anpassung, die unter höheren Organismen nicht vorkommen. Im offenen Ozean bewerkstelligen Mikroorganismen nicht nur einen Großteil der photosynthetischen Primärproduktion, sondern auch die Mineralisierung (das Recycling) organischen Kohlenstoffs. Eine andere mikrobielle Lebewelt findet sich in den Sedimenten der Kontinentalränder, welche durch hohe Einträge organischer Substanzen, Sauerstoffzehrung und anaerobe Umsetzungen gekoppelt mit Reaktionen von Schwefelmineralien geprägt sind. In tiefen Sedimenten ist die Bildung und Ansammlung von Methan von globaler Bedeutung. Methan, aber auch höhere Kohlenwasserstoffe (Erdölkohlenwasserstoffe) aus geochemischen Umwandlungsreaktionen alter begrabener Biomasse können beim Wandern in obere Sedimentbereiche und im Kontakt mit dem Meerwasser durch anaerobe und aerobe Mikroorganismen abgebaut werden. Die dichtesten Populationen freilebender ebenso wie symbiontischer Mikroorganismen finden sich im Meer an Austrittsstellen (Quellen) von Schwefelwasserstoff und Methan.

## Summary

The diverse habitats of the ocean harbor a large variety of microorganisms. These are responsible for the main part of the biosynthetic and biodegradative processes and hence have a significant impact on globally important element cycles. The microbial transformation of many carbon, nitrogen and sulfur compounds includes biochemical mechanisms and strategies of adaptation which do not exist among higher organisms. In the open ocean, the main part of the primary production as well as the mineralization (recycling) of organic carbon is due to the activity of microorganisms. Sediments of continental margins represent another type of microbial world which is characterized by a high input of organic substances, by oxygen depletion and by anaerobic processes coupled with transformation reactions of sulfur minerals. In deep sediments, the formation and accumulation of methane is a globally important processes. Upon migration towards the sediment surface and in contact with sea water, methane and also higher hydrocarbons (petroleum hydrocarbons) from geochemical transformation of old buried biomass may be oxidized by anaerobic as well as by aerobic microorganisms. The highest densities of microbial populations in the oceans occur at hydrogen sulfide and methane seeps.

## 1. Einführung

Das Meer bedeckt 71% ( $361 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ ) der Erdoberfläche ( $510 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ ), mehr als zweimal soviel wie das Festland. Vergleicht man die Volumina beider Lebensräume, erscheinen die Dimensionen des Meeres im Vergleich zum Festland noch gewaltiger. Bei einer mittleren Tiefe der Ozeane von 3,80 km (Garrison 1990) stehen in diesen somit  $1370 \text{ Mio km}^3$

potenziell als Lebensraum zur Verfügung. Das ist ungefähr das 1000-Fache des terrestrischen Lebensraumes, sofern man hier - etwas willkürlich und wahrscheinlich sehr großzügig geschätzt - eine durchschnittliche "Dicke" von 10 m annimmt. Das Meer ist jedoch in noch weiteren Bereichen als das Land ausgesprochen dünn besiedelt und übertrifft in seiner biologischen Produktivität keineswegs den terrestrischen Lebensraum. Die geschätzte pro Jahr aus CO<sub>2</sub> in organische Substanz überführte Menge an Kohlenstoff (hier als Element C gerechnet) beträgt an Land  $50 - 60 \cdot 10^9$  und in den Meeren  $40 - 50 \cdot 10^9$  t (Bolin 1983, Davenport und Neuer 1999). Den dünn besiedelten Gebieten stehen unterschiedliche Typen dicht besiedelter Habitate mit hoher Produktivität gegenüber, wie z.B. Küstenzonen, Korallenriffe oder Hydrothermalquellen. Somit sind die Lebensbereiche im Meer nicht nur im Hinblick auf Besiedlungsdichten, sondern auch auf die Lebensbedingungen sehr vielfältig. Ebenso wie höhere Organismen sind auch Mikroorganismen an diese Lebensräume angepaßt und dort in oft spezifisch angepaßten Artenvielfalten vertreten. Nur kommen Anpassungen und Artenreichtum in der Mikroorganismenwelt im Vergleich zur Tier- und Pflanzenwelt nur in sehr bescheidenem Umfange als Formenvielfalt zum Ausdruck; die Vielfalt der Mikroorganismen tritt uns vielmehr als ein Reichtum an "biokatalytischen" Fähigkeiten entgegen, die sich in diesem Umfange nicht in höheren Organismen finden. Die biokatalytischen Fähigkeiten der Mikroorganismen steuern die Umsetzungen chemischer Elemente oder ihrer Verbindungen in allen marinen Habitaten und somit auch auf globaler Ebene.

Im Folgenden seien, mehr exemplarisch als umfassend, Lebensbereiche und Fähigkeiten mariner Mikroorganismen und damit auch einige Forschungsfelder mariner Mikrobiologie aufgezeigt (Abb. 1). In der Forschung unseres Instituts gilt das Hauptinteresse marinen Sedimenten, weshalb auf diesen in der vorliegenden Darstellung das Schwergewicht liegt.

## 2. Mikroorganismen im freien Ozeanwasser

Die im freien Ozeanwasser ablaufenden Prozesse entsprechen im Prinzip denen im freien Süßwasser (Schink 2001). In der photischen Zone findet über das Phytoplankton durch Nutzung des Sonnenlichts als Energiequelle die Primärproduktion organischer Substanz aus Kohlendioxid und Wasser unter Bildung von Sauerstoff statt; daran schließt sich die Nahrungskette des Zooplanktons unter Verbrauch von Sauerstoff an (Abb. 2). Die wachsende Aufmerksamkeit gegenüber den kleinsten Organismen des Phytoplanktons, dem Picophytoplankton, hat während der letzten zehn Jahre zu der Erkenntnis geführt, daß photosynthetische Prokaryonten, die zu den Cyanobakterien gehörenden Gattungen *Prochlorococcus* und *Synechococcus*, wahrscheinlich den Hauptteil der Photosynthese im Meer bewerkstelligen (Campbell et al. 1994 & 1997, Charpy and Blanchot 1998). Von Bedeutung ist die Frage, durch welche Faktoren die photosynthetische Primärproduktion kontrolliert, d.h. begrenzt wird. An CO<sub>2</sub> und Licht herrscht im oberen Wasserbereich kein Mangel. Lange Zeit wurde angenommen, gebundener Stickstoff oder teils auch Phosphat seien die begrenzenden Faktoren; tatsächlich sind diese Mineralien im Ozeanwasser nur in Spurenkonzentrationen vorhanden. Neuere Untersuchungen deuten jedoch darauf hin, daß vielerorts Eisen der begrenzende Faktor ist (Boyd et al. 2000). Derzeit erfährt man sogar von Erwägungen, über großflächige Düngungen mit Eisen die Primärproduktion im Ozean zu steigern und damit vermehrt CO<sub>2</sub> aus der Atmosphäre in Form absinkender Biomasse in tiefere Wasserbereiche zu transportieren, um dem Treibhauseffekt entgegenzuwirken (Traufetter 2000).

Während der photosynthetischen Primärproduktion und im Verlauf der Nahrungskette werden nicht nur partikuläre organische Substanzen (Zellmasse und extrazelluläre Polymere) gebildet, sondern auch lösliche organische Verbindungen (Exudate, Lyseprodukte,

Hydrolyseprodukte) ins Wasser abgegeben. Allerdings umfaßt dieser sogenannte lösliche organische Kohlenstoff (dissolved organic carbon, DOC) alle Übergänge von Verbindungen niedriger Molekularmasse (z.B. Aminosäuren) bis hin zu hochmolekularen Polymeren, die hydratisiert in Form stark verdünnter Gele vorliegen (Azam et al. 1993). Die Konzentration dieses gelösten organischen Kohlenstoffs (bezogen auf C) im Bereich um 1 mg oder weniger pro Liter (Kirchman et al. 1991; Williams 1995) in großen Teilen der Weltmeere ist sehr niedrig, summiert sich jedoch über die Weltmeere zu immerhin ca.  $10^{12}$  Tonnen auf (Bolin 1983, Davenport und Neuer 1999); das ist wahrscheinlich einige hundertmal mehr als die Menge des Kohlenstoffs in allen Lebewesen der Ozeane zusammen, von Bakterien bis zu Walen. Die Menge an gelösten organischen Verbindung wäre noch weit höher und hätte das Wasser schon längst in eine konzentrierte organische Brühe verwandelt, sorgten nicht ständig Bakterien diverser, größtenteils noch nicht identifizierter Arten für den Abbau, also die Mineralisierung (Remineralisierung) dieser Verbindungen. Anders als Eukaryonten, die auf partikuläre Nahrung angewiesen sind, nehmen Prokaryonten gelöste Verbindungen auf, die entweder aus der Umgebung oder aus dem hydrolytischen Abbau von Polymeren durch eigene Exoenzyme stammen. Damit haben Prokaryonten eine spezifische und ganz andere Funktion als höhere Organismen in der Nahrungskette. Auf diese Weise wird gelöster, den höheren Organismen nicht zugänglicher organischer Kohlenstoff teils zu  $\text{CO}_2$  oxidiert und teils wieder in partikuläre Substanz (die bakterielle Zellmasse) überführt. Diese dient Protozoen und anderen Kleinstlebewesen des Zooplanktons als Nahrung, so daß gelöste organische Substanz durch bakterielle Aktivität wieder in die Nahrungskette zurückgeführt wird. Dieses für die Lebensprozesse im Meer (ebenso wie im Süßwasser; Schink 2001) so wichtige Recycling ist als "microbial loop" in die Literatur eingegangen (Pomeroy 1974, Azam et al. 1993, Azam 1998).

Zwar wurden bereits wichtige Einblicke in grundlegende Prinzipien summarischer mikrobieller Prozesse wie die des "microbial loop" erzielt, und bestimmte Arten des marinen Bakterioplanktons konnten, zumeist über Zählreihen, isoliert werden. Dennoch sind die Vielfalt und physiologischen Eigenschaften der meisten beteiligten Arten noch weitgehend unbekannt (Amann 2001). Viele der häufig vorkommenden Arten lassen sich nicht in den üblichen Medien kultivieren, was seine Ursache in den noch weitgehend unbekanntem Wachstumsansprüchen hat. Das Wachstum etlicher Arten wird wahrscheinlich durch die hohen Nährstoffkonzentrationen der traditionell verwendeten Kultivierungsmedien gehemmt, denn die Freiwasserbakterien sind, entweder im momentanen Zustand oder sogar obligat, an extrem niedrige Konzentrationen, also an ständige "Hungerbedingungen", angepaßt (fakultativ oder obligat oligocarophil). Erst vor einigen Jahren gelang die Isolierung und genaue physiologische Untersuchung einer häufigen, bei sehr niedrigen Nährstoffkonzentrationen im Meerwasser lebenden Bakterienart (Schut et al. 1993). Wesentliche Fortschritte bei der Erkennung und Identifizierung wichtiger Bakteriengruppen des freien Ozeanwassers werden von der Anwendung molekularbiologischer Techniken erwartet (Amann 2001). Ein in diesem Zusammenhang bemerkenswerter Befund ist der Nachweis von Archaeen (Archäobakterien) im freien Wasser (DeLong et al. 1999, Karner et al. 2001), zu deren Lebensweise im Ökosystem erst wenige Hinweise vorliegen (Ouverney & Fuhrmann 2000). Für die bisher bekannten typischen Fähigkeiten von Archaeen (Stetter 2001) wie Gärungen oder die Umsetzung von Schwefelverbindungen bei hohen Temperaturen (65-110°C) oder die Methanbildung bietet das kühle und sauerstoffhaltige Ozeanwasser nicht die geeigneten Bedingungen.

### **3. Bakterien und Prozesse in marinen Sedimenten**

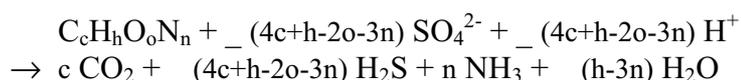
Im Bereich der Kontinentalränder, von den tiefgelegenen Schwellenbereichen über die Hänge und die Schelfgebiete bis zu den Gezeitenzonen, prägen nicht nur Mikroorganismen des

freien Wassers, sondern auch solche der Sedimente (Abb. 1) die biologischen und chemischen Prozesse des Meeres. Anders als in den Sedimenten der Tiefsee, wohin nur ein geringer Anteil an Biomasse aus der Nahrungskette gelangt, sind organische Einträge in Sedimenten der Kontinentalränder, insbesondere in Küstenbereichen, groß. In diesen Meeresgebieten ist die Primärproduktion hoch, was bedingt ist durch die Zufuhr von nährsalzreichem Wasser aus der Tiefe in Küstenauftriebsgebieten (Gebiete vor der Westküste von Amerika und Afrika), durch die Remobilisierung von Nährsalzen aus Sedimenten und vor allem durch Zuflüsse vom Kontinent. Letztere tragen organische Substanz (Biomasse vom Land) ebenso wie Nährsalze (Stickstoffverbindungen, Phosphat, Eisen) ein, was durch die Zivilisation noch gesteigert wird. Vom Land stammt auch der mächtige Eintrag anorganischer partikulärer Fracht (Tonmineralien, Sande, Kalk) aus Gesteinsverwitterungen und Böden, welche als mineralische Grundsubstanz die Hauptmasse der Sedimente stellt.

Sauerstoff ist der wichtigste Elektronenakzeptor (d.h. das biologische "Oxidationsmittel") beim Abbau organischer Substanz. Er dringt allerdings wegen seiner geringen Löslichkeit in Wasser (bei 10 °C und Sättigung mit Luft ca. 10 mg entsprechend ca. 0.3 mmol O<sub>2</sub> pro Liter) nicht sehr tief ins Sediment ein; bereits in den oberen Millimetern oder Zentimetern wird er durch aerobe Organismen völlig aufgezehrt (Jørgensen 1995; Abb. 2). Darunter wird die abgelagerte organische Substanz mit anderen Elektronenakzeptoren oxidiert, die nacheinander mehr oder weniger in einer "hierarchischen" Reihenfolge reduziert werden. Diese läßt sich wie folgt darstellen: NO<sub>3</sub><sup>-</sup> → N<sub>2</sub> oder NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, MnO<sub>2</sub> → Mn<sup>2+</sup>/MnCO<sub>3</sub>, Fe(OH)<sub>3</sub> → Fe<sup>2+</sup>/FeCO<sub>3</sub>, S → H<sub>2</sub>S, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> → H<sub>2</sub>S (Schink 2001); Fe(OH)<sub>3</sub> ist eine Nahrungsformel für diverse hydratisierte Eisen(III)-oxide. In Abwesenheit solcher Elektronenakzeptoren findet eine Methanogenese statt.

### 3.1 Mikroorganismen des Schwefelzyklus im oberen Bereich mariner Sedimente

Unter den genannten Elektronenakzeptoren, die "Alternativen" zum Sauerstoff darstellen, kommt dem Sulfat im Meer eine zentrale Rolle im mikrobielle Abbaugeschehen zu (Abb. 2). In küstennahen Sedimenten wird mehr als die Hälfte des organischen Eintrags über Sulfatreduktion mineralisiert (Jørgensen 1982). In bestimmten Gebieten sind zusätzlich Eisen(III) (Thamdrup 2000) und Nitrat (Jørgensen & Gallardo 1999) quantitativ wichtige Elektronenakzeptoren. Bei einer Konzentration von 2,68 g SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> pro Liter Meerwasser (28 mM) kann mit dem gelösten Sulfat als Elektronenakzeptor ca. 180-mal mehr an organischer Substanz als mit dem gelösten Sauerstoff oxidiert werden. Die insgesamt in den Weltmeeren gelöste Sulfatmenge ist mit 3,6 · 10<sup>15</sup> t größer als die des gesamten freien Sauerstoffs auf unserem Planeten, die 1,2 · 10<sup>15</sup> t beträgt. Dieses Sulfat ist im Laufe der Erdgeschichte wahrscheinlich aus sulfidischen Mineralien durch Reaktion mit Sauerstoff aus der Photosynthese entstanden, stellt also "inaktivierten Sauerstoff" aus früheren Zeiten dar. Mit Sulfat können natürliche organische Verbindungen über ein Zusammenwirken von anaeroben Primärabbauern (meist gärende Bakterien mit der Fähigkeit zur Hydrolyse von Polymeren) und sulfatreduzierenden Bakterien gemäß

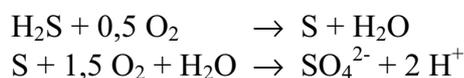


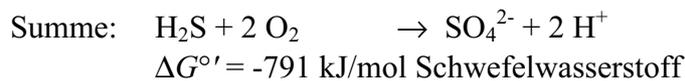
ohne Sauerstoff vollständig mineralisiert werden (Widdel 1988). Mit dem Sulfat der Ozeane ließe sich doppelt so viel an organischem Kohlenstoff zu CO<sub>2</sub> oxidieren wie mit dem gesamten freien Sauerstoff in Atmosphäre und Wasser. Sulfat ist allerdings chemisch und biologisch ein viel schwächeres (und trägeres) Oxidationsmittel als Sauerstoff. Während das Redoxpotential ( $E_0'$ , also Standard-Redoxpotential bei pH 7) des Systems O<sub>2</sub>/2 H<sub>2</sub>O bei +0.82 V, liegt, hat das System SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>/H<sub>2</sub>S ein Redoxpotential von lediglich -0.21 V

(Durchschnittswert der Reduktionsschritte). Viele organische Wachstumssubstrate und etliche Intermediärprodukte im Stoffwechsel von Bakterien haben Redoxpotentiale zwischen ca. -0,4 und -0,25 V, so daß sich mit Sauerstoff als Elektronenakzeptor viel größere Potentialdifferenzen und somit höhere Energiebeträge zur Nutzung für das Wachstum ergeben als mit Sulfat. Sulfat kann in Gegenwart von Sauerstoff nicht reduziert werden. Nur in sauerstofffreien marinen Sedimenten in Gegenwart organischer Ablagerungen wird durch bakterielle Sulfatreduktion Schwefelwasserstoff gebildet. Dieser kann leicht Konzentrationen von weit über 100 mg pro Liter (etliche mM) erreichen und die Chemie und das Leben des Sediments nachhaltig prägen. An einigen marinen Standorten ist die Produktion des Schwefelwasserstoffs so hoch und der Zutritt von Sauerstoff bereits im Wasser so stark begrenzt, daß Schwefelwasserstoff im freien Tiefenwasser auftritt. Dazu zählen das Schwarze Meer (Murray et al. 1989), Gebiete im Mittelmeer (Passier et al. 1999) und in der Ostsee (Rheinheimer und Imhoff 1997) sowie der Cariaco Trench (Reeburgh 1976, Wakeham et al. 1993). Im Golf von Mexico wird bei anhaltenden anthropogenen Einträgen eine Ausweitung des anoxischen Bereichs (Ferber 2001) und somit ebenfalls eine Freisetzung von Schwefelwasserstoff ins freie Meerwasser befürchtet. Gelangt Schwefelwasserstoff ins freie Wasser, tötet er alle höheren Lebenwesen binnen kürzester Zeit ab.

Im Einklang mit der Häufigkeit und Bedeutung von Sulfat in marinen Sedimenten steht die Erkenntnis, daß die zu dessen Reduktion fähigen Bakterien, kurz sulfatreduzierende Bakterien genannt, diverse Arten umfassen (Widdel & Bak 1992, Rabus et al. 2000). Im Reiche der Bacteria finden sich drei Abstammungslinien mit der Fähigkeit zu einer solchen Sulfatreduktion. Von diesen umfasst die Abstammungslinie der sogenannten delta-Proteobakterien wahrscheinlich die größte Vielfalt (derzeit etwa 20 Gattungen) sulfatreduzierender Bakterien und die Mehrzahl aller marinen Arten; Abb. 3 zeigt eine kleine Auswahl. Analysen von natürlichen Populationen mit molekularbiologischen Hybridisierungstechniken deuten darauf hin, daß die Vielfalt noch größer ist, als bisher aufgrund von Kultivierungsstudien angenommen wurde. Unter den über Hybridisierungstechniken nachgewiesenen, bisher noch nicht kultivierten Gruppen wird eine wichtige Rolle bei denen vermutet, die mit der in Reinkultur existierenden Art *Desulfosarcina variabilis* (Abb. 3d) verwandt sind (Boetius et al. 2000, Ravenschlag et al. 2000, Dubilier 2001). Im Reiche der Archaea sind Angehörige der Gattung *Archaeoglobus* zur Reduktion von Sulfat zu Schwefelwasserstoff fähig; diese sind ausschließlich an heiße Habitats (>65°C) angepaßt (Stetter 2001).

Der bei der Sulfatreduktion entstehende Schwefelwasserstoff (H<sub>2</sub>S; oberhalb pH 7 größtenteils als HS<sup>-</sup> vorliegend) ist chemisch reaktiv. Die in Abwesenheit von Sauerstoff in Sedimenten wichtigste chemische Reaktion des Schwefelwasserstoffs ist die mit Eisenmineralien zu Eisenmonosulfiden (FeS) und Pyrit (FeS<sub>2</sub>), der stabilsten Eisen-Schwefel-Verbindung (Goldhaber und Kaplan 1974, Wächtershäuser 1988, Drobner et al. 1990, Rickard 1997); viele Pyritlagerstätten wurden vermutlich auf diese Weise durch das Wirken sulfatreduzierender Bakterien gebildet. Im Kontakt mit Sauerstoff reagiert Schwefelwasserstoff chemisch in Abhängigkeit von Spuren von Schwermetallen unterschiedlich schnell zu freiem Schwefel und höheren Oxidationsstufen. Jedoch ist Schwefelwasserstoff in Gegenwart von Sauerstoff ebenso eine Energiequelle für Mikroorganismen. Eine Vielfalt aerober Bakterien, von kleinen einzelligen Formen (z.B. *Thiobacillus*, *Thiomicrospira*) bis zu mehrzelligen, dem bloßen Auge erkennbaren Fäden mit oft gleitender Beweglichkeit (z.B. *Beggiatoa*) bezieht ihre Energie für das Wachstum aus der Oxidation von Schwefelwasserstoff mit Sauerstoff gemäß folgenden Reaktionen:



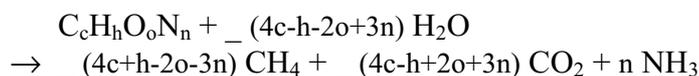


( $\Delta G^{\circ'}$  wird in der Bioenergetik häufig bei Reaktionen mit  $\text{H}^+$ -Ionen als Reaktionspartnern angegeben; es ist die freie Energie unter Standardbedingungen, jedoch bei einer  $\text{H}^+$ -Ionenaktivität von  $10^{-7}$ , d.h. bei pH 7.) Die Energie und ein Teil des  $\text{H}_2\text{S}$  werden genutzt, um  $\text{CO}_2$  zu assimilieren, d.h. in Zellsubstanz zu überführen (Robertson & Kuenen 2001). Die mikrobielle Oxidation von Schwefelwasserstoff ist so schnell und effektiv, daß die chemische Oxidation als Konkurrenzreaktion wenig ins Gewicht fällt. Bakterien mit dieser Lebensweise bezeichnet man als Schwefelbakterien (auch aerobe Schwefelbakterien oder farblose Schwefelbakterien). Für die nicht auf das Licht angewiesene Verwertung von  $\text{CO}_2$  als alleinige Kohlenstoffquelle unter Nutzung von Schwefelwasserstoff, eine nur bei Prokaryonten zu findende Lebensweise, wird in Analogie zur Photosynthese der Ausdruck *Chemosynthese* benutzt. Die genauere Bezeichnung wäre *chemoautotrophes* (oder *chemolithoautotrophes*) *Wachstum*. Mit der Bildung (Regeneration) von Sulfat schließt sich der Schwefelzyklus. Es ist erstaunlich, welche Vielfalt an niederen Lebensformen auf der Grundlage einer Verwertung von Schwefelwasserstoff existiert, einer Verbindung, die wir als geruchsbelästigend und giftig kennen und deshalb eher als lebensfeindlich betrachten. Besonders beeindruckende Entwicklungen bei Schwefelbakterien sind obligate Symbiosen mit Invertebraten, die ausschließlich über ihre bakteriellen Partner mit organischen Verbindungen aus der Assimilation  $\text{CO}_2$  ernährt werden (Dubilier et al. 2001, Ott 2001; s. auch 4.1). Das Leben der Invertebraten in einer Umgebung mit viel Schwefelwasserstoff erfordert eine besondere physiologische Anpassung.

Schwefelwasserstoff kann auch in Abwesenheit von Sauerstoff oxidiert werden, nämlich im Licht durch phototrophe Schwefelbakterien (Overmann & Garcia-Pichel 2000) oder unabhängig vom Licht mit Nitrat. Eine interessante Strategie der Oxidation von Schwefelwasserstoff mit Nitrat haben vakuolenhaltige Riesebakterien entwickelt. Diese speichern Nitrat aus dem Meerwasser in ihren Vakuolen, wobei eine Konzentrierung um mehrere Zehnerpotenzen auf einige 100 mmol/L erfolgt, und verwerten dieses Nitrat dann in sauerstofffreien Bereichen oder zu Zeiten eines Sauerstoffmangels zur Oxidation von Schwefelwasserstoff (Jørgensen & Gallardo 1999, Schulz et al. 1999); aus dem Nitrat entsteht Ammoniak (bzw. Ammonium-Ionen) und nicht Stickstoff (Otte et al. 1999), wie bei der sonst weit verbreiteten Denitrifikation. Für die Synthese organischer Zellsubstanz verwertet *Thioploca* entweder  $\text{CO}_2$  allein (chemolithoautotrophes Wachstum), oder zusätzlich noch Acetat (chemolithoheterotrophes Wachstums), sofern dieses im Wasser vorhanden ist (Otte et al. 1999). Dicke gleitende Zellfäden der Gattung *Thioploca* können mit dünneren fädigen sulfatreduzierenden Bakterien der Gattung *Desulfonema* vergesellschaftet sein, wobei sich wahrscheinlich ein vollständiger Schwefelzyklus auf engstem Raum ergibt (Fukui et al. 1999, Jørgensen & Gallardo 1999; Abb. 4).

### 3.2 Mikroorganismen und Prozesse in tiefen marinen Sedimenten

Wird abgelagerte Biomasse in Abwesenheit von Sauerstoff und der anderen genannten Elektronenakzeptoren (s. 2.) bakteriell abgebaut, entsteht Methan. Über das Zusammenwirken von gärenden und anderen, sogenannten syntrophen Bakterien (Schink 1997) mit methanogenen Archaeen (Ferry 1993) werden natürliche organische Verbindungen gemäß der Methanisierungsgleichung



in Methan und Kohlendioxid überführt. In sulfatarmen aquatischen Habitaten wie Süßwassersedimenten und Sümpfen läuft dieser Prozeß (Methanogenese) bereits nahe der Sedimentoberfläche ab, sofern der Sauerstoff hier schon aufgezehrt ist (Schink 2001). In marinen Sedimenten hingegen findet erst in Sedimenttiefen von vielen Zentimetern oder gar Metern eine signifikante Methanogenese statt; solange Sulfat aus dem Meerwasser Zutritt hat, verläuft der Abbau organischer Substanz über sulfatreduzierende Bakterien, welche die Methanogenese weitgehend unterdrücken.

Wenn auch viele natürliche organische Verbindungen wie Kohlenhydrate und Aminosäuren vollständig über mikrobielle Sulfatreduktion oder Methanogenese anaerob abgebaut werden können, unter experimentellen Bedingungen sogar in einigen Tagen oder wenigen Wochen, so ist dennoch ein wesentlicher Teil der biologischen Substanz gerade unter anoxischen Bedingungen recht beständig. Sedimentierte tote Biomasse läßt sich bezüglich ihrer Abbaubarkeit als ein Kontinuum von schnell abbaubaren bis hin zu über Jahrtausende beständigen Restfraktionen auffassen. Dabei sind heterogene Polymere und in chemischen Nebenreaktionen gebildete Kondensationsprodukte in Assoziation mit festen Mineralien einem biologischen Abbau besonders langsam oder schwer zugänglich. Die chemische Natur und die Nutzung der stabileren Fraktion ist wenig verstanden. Die stabilere organische Fraktion nährt in Abwesenheit von Sauerstoff und Sulfat wahrscheinlich in tiefen, Jahrtausende alten Sedimenten eine Gemeinschaft von Prokaryonten, deren Lebens- und Wachstumsvorgänge sehr langsam ablaufen. In dem sich entwickelnden interdisziplinären Gebiet zwischen Geologie und Mikrobiologie besteht seit einigen Jahren viel Interesse an der Erforschung einer "tiefen Biosphäre" (<http://biosphere.gly.bris.ac.uk/deepbug>); wichtige Einblicke in diese werden auch über das "Ocean Drilling Program (<http://www-odp.tamu.edu>) erwartet. Der Nachweis von lebenden Bakterien in tiefen, Jahrtausende alten Sedimenten (Parkes et al. 1994, Coolen & Overmann 2000) ohne offensichtlichen Stoffaustausch mit der Oberfläche wirft die Frage nach den lebenserhaltenden Prozessen, also nach biologisch verfügbaren Energiequellen unter solchen Bedingungen auf. Wahrscheinlich spielen auch methanogene Mikroorganismengemeinschaften hier eine wichtige Rolle; als einer der dabei möglichen Prozesse wurde die in Laborkulturen nachgewiesene Umsetzung gesättigter höherer Kohlenwasserstoffe zu Methan (*n*-Alkane,  $\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{CH}_4, \text{CO}_2$ ) vorgeschlagen (Zengler et al. 1999)

Zusätzlich zu den mikrobiellen Prozessen finden auch langsame chemische Umwandlungen der sedimentierten Biomasse statt. Diese als Diagenese (frühe Umwandlungsprozesse) und Katagenese (späte Umwandlungsprozesse in größeren Tiefen bei höheren Temperaturen und Drücken) bezeichneten Umwandlungen sind nach bisheriger Vorstellung abiotische, also rein chemische Prozesse. Sie führen zu komplexen organischen Strukturen, die man als Kerogen bezeichnet (Tissot & Welte 1984). Kerogen ist die mit Abstand häufigste Form organischen Kohlenstoffs auf unserem Planeten. Kerogen verliert mit dem Fortschreiten der Umwandlungen polare Gruppen (Hydroxylgruppen, Carboxylgruppen, etc.). Auf diese Weise wird ein Teil des Kerogens in Erdöl verwandelt. Im Zuge solcher Umwandlungen entsteht auch Methan. Die geochemische Methanbildung ist im Gegensatz zur biologischen kaum mit einer Isotopendiskriminierung verbunden. Das durch Katagenese gebildete Methan unterscheidet sich von dem biologisch gebildeten daher durch ein meist deutlich höheres  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ -Isotopenverhältnis, aber auch durch die Beimischung von Ethan, Propan und Butan, d.h. die höheren Homologen der Alkan-Reihe (Tissot & Welte 1984). Noch ungeklärt ist, ob und in welchem Umfang Mikroorganismen an den bisher als rein chemisch angesehenen Prozessen der Bildung von Erdölkohlenwasserstoffen beteiligt sind (Widdel und Rabus 2001).

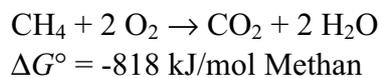
Methan, das neben  $\text{CO}_2$  die thermodynamisch stabile Endstufe organischen Kohlenstoffs in Abwesenheit von Elektronenakzeptoren darstellt, hat sich über Jahrtausende und Jahrmillionen als Endprodukt mikrobieller und geochemischer Prozesse in den Sedimenten

der Kontinentalränder in großen Mengen angehäuft. Diffundiert und wandert dieses, eventuell begünstigt durch tektonische Bewegungen, nach oben in kalte Sedimentbereiche, bilden sich im Falle hoher Konzentrationen (Partialdrücke) Methanhydrate. Dabei handelt es sich um eisähnliche Mischkristalle der Zusammensetzung  $(\text{CH}_4)_9 \cdot (\text{H}_2\text{O})_{46}$  oder  $(\text{CH}_4)_{24} \cdot (\text{H}_2\text{O})_{136}$  (Crabtree 1999). Die Mengen des darin gespeicherten Methans übertreffen gemäß Schätzungen alle Erdöl- und Kohlevorkommen um mindestens das Doppelte (Kvenvolden 1999, Suess & Thiede 1999). Methan kann auch lokal konzentriert an Quellen auf dem Meeresboden austreten (s. 4.2).

### 3.3 Mikrobieller Abbau von Methan und anderen Kohlenwasserstoffen

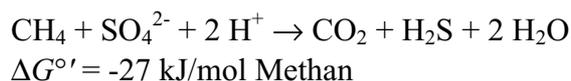
Wo immer Methan in obere Sedimentbereiche gelangt, sei es mit oder ohne Bildung von Hydraten, kann es bakteriell beim Vorhandensein von Elektronenakzeptoren oxidiert werden.

Aerobe Bakterien, die Methan in Gegenwart von Luftsauerstoff gemäß der Bilanzgleichung

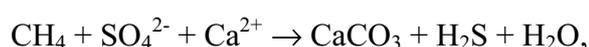


oxidieren und daraus ihre Energie zum Wachstum beziehen, sind bereits seit mehreren Jahrzehnten bekannt und wurden biochemisch sowie genetisch eingehend untersucht (Bowman 2000). Man bezeichnet sie als (aerobe) methanotrophe Bakterien. Bisher wurden vor allem methanotrophe Bakterien aus Böden und Süßgewässern untersucht, während die in marinen Sedimenten beheimateten Arten noch weitgehend unbekannt sind.

Erst wenig im Detail verstanden ist die anaerobe Oxidation von Methan, die besonders im Meer verbreitet ist. In marinen Sedimenten erreicht Methan oft nicht den oxischen Bereich oder gar die Oberfläche der Sedimente, sondern verschwindet bereits unterhalb der Zutrittszone von Sauerstoff meist vollständig (Reeburgh 1976; Iversen & Jørgensen 1985, Reeburgh & Alperin 1988; weitere Literatur in Widdel & Rabus 2001). Als Elektronenakzeptor für diese anaerobe Methanoxidation steht hier nur Sulfat zur Verfügung:



Unter den natürlichen Konzentrationsverhältnissen kann die Reaktion energetisch noch etwas günstiger sein (z.B. um -40 kJ/mol Methan direkt über Gashydraten), aber auch ungünstiger, vor allem, wenn die Methankonzentration gegen Null geht. Wegen der hohen oberflächennahen Konzentration von Methan in Gashydrat-Gebieten erfolgt dessen anaerobe Oxidation mit Sulfat dort mit hoher Rate ( $140 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ , integriert über eine Sedimenttiefe von 15 cm als aktive Schicht; Boetius et al. 2000); das ist mindestens das hundertfache der Oxidationsrate in "üblichen" marinen Sedimenten, wo Methan infolge ungenügend hoher Konzentration keine Gashydrate bildet und tiefer im Sediment oxidiert wird. Global betrachtet wird wahrscheinlich dennoch in letzteren Sedimenten der bei weitem größte Teil von Methan anaerob oxidiert. Ohne eine anaerobe Oxidation von Methan in marinen Sedimenten wäre der Zustrom dieses für unser Klima bedeutenden Spurengases (Treibhausgases) in die Atmosphäre um bis zu 20% höher (Reeburgh & Alperin 1988). Eine häufige, geologisch wichtige Folgereaktion der anaeroben Oxidation von Methan bei hohen Raten ist die Ausfällung der im Meerwasser reichlich (10 mM) vorhandenen Calcium-Ionen als Calciumcarbonat gemäß der Reaktion



derzufolge sich Kalkkrusten ablagern. Zu einer anaeroben Oxidation von Methan befähigte Mikroorganismen ließen sich bisher noch nicht isolieren und kultivieren. Es mehrten sich Hinweise, daß diese Reaktion durch das Zusammenwirken von zwei Mikroorganismenarten, methanoxidierenden Archaeen und sulfatreduzierenden Bakterien, in einem Konsortium zustandekommt (Hoehler et al. 1994, Hinrichs et al. 1999), wobei erstere ein Intermediärprodukt bilden und in einer sogenannten Syntrophie an letztere abgeben (Abb. 5). Die Existenz derart zusammenlebender Mikroorganismen in Form definierter Zellaggregate konnte vor kurzem in Sedimenten aus einem marinen Gashydratgebiet mit mikroskopischen Techniken nachgewiesen werden (Boetius et al. 2000, Orphan et al. 2001, Amann 2001). Über die Natur des Zwischenprodukts bei der anaeroben Oxidation von Methan gibt es bisher nur Vermutungen (Abb. 5). Das Zwischenprodukt muß sehr effektiv von dem sulfatreduzierenden Partner verbraucht werden, d.h. bei sehr niedriger Konzentration gehalten werden, damit die Oxidationsreaktion des Methans thermodynamisch überhaupt möglich wird. Zunächst wurde Wasserstoff (H<sub>2</sub>) als Zwischenprodukt postuliert (Hoehler et al. 1994), doch gibt es inzwischen aufgrund energetischer und kinetischer Erwägungen auch Argumente gegen Wasserstoff (Boetius et al. 2000, Sørensen et al. 2001, Widdel und Rabus 2001).

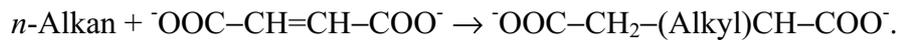
Nicht nur Methan, sondern auch höhere Kohlenwasserstoffe werden mikrobiell abgebaut. Wiederum ist der aerobe Abbau (Britton 1984) bereits länger bekannt und besser untersucht als der anaerobe Abbau (Rabus und Widdel 2001). Der aerobe mikrobielle Abbau ist der wichtigste Prozeß bei der langsamen natürlichen Regeneration ("Selbstsanierung") von Küstengebieten nach Ölverschmutzungen, wie sie besonders nach Tankerunfällen auftreten (Kremer 1989, Swannell et al. 1996, Harayama et al. 1999). Die Erforschung der Bedingungen für eine gezielte und kontrollierte Stimulierung eines solchen biologischen Ölabbaus ist somit von Anwendungsinteresse. Der anaerobe Abbau von Kohlenwasserstoffen ist viel langsamer und umfaßt einen deutlich geringeren Teil der Erdölkomponenten als der aerobe Abbau. Von Bedeutung ist der anaerobe Abbau wahrscheinlich für das Schicksal von Kohlenwasserstoffen, vor allem der aus lebenden Organismen (Widdel & Rabus 2001), in Sedimenten. Weiterhin wird vermutet, daß eine Verwertung von Erdölkohlenwasserstoffen (insondere von *n*-Alkanen und Alkylbenzolen) durch sulfatreduzierende Bakterien für die anaerobe Modifikation der Ölzusammensetzung und Bildung von Schwefelwasserstoff in Erdöllagerstätten verantwortlich war oder ist (Ruckmick 1979, Widdel und Rabus 2001). Ein solcher Vorgang führt sehr wahrscheinlich auch zu der unerwünschten Schwefelwasserstoffbildung bei der Erdölgewinnung aus dem Meeresboden, bei der sulfatreiches Meerwasser in die sulfatarme Lagerstätte injiziert wird und das Wachstum sulfatreduzierender Bakterien ermöglicht.

Der anaerobe Abbau von Methan und anderen Kohlenwasserstoffen beinhaltet biochemisch und chemisch neuartige Reaktionsmechanismen. Kohlenwasserstoffe, insbesondere gesättigte, sind sehr reaktionsträge Verbindungen. Die seit langem bekannten, zur aeroben Oxidation von Methan und anderen gesättigten Kohlenwasserstoffen fähigen Mikroorganismen benutzen Sauerstoff selbst für den chemischen Angriff auf die reaktionsträgen Moleküle (Britton 1984, Bowman 2000); die reaktive Spezies ist ein reaktiv erzeugtes Sauerstoffatom, das durch zwei Eisenzentren bzw. ein Eisenzentrum koordiniert wird. Als erstes Produkt entsteht ein Alkohol, gemäß folgender Nettoreaktion (R = H oder Alkyl; Verbleib beider Sauerstoffatome aus O<sub>2</sub> durch Fettdruck hervorgehoben):



Unter Luftausschluß ist ein solcher Mechanismus prinzipiell nicht möglich. Nach neueren Befunden werden gesättigte Kohlenwasserstoffe, ähnlich wie Toluol (Heider et al. 1999), anaerob durch Addition an Fumarat in einer Radikalreaktion aktiviert, wobei wahrscheinlich

in den meisten Bakterien das zweite Kohlenstoffatom der Alkankette reagiert, d.h. der Alkylrest wäre methylverzweigt (Rabus et al. 2001):



Das auf diese Weise entstandene Alkylsuccinat ist aufgrund seiner funktionellen Gruppen weiteren biochemischen Umsetzungen leicht zugänglich. Noch unbekannt ist der anaerobe Aktivierungsmechanismus von Methan. Hier wurde die Möglichkeit einer Umkehrung der bereits genau erforschten Reaktionen der Methanogenese (Thauer 1998) diskutiert (Zehnder & Brock 1979, Hoehler et al. 1994, Widdel & Rabus 2001). Wäre dies, eventuell mit Abweichungen in einigen mechanistischen Details, der Fall, so könnte man als Arbeitshypothese die Bildung eines methylierten Nickelzentrums (Liganden $\cdots$ Ni-CH<sub>3</sub>) im Methan-aktivierenden Enzym aufstellen.

#### 4. Leben an Quellen auf dem Meeresgrund

In weiten Bereichen des Meeresbodens ist das mikrobielle Leben kaum mit äußerlich auffallenden Phänomenen verbunden; erst detaillierte Analysen von Stoffumsetzungen, von Konzentrationsgradienten und von Zellzahlen katalytisch aktiver Prokaryonten enthüllen die Dynamik und die ökologische Bedeutung der mikrobiell katalysierten Prozesse. Augenfälliger wird das mikrobielle Leben, wenn es lokal zu einem Nahrungsüberangebot kommt. Das Auftreten von Schwefelwasserstoffgeruch sowie die Bildung schwarzer Flecken (Eisensulfid) und weißer Beläge (Schwefel und Schwefelbakterien) in nächster Umgebung einer toten Muschel oder abgestorbener Algen im Wattensediment sind vertraute Beispiele. Noch deutlicher tritt mikrobielles Leben an Quellen am Meeresboden hervor, an denen Fluide und teils auch Gase aus heißen Zonen der Erdrinde oder aus tiefen Sedimenten mit Meerwasser in Berührung kommen (Seibold & Berger 1993, Schmaljohann 1993, Karl 1995). Substanzen, die an den Orten ihrer Bildung tiefer in der Erdrinde oder im Sediment stabile Endprodukte sind oder aus anderen Gründen dort nicht weiter umgesetzt wurden, werden im Kontakt mit dem Meerwasser plötzlich zu ergiebigen Energiequellen. Wie in Sedimenten handelt es sich bei diesen Verbindungen vor allem um Schwefelwasserstoff und Methan, und wiederum sind es Prokaryonten, die diese Verbindungen als Energiequellen nutzen.

##### 4.1 Heiße Quellen

Heiße Quellen ("hot seeps", "hot vents", "hydrothermal vents") sind Lebensoasen der Tiefsee (Karl 1995, Zierenberg et al. 2000). Sie lassen sich als ein "natürliches Experiment" auffassen, welches zeigt, daß die Tiefsee in ihrem ständigen Dunkel und mit ihren extremen Druckverhältnissen nicht grundsätzlich lebensfeindlich, sondern in weiten Bereichen nur arm an biologisch nutzbaren Energiequellen ist. Die heißen Quellen liefern eine Form der hier sonst raren Energie und ermöglichen damit dichte Lebensgemeinschaften. Mit deren Entdeckung (Lonsdale 1977) setzte sich alsbald die Erkenntnis durch, daß hier die bakterielle Chemosynthese (chemolithoautotrophes Wachstum) auf der Grundlage von Schwefelwasserstoff als Elektronendonator (s. 2.1) die alleinige Lebensgrundlage eines Ökosystems ist (Jannasch und Wirsén 1979). Ins Zentrum der Erforschung dieses Ökosystems rückten die Symbiosen von Bakterien mit Invertebraten wie z.B. Röhrenwürmen (*Riftia*) und großen Muscheln (*Calypptogena*). Neben Schwefelwasserstoff als wichtigstem Elektronendonator für aerobe Mikroorganismen kommt auch Methan (neben Wasserstoff) vor, und Invertebraten können neben Schwefelbakterien auch methanotrophe Bakterien als Symbionten enthalten (Distel & Cavanaugh 1995). Anders als in küstennahen Sedimenten stammen der Schwefelwasserstoff und das Methan hier nicht aus bakteriellen, sondern aus

geochemischen Prozessen bei einigen 100°C (Karl 1995, Zierenberg et al. 2000). Deshalb wurden diese Organismengemeinschaften häufig als eigene, von der Photosynthese unabhängige Lebewelt betrachtet, die im Dunkel der Tiefsee durch "geochemische Energie" unterhalten wird. Das stimmt allerdings nur zum Teil. Denn Schwefelwasserstoff und Methan aus den thermochemischen Prozessen sind nur deshalb eine Energiequelle, weil hier gleichzeitig Sauerstoff als Elektronenakzeptor vorhanden ist, und dieser stammt aus der Photosynthese; er hat allerdings einen langen Weg von der Meeresoberfläche hinter sich. Das ändert nichts an der Einzigartigkeit dieser Lebensgemeinschaften und Lebensformen. Die großen Mengen ausströmenden Schwefelwasserstoffs, die hier mit hohen Raten auf engstem Raum umgesetzt werden, erlauben eine Produktivität und Besiedlungsdichte, die von keinem anderen Ökosystem erreicht wird.

In tektonisch aktiven Gegenden kommen Hydrothermalquellen auch im Flachwasser vor, z.B. in der Ägäis oder an der Westküste Italiens (Hovland & Judd 1988, Schmaljohann 1993). Die mikrobielle Besiedlung (Siefert et al. 2000) unterscheidet sich hier von der an Hydrothermalquellen der Tiefsee.

Am Boden des Guaymas Basin (Golf von Californien) treffen geothermale Wasseraustritte mit sedimentierter organischer Fracht (Detritus) zusammen, aus welcher sich infolge thermochemischer Umwandlungen komplexe Gemische von Kohlenwasserstoffen bilden (Simoneit & Lonsdale 1982). Der Prozeß ist ungefähr vergleichbar mit der Erdölbildung über die zuvor erwähnte Diagenese und Katagenese, läuft jedoch infolge der lokal hohen Temperaturen im "Zeitraffer" ab, und die austretenden Kohlenwasserstoffe sind im Vergleich mit Erdöl sehr jung. Außerdem findet diese Kohlenwasserstoffbildung nahe der Sedimentoberfläche statt. Im Guaymas Basin finden sowohl Schwefelbakterien (Gundersen et al. 1992) als auch Verwerter organischer Substanzen einschließlich von Kohlenwasserstoffen (Bazylnski et al. 1989, Rueter et al. 1994) in Abwesenheit oder Anwesenheit von Sauerstoff und in kalter ebenso wie in heißer Umgebung (Jørgensen et al. 1992) eine reiche Nahrungsquelle.

## 4.2 Kalte Quellen

An kalten Quellen ("cold seeps") sind Methan und höhere Kohlenwasserstoffe die vorherrschenden Substanzen, welche die mikroorganismischen Gemeinschaften und die durch sie katalysierten Prozesse bestimmen (Hovland & Judd 1988, Schmaljohann 1993). Kalte Quellen gehen auf biologische und geochemische Umwandlungen organischer Substanzen in Sedimenten der Kontinentalränder zurück. Gashydratgebiete wie am Hydrate Ridge vor der Küste Oregons kann man als großflächigige Methanquellen nahe unter der Sedimentoberfläche auffassen; hier wird Methan noch innerhalb des Sediments anaerob mit Sulfat oxidiert (Boetius et al. 2000) und unterhält somit sekundär eine Schwefelwasserstoffquelle, die durch freilebende und symbiontische Schwefelbakterien genutzt wird. Unter den typischen kalten Quellen versteht man jedoch lokale Austrittsstellen wie Schlammvulkane oder "Pockmarks" (Hovland & Judd 1988, Schmaljohann 1993). In vielen Gebieten, z.B. im nördlichen Kattegat, liegen diese in sauerstoffhaltiger Umgebung. Dort finden aerobe methanotrophe Bakterien, die auch in spezifischen Symbiosen vorkommen, eine üppige Nahrungsquelle (Schmaljohann 1993, Pimenov et al. 2000). In sauerstofffreien Zonen und Nischen solcher Quellen ist mit einer anaeroben Oxidation von Methan durch mikrobielle Konsortien zu rechnen. In Gebieten des Schwarzen Meeres unterhalb der Chemokline tritt Methan in rein anoxischer Umgebung aus, so daß dort die anaerobe Oxidation von Methan der weiträumig vorherrschende mikrobielle Prozeß sein dürfte (Bouriak & Akhmetjanov 1998). Im Golf von Mexiko dringen Methan und im großen Maße auch höhere Kohlenwasserstoffe (Erdölkohlenwasserstoffe) auf natürliche Weise an

die Sedimentoberfläche (Books et al. 1986, Aharon & Fu 2000), wo deshalb besonders vielfältige Gemeinschaften mikrobieller Kohlenwasserstoffoxidierer erwartet werden.

## 5. Schlußbemerkung

In der vorliegenden Übersicht wurden vor allem Bakterien und Prozesse aus dem Kohlenstoff- und anorganischen Schwefelkreislauf berücksichtigt. Der mikrobielle Umsatz anderer Elemente und Substanzen (Stickstoff, redoxaktive Metalle), auch wenn es sich dabei um geringere Mengen pro Zeit und Volumen als bei Kohlenstoff und Sulfat bzw. Sulfid handelt, ist jedoch im Stoffgleichgewicht nicht minder bedeutend. Eine Darstellung weiterer katalytischen Fähigkeiten von Prokaryonten, z.B. im Kreislauf von Stickstoff, Eisen- und Mangan (Thamdrup 2000) oder bei der Bildung und dem Abbau organischer Schwefelverbindungen (Welsh 2000, Simo 2001, Zubkow 2001), konnten im Rahmen der Ausführungen nicht angesprochen werden. Von den zahlreichen Symbiosen zwischen Bakterien und Invertebraten wurden nur solche erwähnt, die an der Umsetzung von Schwefelwasserstoff und Methan beteiligt sind. Darüber hinaus gibt es jedoch noch weitere, ebenso interessante marine Symbiosen von Mikroorganismen mit Tieren wie z.B. in Schwämmen (Müller & Schröder 1997, Hentschel et al. 2001) oder in den Leuchtorganen von Tieren (McFall-Ngai & Ruby 2000), die eigene Forschungsgebiete mit Fragen zu vielfach noch unverstandenen Interaktions- und Regulationsvorgängen darstellen. Marine Mikrobiologie umfaßt somit aktuelle Forschungsgegenstände von globalen Stoffkreisläufen bis zu Katalyse-, Anpassungs- und Regulationsmechanismen einzelner Mikroorganismen. Gerade die Verbindung dieser Forschungsrichtungen trägt zu einem vertieften funktionalen Verständnis des Lebensraumes Meer bei. So wird es möglich sein, an Maßnahmen zu arbeiten, die bestimmte erwünschte Prozesse begünstigen (z.B. Abbau von Schadstoffen) und unerwünschten (z.B. Ausbreitung anoxischer und sulfidischer Zonen) entgegenwirken. Darüber hinaus bergen marine Mikroorganismen mit ihren biokatalytischen Eigenschaften, die bei weitem noch nicht erschöpfend erforscht sind, biotechnologisches Potential.

## 6. Literatur

- Aharon, P. & B. Fu. 2000. Microbial sulfate reduction rates and sulfur and oxygen isotope fractionations at oil and gas seeps in deepwater Gulf of Mexico. – *Geochim. Cosmochim. Acta* 64: 233-246.
- Amann, R. 2001. Beitrag in dieser Schrift.
- Azam, F. 1998. Microbial control of oceanic carbon flux: the plot thickens. – *Science* 280: 694-696.
- Azam, F., D.C. Smith, G.F. Steward & Å. Hagström. 1993. Bacteria–organic matter coupling and its significance for oceanic carbon cycling. – *Microbial Ecol.* 28:167-179.
- Bazylinski, D.A., C.O. Wirsen & H.W. Jannasch. 1989. Microbial utilization of naturally occurring hydrocarbons at the Guaymas Basin hydrothermal vent site. – *Appl. Environ. Microbiol.* 55: 2832-2836.
- Boetius A, K. Ravenschlag, C.J. Schubert, D. Rickert, F. Widdel, A. Gieseke, R. Amann, B.B. Jørgensen, U. Witte & O. Pfannkuche. 2000. A marine microbial consortium apparently mediating anaerobic oxidation of methane. – *Nature* 407: 623-626.
- Bolin, B. 1983. The carbon cycle. – In: Bolin, B. & R.B. Cook (eds.), *SCOPE 21: The major biogeochemical cycles and their interactions*. John Wiley & Sons, New York, N.Y., USA, pp. 41-45.
- Bouriak, S.V. & A.M. Akhmedianov, A.M. 1998. Origin of gas hydrate accumulations on the continental slope of the Crimea from geophysical studies. – In: Henriot, J.-P. & J. Miener

- (eds.), Gas hydrates: relevance to world margin stability and climate change. Geol. Soc. Lond., Spec. Publ. 137: 215-237.
- Bowman, J. 2000. The Methanotrophs - The Families Methylococcaceae and Methylocystaceae. – In: Dworkin, M, S. Falkow, E. Rosenberg, K.-H. Schleifer & E. Stackebrandt (eds.) The prokaryotes, electronic edition. Springer-Verlag, New York.
- Boyd, P.W. und 34 weitere Autoren. 2000. A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulated by iron fertilization. – Nature 407: 695-702.
- Britton, L. 1984. Microbial degradation of aliphatic hydrocarbons. – In: Gibson, T. (ed.), Microbial degradation of organic compounds. Marcel Dekker, New York, p. 89-129.
- Brooks, J.M., H.B. Cox, W.R. Bryant, R. Kennicut II, G. Mann & S.J. McDonald. 1986. Association of gas hydrates and oil seepage in the Gulf of Mexico. – Org. Geochem. 10: 221-234.
- Campbell, L., H. Liu, H.A. Nolla & D. Vaultot. 1997. Annual variability of phytoplankton and bacteria in the subtropical North Pacific Ocean at station ALOHA during the 1991-1994 ENSO event. – Deep Sea Res. 44: 167-192.
- Campbell, L., H.A. Nolla & D. Vaultot. 1994. The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the central North Pacific ocean. – Limnol. Oceanogr. 39: 954-961.
- Charpy, L. & J. Blanchot. 1998. Photosynthetic picoplankton in French Polynesia atoll lagoon: Estimation of taxa contribution of biomass and production by flow cytometry. – Mar. Ecol. Prog. Ser. 162: 57-70.
- Coolen, M.J.L. & J. Overmann. 2000. Functional exoenzymes as indicators of metabolically active bacteria in 124,000-year-old sapropel layers of the eastern Mediterranean Sea. – Appl. Environ. Microbiol. 66:2589-2598.
- Crabtree, R.H. 1999. Aspects of methane chemistry. – Chem. Rev. 95: 987-1007.
- Davenport, R., & S. Neuer. 1999. Satellitenfernerkundung von Phytoplanktonbiomasse und Primärproduktion im Weltozean. – In: Rundgespräche der Kommission für Ökologie (Bd. 17), Fernerkundung und Ökosystem-Analyse. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, pp. 129-143.
- DeLong E.F., L.T. Taylor, T.L. Marsh & C.M. Preston. 1999. Visualization and enumeration of marine planktonic archaea and bacteria by using polyribonucleotide probes and fluorescent in situ hybridization. – Appl. Environ. Microbiol. 65: 5554-5563
- Distel, D.L. & C.M. Cavanaugh. 1995. Intracellular coexistence of methano- and thioautotrophic bacteria in a hydrothermal vent mussel. – Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 92: 9598-9602.
- Drobner, E., H. Huber, G. Wächtershäuser, D. Rose & K.O. Stetter. 1990. Pyrite formation linked with hydrogen evolution under anaerobic conditions. – Nature 346: 742-744.
- Dubilier, N., C. Mulders, T. Ferdelman, D. de Beer, A. Pernthaler, M. Klein, M. Wagner, C. Erseus, F. Thiermann, J. Krieger, O. Giere & R. Amann. 2001. Endosymbiotic sulphate-reducing and sulphide-oxidizing bacteria in an oligochaete worm. – Nature 411: 298-302.
- Ferber, D. 2001. Keeping the Stygian waters at bay. – Science 291: 968-973.
- Ferry, J.G. (ed.) 1993. Methanogenesis. Chapman & Hall, New York.
- Fukui, M., A. Teske, B. Aßmus, G. Muyzer & F. Widdel. 1999. Physiology, phylogenetic relationships, and ecology of filamentous sulfate-reducing bacteria (genus *Desulfonema*). – Arch. Microbiol. 172: 193-203.
- Garrison, T. 1993. Oceanography: an invitation to marine science. Wadsworth Publishing Company, Belmont, CA, USA.
- Goldhaber, M.B., & I.R. Kaplan. 1974. The sulfur cycle. – In: Goldberg, E.D. (ed.) The sea (vol. 5), marine chemistry. Wiley & Sons, New York, pp. 569-665.

- Gundersen, J.K., B.B. Jørgensen, E. Larsen & H.W. Jannasch. 1992. Mats of giant sulfur bacteria on deep-sea sediments due to fluctuating hydrothermal flow. – *Nature* 360: 454-456.
- Harayama, S., H. Kishira, Y. Kasai & K. Shutsubo. 1999. Petroleum biodegradation in marine environments. – *J. Mol. Microbiol. Biotechnol.* 1: 63-70.
- Heider, J., A.M. Spormann, H.R. Beller and F. Widdel. 1999. Anaerobic bacterial metabolism of hydrocarbons. – *FEMS Microbiol. Rev.* 22: 459-473.
- Hentschel, U., M. Schmidt, M. Wagner, L. Fieseler, C. Gernert & J. Hacker. 2001. Isolation and phylogenetic analysis of bacteria with antimicrobial activities from the Mediterranean sponges *Aplysina aerophoba* and *Aplysina cavernicola*. – *FEMS Microbiol. Ecol.* 35: 305-312.
- Hinrichs KU, J. Hayes, S. Sylva, P. Brewer & E. DeLong. 1999. Methane-consuming archaeobacteria in marine sediments. – *Nature* 398: 802-805.
- Hoehler TM, M.J. Alperin, D.B. Albert & C.S. Martens. 1994. Field and laboratory studies of methane oxidation in an anoxic marine sediment: evidence for a methanogen-sulfate reducer consortium. – *Global Biogeochem. Cycles* 8: 451-463.
- Hovland, M. & A.G. Judd. 1988. Seabed pockmarks and seepages. Graham & Trotman, London.
- Iversen N, & B.B. Jørgensen. 1985. Anaerobic methane oxidation rates at the sulfate-methane transition in marine sediments from Kattegat and Skagerrak (Denmark). – *Limnol. Oceanogr.* 30:944-955.
- Jannasch, H. & C.O. Wirsen. 1979. Chemosynthetic primary production at East Pacific floor spreading centers. – *BioScience* 29:492-498.
- Jørgensen, B.B. 1982. Mineralization of organic matter in the sea bed: the role of sulphate-reduction. – *Nature* 296: 643-645.
- Jørgensen, B.B. 1995. Die Mikrowelt der Meeresbakterien. – *Naturwissenschaften* 82: 269-278.
- Jørgensen, B.B. & V.A. Gallardo. 1999. *Thioploca* spp.: filamentous sulfur bacteria with nitrate vacuoles. – *FEMS Microbiol. Ecol.* 28: 301-313.
- Jørgensen, B.B., M. Isaksen & H.W. Jannasch. 1992. Bacterial sulfate reduction above 100°C in deep-sea hydrothermal vent sediments. – *Science* 258: 1756-1757.
- Karl, D.M. (ed.). 1995. The microbiology of deep-sea hydrothermal vents. CRC Press, Boca Raton.
- Karner, M.B., E.F. DeLong & D.M. Karl. 2001. Archaeal dominance in the mesopelagic zone of the Pacific Ocean. – *Nature* 409: 507-510.
- Kirchman, D.L. 1991. High turnover rates of dissolved organic carbon during a spring phytoplakton bloom. – *Nature* 352: 612-614.
- Kremer, B.P. 1989. Verölung und Ölabbau im Lebensraum Meer. – *Naturwiss. Rundschau*, 8/1989: 303-308.
- Kvenvolden, K.A. 1999. Potential effects of gas hydrate on human welfare. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 3420-3426.
- Lonsdale, P. 1977. Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers. – *Deep-Sea Res.* 24: 857-863.
- McFall-Ngai, M.J. & E.G. Ruby. 2000. Developmental biology in marine invertebrate symbioses. – *Curr. Opin. Microbiol.* 3: 603-607.
- Müller, W.E.G. & H.C. Schröder. 1997. Bioaktive Substanzen aus Schwämmen: Gene weisen den Weg bei der Suche nach neuen Arzneimitteln. – *Biologie unserer Zeit*, 1997/6: 389-398.
- Murray, J.W., H.W. Jannasch, S. Honjo, R.F. Anderson, W.S. Reeburgh, Z. Top, G.E. Friedrich, L.A. Codispoti & E. Izdar. 1989. Unexpected changes in the oxic/anoxic interface in the Black Sea. – *Nature* 338: 411-413.

- Orphan, V.J., C.H. House, K.-U. Hinrichs, K.D. McKeegan & E.F. DeLong. 2001. Methane-consuming archaea revealed by directly coupled isotopic and phylogenetic analysis. – *Science* 293: 484-487.
- Ott, J. 2001. Beitrag in dieser Schrift.
- Otte, S., J.G. Kuenen, L.P. Nielsen, H.W. Paerl, J. Zopfi, H.N. Schulz, A. Teske, B. Strotmann, V.A. Gallardo & B.B. Jorgensen. 1999. Nitrogen, carbon, and sulfur metabolism in natural *Thioploca* samples. – *Appl. Environ. Microbiol.* 65: 3148-3157.
- Ouverney, C.C. & J.A. Fuhrmann. 2000. Marine planktonic Archaea take up amino acids. – *Appl. Environ. Microbiol.* 66: 4829-4833.
- Overmann, J. & F. Garcia-Pichel. 2000. The phototrophic way of life. – In: Dworkin, M, S. Falkow, E. Rosenberg, K.-H. Schleifer & E. Stackebrandt (eds.) *The prokaryotes*, electronic edition. Springer-Verlag, New York.
- Parkes, R.J., B.A. Cragg, S.J. Bale, J.M. Getliff, K. Booman, P.A. Rochelle, J.C. Fry, A.J. Weightman & S.M. Harvey. 1994. Deep bacterial biosphere in Pacific Ocean sediments. – *Nature* 371: 410-413.
- Passier, H.F., H.-J. Bosch, I.A. Nijenhuis, L.J. Lourens, M.E. Böttcher, A. Leenders, J.S. Sinninghe Damsté, G.J. de Lange & J.W. de Leeuw. 1999. Sulphidic mediterranean surface waters during pliocene sapropel formation. – *Nature* 397: 146-149.
- Pimenov, N.V., Savvichev, A.S., Rusanov, I.I., Lein, A.I. & M.V. Ivanov. 2000. Microbiological processes of the carbon and sulfur cycle in cold methane seeps in the North Atlantic. – *Mikrobiologiya (Moscow)* 69: 831-843.
- Pomeroy, L.R. 1974. The ocean's food web, a changing paradigm. – *BioScience* 24:499-504.
- Rabus, R., T.A. Hansen & F. Widdel. 2000. Dissimilatory sulfate- and sulfur-reducing prokaryotes. – In: Dworkin, M, S. Falkow, E. Rosenberg, K.-H. Schleifer & E. Stackebrandt (eds.) *The prokaryotes*, electronic edition. Springer-Verlag, New York.
- Ravenschlag, K., K. Sahm, C. Knoblauch, B.B. Jørgensen & R. Amann. 2000. Community structure, cellular rRNA content, and activity of sulfate-reducing bacteria in marine Arctic sediments. – *Appl. Environ. Microbiol.* 66: 3592-3602.
- Reeburgh, W. 1976. Methane consumption in Cariaco Trench waters and sediments. – *Earth Planet. Sci. Lett.* 28: 337-344.
- Reeburgh, W. & M. Alperin. 1988. Studies on anaerobic methane oxidation. – *Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Universität Hamburg* 66: 367-375.
- Rheinheimer, G. & J. Imhoff. 1997. Mikrobiologische Erforschung der Ostsee. – *Biospektrum* 4/1997: 29-33.
- Rickard, D. 1997. Kinetics of pyrite formation by the H<sub>2</sub>S oxidation of iron(II) monosulfide in aqueous solutions between 25 and 125°C: the rate equation. – *Geochim. Cosmochim. Acta* 61: 115-134.
- Robertson, L.A. & J.G. Kuenen. 2000. The Colorless Sulfur Bacteria. – In: Dworkin, M, S. Falkow, E. Rosenberg, K.-H. Schleifer & E. Stackebrandt (eds.) *The prokaryotes*, electronic edition. Springer-Verlag, New York.
- Ruckmick, J.C., B.H. Wimberly & A.F. Edwards. 1979. Classification and genesis of biogenic sulfur deposits. – *Econ. Geol.* 74: 469-474.
- Rueter, P., R. Rabus, H. Wilkes, F. Aeckersberg, F. A. Rainey, H.W. Jannasch & F. Widdel. 1994. Anaerobic oxidation of hydrocarbons in crude oil by new types of sulphate-reducing bacteria. – *Nature* 372: 455-458.
- Schink, B. 2001. Beitrag in dieser Schrift.
- Schink, B. 1997. Energetics of syntrophic cooperation in methanogenic degradation. – *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 61: 262-280.
- Schmaljohann, R. 1993. Mikrobiologische Aspekte von Fluid- und Gasaustritten. – In: Meyer-Reil, L.-A. & M. Köster (eds.) *Mikrobiologie des Meeresbodens*. Gustav Fischer Verlag, Jena, pp. 221-257.

- Schulz, H.N., T. Brinkhoff, T.G. Ferdelman, M. Hernández Mariné, A. Teske & B.B. Jørgensen. 1999. Dense populations of a giant sulfur bacterium in Namibian shelf sediments. – *Science* 284: 493-495.
- Schut, F. 1993. Isolation of typical marine bacteria by dilution culture: growth, maintenance, and characteristics of isolates under laboratory conditions. – *Appl. Environ. Microbiol.* 59: 2150-2160.
- Seibold, E. & W.H. Berger. 1993. *The sea floor*. Springer Verlag, Berlin.
- Sievert, S., W. Ziebis, J. Kuever & K. Sahn. 2000. Relative abundance of Archaea and Bacteria along a thermal gradient of a shallow-water hydrothermal vent quantified by rRNA slot-blot hybridization. – *Microbiology* 146: 1287-1293.
- Simo R. 2001. Production of atmospheric sulfur by oceanic plankton: biogeochemical, ecological and evolutionary links. – *Trends Ecol. Evol.* 16: 287-294.
- Simoneit, B.R.T. & P.F. Lonsdale. 1982. Hydrothermal petroleum in mineralized mounds at the seabed of Guaymas Basin. – *Nature* 295: 198-202.
- Sørensen KB, K. Finster & N.B. Ramsing. 2001. Thermodynamic and kinetic requirements in anaerobic methane oxidizing consortia exclude hydrogen, acetate and methanol as possible shuttles. – *Microbial Ecol.*, in press.
- Stetter, K.O. 2001. Beitrag in dieser Schrift.
- Suess, E. & J. Thiede. 1999. Gashydrate im Geosystem - Forschungsstrategie. BEO/ Forschungszentrum Jülich GmbH (Bundesministerium für Bildung und Forschung).
- Swannell, R.P.J., K. Lee & M. McDonagh. 1996. Field evaluations of marine oil spill bioremediation. – *Microbiol. Rev.* 60: 342-365.
- Thamdrup, B. 2000. Bacterial manganese and iron reduction in aquatic sediments. – *Adv. Microbial Ecol.* 16: 41-84.
- Thauer, R.K. 1998. Biochemistry of methanogenesis: a tribute to Marjory Stephenson. *Microbiol.* 144: 2377-2406.
- Tissot, B.P. & D.H. Welte. 1984. *Petroleum formation and occurrence*. Springer-Verlag, Berlin.
- Traufetter, G. 2000. Tiefseegrab für Treibhausgase. – *Der Spiegel* 45/2000: 306-308.
- Wächtershäuser, G. 1988. Pyrite formation, the first energy source for life: a hypothesis. – *Syst. Appl. Microbiol.* 10: 207-210.
- Wakeham, S.G., K.H. Freeman, T.K. Pease & J.M. Hayes. 1993. A photoautotrophic source for lycopane in marine water columns. – *Geochim. Cosmochim. Acta* 57: 159-165.
- Welsh, D.T. 2000. Ecological significance of compatible solute accumulation by microorganisms: from single cells to global climate. – *FEMS Microbiol. Rev.* 24: 263-90.
- Widdel, F. 1988. Microbiology and ecology of sulfate- and sulfur-reducing bacteria. – In: Zehnder, A.J.B. (ed.) *Biology of anaerobic microorganisms*. John Wiley & Sons, New York.
- Widdel, F. & F. Bak. 1992. Gram-negative mesophilic sulfate-reducing bacteria. – In: Dworkin, M., S. Falkow, E. Rosenberg, K.-H. Schleifer & E. Stackebrandt (eds.) *The prokaryotes*, electronic edition. Springer-Verlag, New York.
- Widdel, F. & R. Rabus. 2001. Anaerobic biodegradation of saturated and aromatic hydrocarbons. – *Curr. Opin. Biotechnol.* 12: 259-276.
- Williams, P.J.leB. 1995. Evidence for the seasonal accumulation of carbon-rich dissolved organic material, its scale in comparison with changes in particulate material and the consequential effect on net C/N assimilation ratios. – *Mar. Chem.* 51: 17-29.
- Zehnder, A. & T. Brock. 1979. Methane formation and methane oxidation by methanogenic bacteria. – *J Bacteriol* 1979, 137:420-432.
- Zengler, K., H.H. Richnow, R. Rosselló-Mora, W. Michaelis & F. Widdel. 1999. Methane formation from long-chain alkanes by anaerobic microorganisms. – *Nature* 401: 266-269.

- Zierenberg, R.A., M.W.W. Adams & A.J. Arp. 2000. Life in extreme environments: hydrothermal vents. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97: 12961-12962.
- Zubkov, M.V., B.M. Fuchs, S.D. Archer, R.P. Kiene, R. Amann, P.H. Burkil. 2001. Linking the composition of bacterioplankton to rapid turnover of dissolved dimethylsulphoniopropionate in an algal bloom in the North Sea. – Environ. Microbiol. 3: 304-11.

**Abb. 1.** Beispiele für unterschiedliche Lebensbereiche von Mikroorganismen im Lebensraum Meer (stark schematisiert; Steigungswinkel und senkrechte Maße stark übertrieben). (1) Offener Ozean; (2) oberer Sedimentbereich; (3) tiefer Sedimentbereich; (4) Hydrothermalquellen. Kalte Quellen (sog. "cold seeps"; s. Text) der Kontinentalränder sind hier nicht gekennzeichnet. Jeder dieser Lebensbereiche repräsentiert ein Forschungsgebiet mariner Mikrobiologie; jedoch umfaßt die marine Mikrobiologie darüber hinaus noch weitere Forschungsgebiete und Forschungsgegenstände (z.B. Salzmarschen, mikrobielle Matten, permanent kalte Habitate, diverse Symbiosen), die aus dem Schema nicht hervorgehen.

**Abb. 2.** Kohlenstoff- und Schwefelkreislauf im Meer. (1) Photosynthese; (2) aerober Abbau im Wasser (ohne Einzelheiten der Nahrungskette) und in den oberen Sedimentschichten; (3) anaerober mikrobieller Abbau über mikrobielle Sulfatreduktion; (4) anaerobe mikrobielle Oxidation von Methan mit Sulfat; (5) mikrobielle Methanogenese im Sediment in Abwesenheit von Sulfat; (6) Bildung von Methan und Erdöl (bestehend hauptsächlich aus Kohlenwasserstoffen) über chemische Langzeitreaktionen (Katagenese); (7) mikrobielle (und teils chemische) Reoxidation von Schwefelwasserstoff mit Sauerstoff; (8) anaerobe mikrobielle Oxidation bestimmter Erdölkohlenwasserstoffe (*n*-Alkane, Alkylbenzole) mit Sulfat; (9) aerobe mikrobielle Oxidation von Erdöl, wenn dieses über natürliche Austritte ("hydrocarbon seeps") oder Ölkatastrophen in die Umwelt gelangt.

**Abb. 3.** Mikroskopische Aufnahmen von lebenden Zellen sulfatreduzierender Bakterien, die aus marinen Sedimenten isoliert wurden (Beispiele). Der Balken (anwendbar auf alle Aufnahmen) entspricht 10 µm. (a) Gekrümmte Zellen (*Desulfovibrio salexigens*); (b) Zellen mit Gasvesikeln (*Desulfobacterium vacuolatum*); (c) gleitend bewegliche, mehrzellige Fäden (*Desulfonema ishimotoi*); (d) eine Art (*Desulfosarcina variabilis*), die hauptsächlich in Aggregaten (links), daneben aber auch in Form von Einzelzellen (rechts) vorkommt.

**Abb. 4.** Beispiel eines anaeroben Schwefelkreislaufs auf kleinstem Raum. Eine *Thioploca* Art, ein fädiges Riesenbakterium, speichert in ihren großen Vakuolen Nitrat aus dem Meerwasser. Nitrat dient in Abwesenheit von Sauerstoff als Elektronenakzeptor für die energieliefernde Oxidation von Schwefelwasserstoff und wird dabei zur Stufe des Ammoniaks reduziert. *Thioploca* Arten können mit dünneren Zellfäden von *Desulfonema* Arten vergesellschaftet sein, welche Schwefelwasserstoff durch Sulfatreduktion mit organischen Verbindungen bilden. (a) Mikroskopische Aufnahme von Zellen, die fixiert und mit gruppenspezifischen DNA-Sonden (markiert mit Fluoreszenzfarbstoff) behandelt wurden; der Balken entspricht 25 µm. (b) Schema des postulierten Schwefelkreislaufs zwischen *Desulfonema* und *Thioploca*.

**Abb. 5.** Hypothesen zum Zusammenwirken von Archaeen (Archaeobakterien; A) und sulfatreduzierenden Bakterien (B) in einem Konsortium bei der anaeroben Oxidation von Methan. Eine mikroskopische Aufnahme findet sich bei Amman (2001). (a) Oxidation von Methan zu CO<sub>2</sub> durch das Archaeon, wobei die Elektronen (8 e<sup>-</sup> pro Molekül CH<sub>4</sub>) über einen Träger auf das sulfatreduzierende Bakterium übertragen werden. Als Elektronenträger wurde z.B. H<sub>2</sub> diskutiert (H<sub>2</sub> → 2 H<sup>+</sup> + 2 e<sup>-</sup>), doch sind andere Elektronenträger nicht auszuschließen (s. Text und dortige Zitate). (b) Bildung einer organischen Verbindung direkt aus Methan, die auf das sulfatreduzierende Bakterium übertragen und dort oxidiert wird. Als organische Verbindung wurde z.B. Acetat (Essigsäure) diskutiert.