

Die Mikrogenmatte – das kleinste Ökosystem der Welt

Ulf Karsten und Michael Kühl

Die kleinsten Ökosysteme sind mikrobielle Lebensgemeinschaften, die meistens nur wenige Millimeter dicke Schichten ausbilden. Diese können vollständige Stoffkreisläufe durchführen aufgrund eines engen physiologischen Zusammenwirkens einer Vielzahl von photosynthetisch und respiratorisch aktiven Mikroorganismen.

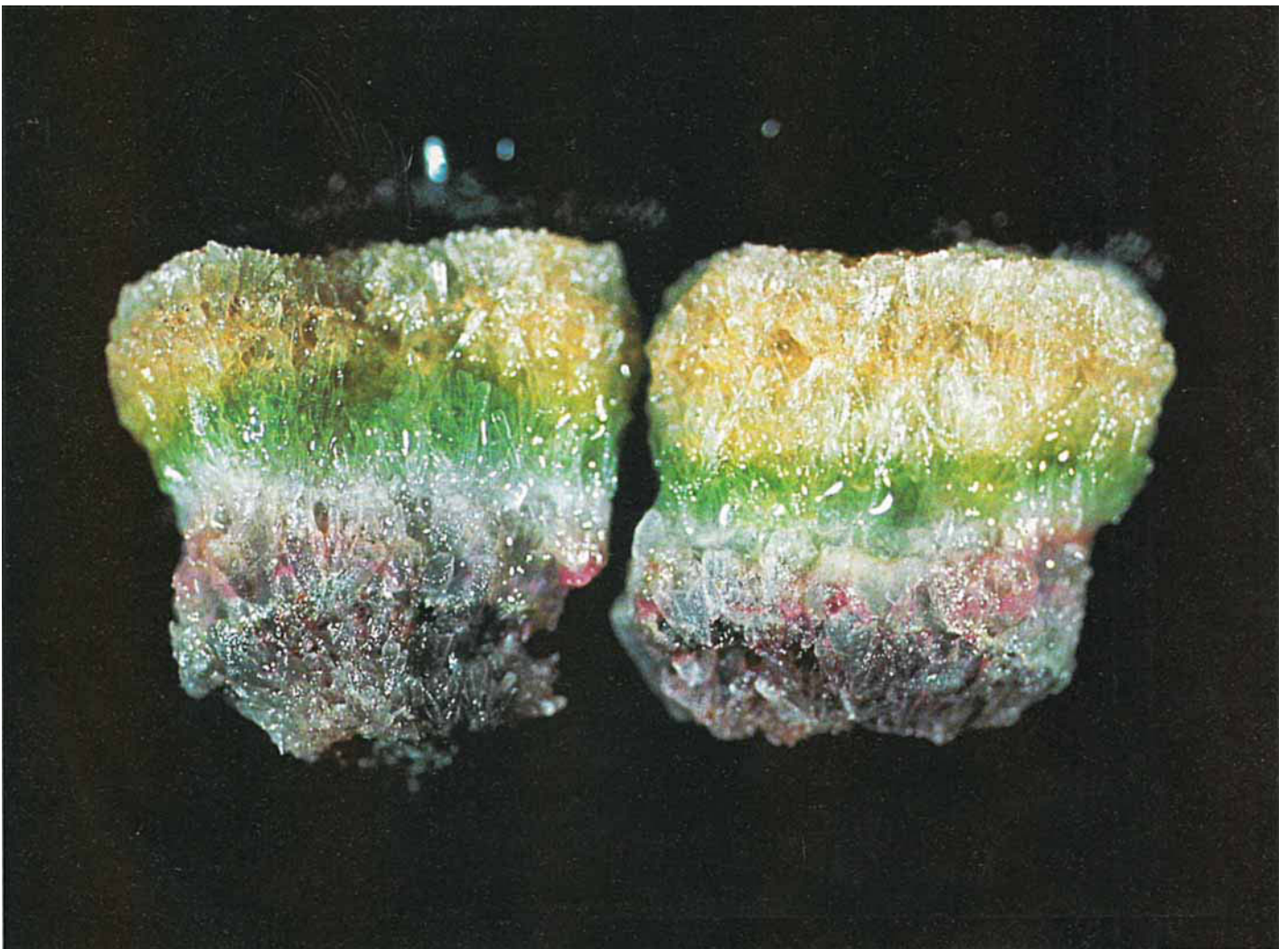


Abb. 1. Gipskruste aus einer Salzgewinnungsanlage am Roten Meer in Israel. Die unterschiedlichen Färbungen stammen von verschiedenen phototrophen Mikroorganismen.

Unter Mikrobenmatten versteht man im allgemeinen Bakteriengesellschaften aus phototrophen Mikroorganismen. Darüber hinaus gibt es aber auch Matten, in denen Arten der chemotrophen Bakteriengattungen *Beggiatoa* und *Thioploca* oder auch Pilze dominieren. Der Ausdruck „Matte“ bezieht sich auf ein zusammenhängendes, geschichtetes, mit organischer Materie angereichertes System, das solche Lebensgemeinschaften auf festen Oberflächen von Böden, Felsen und aquatischen Sedimenten bilden [1]. Die verschiedenen Mikroorganismengruppen leben miteinander in einem „mikroskopischen Dschungel“ (Abbildung 3) von sehr geringer Größe, häufig nur von wenigen Mikrometern bis Millimetern. Sie beeinflussen und prägen durch physikalische und biologisch-chemische Barrieren sowie durch ihren Stoffwechsel maßgeblich die Unterlage, auf der sie wachsen [3, 9 und darin zitierte Literatur]. Die Mikroorganismen durchwuchern diese mit einzelligen und fädigen Formen und scheiden häufig festigende, „klebrige“ Substanzen aus. Die mechanische Stabilität von Mikrobenmatten, welche Ausdehnungen von vielen Quadratkilometern erreichen können (zum Beispiel in der Antarktis oder an Mangrovenstandorten), ist beachtlich [4]. Man findet sie von den Polargebieten bis zu den Tropen in allen Lebensräumen der Erde. Typische Standorte sind hypersaline Seen und Lagunen (Salinen), Gewässer in der Antarktis, saure und alkalische Seen, heiße Quellen, Wüsten, Tiefseesedimente oder auch das offene Sandwatt und die Gezeitenzone der Ostfriesischen Inseln (Beispiele siehe Abbildungen 2 bis 9) [1].

Einen aus physiologischer Sicht sehr interessanten Lebensraum stellen reine Salzkrusten in Salzgewinnungsanlagen beispielsweise in Guerrero Negro in Baja California, Mexiko oder am Toten Meer in Israel dar. Diese Salzkrusten bestehen zu mehr als 25% aus Gipskristallen (CaSO_4), und die hier lebenden Mikroorganismen liegen „eingepökelt“ und dennoch metabolisch aktiv in der Gipsmatrix (Abbildung 1) [14]. In tropischen Zonen und in Mangrovenwäldern sind Wachstum der Matten und physiologische Aktivität der Organismen nicht auf bestimmte Jahreszeiten begrenzt. Wo die Matten durch hypersaline Bedingungen konserviert und nicht durch bohrende, wühlende oder fressende Aktivitäten der Fauna zerstört werden, können sie

Dicken bis zu mehreren Metern erreichen. In den aquatischen Lebensräumen, insbesondere in der Gezeitenzone tragen die Mikrobenmatten nicht nur zur Verfestigung des Sedimentes bei, sondern auch zur Primärproduktion des jeweiligen Standortes. Untersuchungen über die Produktivität und Biomasse von Matten aus dem hypersalinen Solar Lake (Sinai; Abbildung 9A) zeigen beispielsweise Größenordnungen, die mit denen von tropischen Regenwäldern vergleichbar sind, welche allgemein als produktivstes Ökosystem angesehen werden [5].

Alle Habitate, in denen Mikrobenmatten vorkommen, haben eines gemeinsam: Sie weisen so extreme Umweltbedingungen auf, daß es in der Regel keine Konkurrenz durch niedrigere oder höhere Pflanzen und auch keine Beeinträchtigungen durch mattenzerstörende Tiere gibt.

Mattenaufbau

Mikrobenmatten bestehen typischerweise aus wenigen unterschiedlichen Gruppen von Mikroorganismen, die vertikal definierte Schichten bilden (Abbildung 10) [3]: Die Kieselalgen befinden sich in der Regel an der Oberfläche der Matte, gefolgt von Cyanobakterien, farblosen Schwefelbakterien, Schwefelpurpurbakterien und sulfatreduzierenden Bakterien. Unterhalb dieser Organismen befindet sich meistens eine ausgedehnte, schwarze Schicht aus Eisensulfid, deren Farbe und fauliger Geruch nach Schwefelwasserstoff typisch für viele aquatische Sedimente ist. Oberhalb der Kieselalgen und Cyanobakterien findet man eine diffuse Grenzfläche, die eine Übergangszone zwischen der Oberfläche der Matte und der darüberliegenden Wassersäule darstellt [6]. Diese wäßrige Grenzflächenschicht ist häufig nur 0,1 bis 0,5 Millimeter dick und zeichnet sich durch eine hohe Viskosität aus. Während in der Wassersäule der Transport von gelösten chemischen Verbindungen durch Konvektion und Eddy Diffusion, das heißt letztlich durch die Wasserströmung, bestimmt wird, spielen diese physikalischen Prozesse in der Grenzflächenschicht keine Rolle. Statt dessen dominiert hier die molekulare Diffusion alle Austauschvorgänge gelöster Substanzen zwischen der Matte und ihrer Umgebung. Die Grenzflächenschicht stellt somit eine physikalische Barriere dar und fordert von den hier lebenden Kieselalgen und Cyanobakterien entsprechende Anpassungen. Mobilität und chemo-

taktische Reaktionen der hier lebenden Mikroorganismen stellen eine Form der Adaptation an die sich ständig ändernden Umweltbedingungen dar.

Metabolismus der Cyanobakterien

Die gemeinsame metabolische Aktivität der verschiedenen Mikroorganismen resultiert in steilen chemischen Mikrogradienten innerhalb der Matte, insbesondere an Sauerstoff und Sulfid (Abbildung 10). Die treibende Kraft der meisten Mattentypen ist die Photosynthese der Cyanobakterien und der häufig vorkommenden einzelligen Kieselalgen. In dem Maße wie die Photosynthese, insbesondere der Cyanobakterien, durch abiotische Faktoren beeinflusst wird, werden auch alle anderen Prozesse in den Matten beeinträchtigt. Cyanobakterien spielen bei der Entstehung und Entwicklung der meisten Mattentypen als Pionierorganismen der Sedimente eine entscheidende Rolle. Die Kombination von oxygener Photosynthese und Stickstofffixierung macht Cyanobakterien relativ unabhängig von vielen Nährstoffen im Sediment. Nur Prokaryoten besitzen die Fähigkeit zur Fixierung molekularen Stickstoffs aus der Luft. Die Primärproduktion und Stickstofffixierung der Cyanobakterien führt zum Eintrag organischer Verbindungen („Dünger“) durch Exkretion, Lyse und Abbau toter Zellen in das Sediment und ebnet im weiteren Verlauf der Mattenentwicklung den Weg für die Besiedlung durch heterotrophe Bakterien. Das von den Cyanobakterien produzierte organische Material wird durch gärende Bakterien zu reduzierten Verbindungen umgesetzt, die den sulfatreduzierenden Mikroorganismen als Nahrungsquelle dienen, indem die Elektronen dieser energiereichen Substrate auf Sulfat als Elektronenakzeptor übertragen werden. Dabei entsteht Schwefelwasserstoff (H_2S), welcher an die Umgebung abgegeben, von den benachbarten farblosen Schwefelbakterien und Schwefelpurpurbakterien aufgenommen und zu Sulfat reoxidiert wird.

Metabolismus der schwefel- und sulfatreduzierenden Bakterien

Die aeroben, farblosen Schwefelbakterien sind chemotrophe Organismen, die vor allem das freigesetzte H_2S , aber auch andere reduzierte Formen des Schwefels mit Hilfe von Sauerstoff oxidieren, um auf diesem Wege Energie zu gewinnen. Dabei wird neben Sul-

2 a



2 b

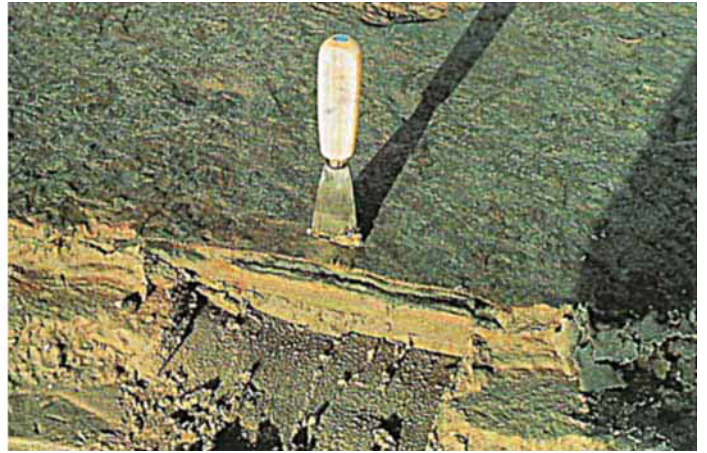


Abb. 2. (A) Mikrobenmatte auf einer Sandwattfläche der ostfriesischen Insel Norderney. Diese Lebensgemeinschaft kann viele Quadratmeter bedecken und führt somit zu einer Verfestigung des Sediments. (B) Vergrößerte Queransicht dieser Mikrobenmatte. Die Schichtungen entstehen aufgrund der metabolischen Aktivität verschiedener Mikroorganismen (siehe Text). (C) Lichtmikroskopische Aufnahme von Mikroorganismen, die in diesem Mattentyp dominierend sind. Es finden sich vor allem verschiedene Arten fädiger Cyanobakterien, aber auch einige eukaryotische Kieselalgen.

2 c



3

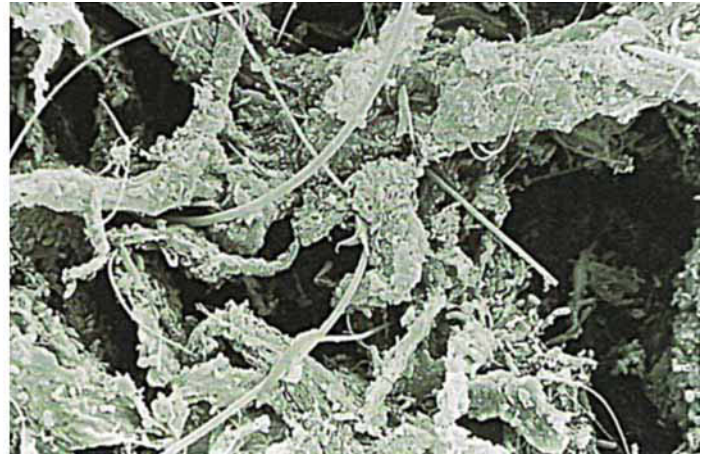


Abb. 3. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme einer Vielzahl typischer Mikroorganismen (zum Beispiel fädige Cyanobakterien) aus einer Matte.

4



5

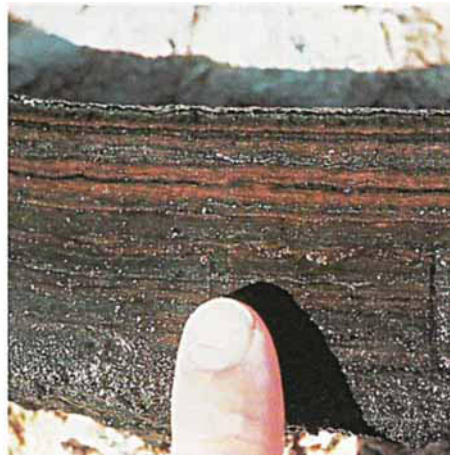


Abb. 4. Mikrobenmatte aus der Sippewissett Salzmarsch, Woods Hole, USA.

Abb. 5. Queransicht auf eine ständig mit Wasser bedeckte Matte aus einer hypersalinen Salzgewinnungsanlage in Guerrero Negro, Mexiko. Der Salzgehalt entspricht fast der dreifachen Meerwasserkonzentration. Die Matte wird von dem Cyanobakterium *Microcoleus chthonoplastes* beherrscht.

6 a



6 b



Abb. 6. (A) Mikrobenmatte in der Lagune Ojo de Libre in Guerrero Negro, Baja California, Mexiko. Dieser Lebensraum wird von den Gezeiten beeinflusst. (B) Vergrößerte Darstellung dieser von dem Cyanobakterium *Lyngbya* spec. gebildeten Matte.

7 a



7 b



Abb. 7. (A) Mikrobenmatte an der 80–90 °C heißen Hillside Quelle im Yellowstone National Park, USA. Die Matte bildet sich vor allem an den kühleren Abflüssen aus. (B) Die leuchtend orange Farbe entsteht aufgrund der Bildung hoher Carotenoidkonzentrationen durch die Cyanobakterienarten *Phormidium* spec. und *Synechococcus* spec., aus denen dieser Mattentyp aufgebaut ist.

8 a



8 b



Abb. 8. (A) Mikrobenmatten an der 55–65 °C heißen Octopus-Quelle im Yellowstone National Park, USA. (B) Querschnitt durch eine Matte von diesem Standort. Die oberen beiden Schichten werden von dem einzelligen Cyanobakterium *Synechococcus lividus* gebildet. Die unterschiedliche Färbung beider Horizonte stellt eine Anpassung an die jeweils vorherrschenden Lichtbedingungen dar. Das phototrophe Bakterium *Chloroflexus aurantiacus* bildet die rote Schicht.

9 a



9 b

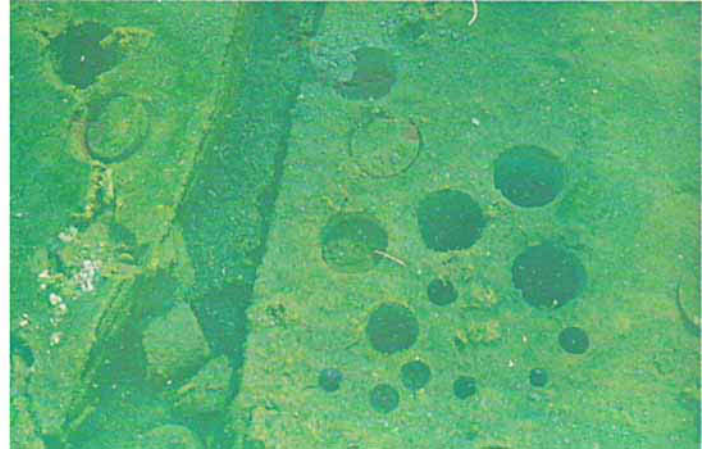


Abb. 9. (A) Übersichtsaufnahme des Salzsees Solar Lake in Ägypten. (B) Mit Probenlöchern versehene Mikrobenmatte auf dem Grund des Solar Lake. Dieser Mattentyp ist sehr ähnlich aufgebaut und geschichtet wie der aus der Salzgewinnungsanlage in Guerrero Negro in Mexiko (siehe Abbildung 5).

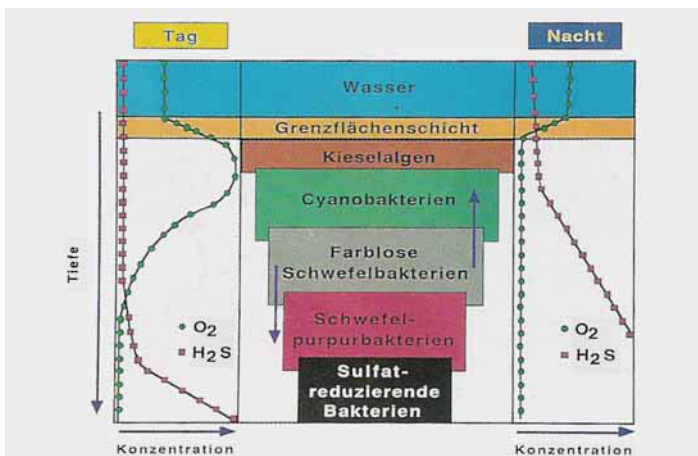


Abb. 10. Typischer Aufbau einer Mikrobenmatte. Dargestellt sind auch die Verteilung der Sauerstoff- und Schwefelwasserstoffkonzentrationen in verschiedenen Tiefen der Matte am Tag und in der Nacht. (Verändert nach [3].)

fat auch elementarer Schwefel freigesetzt, welcher sowohl extrazellulär als auch intrazellulär abgelagert wird. Das Sulfat kann wiederum von den sulfatreduzierenden Bakterien genutzt werden. Im Gegensatz zu den aeroben, farblosen Schwefelbakterien sind die Schwefelpurpurbakterien anaerobe, phototrophe Mikroorganismen. Schwefelpurpurbakterien können Schwefelwasserstoff und andere reduzierte Schwefelverbindungen mit Hilfe des Lichtes oxidieren und als Elektronendonatoren zur Reduktion von CO_2 nutzen. Der dabei entstehende elementare Schwefel wird zeitweilig intrazellulär deponiert. Die Schwefelpurpurbakterien brauchen zwar genau wie die Cyanobakterien Licht für ihren Stoffwechsel, absorbieren jedoch nur den langwelligeren, infraroten Bereich des Spektrums, der von Cyanobakterien nicht mehr zur Photosynthese genutzt werden kann. Obwohl beide phototrophe Gruppen

an Schwachlichtbedingungen angepaßt sind, ist der Photosyntheseapparat der Schwefelpurpurbakterien bei deutlich niedrigeren Photonennfluenzraten als der bei den Cyanobakterien gesättigt.

Der von den sulfatreduzierenden Bakterien freigesetzte Schwefelwasserstoff beeinträchtigt die Physiologie der Cyanobakterien erheblich. Wird viel H_2S in der Matte produziert und unterhalb der Cyanobakterienschicht angesammelt, so kann es deren oxygene Photosynthese und Wachstum hemmen. Als Folge ist das Gesamtsystem beeinträchtigt. Dieser mögliche negative Effekt des H_2S ist jedoch in den meisten Fällen durch eine kombinierte Detoxifikation innerhalb der Matte mit Hilfe der farblosen Schwefelbakterien und der Schwefelpurpurbakterien auf ein Minimum beschränkt. Die ersteren haben zwar eine deutlich höhere Affinität für

H_2S als die Schwefelpurpurbakterien, jedoch ist ihre Aktivität durch den niedrigen Sauerstoffpartialdruck in ihrem unmittelbaren Milieu beeinträchtigt. Als Folge oxidieren die farblosen Schwefelbakterien das H_2S nur unvollständig zu verschiedenen Schwefelverbindungen (wie Schwefel, Thiosulfat, Polysulfide), während die Schwefelpurpurbakterien diese Oxidationsprodukte dann als Elektronendonatoren verwerten. Würden unter diesen sauerstofflimitierten Bedingungen Schwefelpurpurbakterien fehlen, wären die farblosen Schwefelbakterien nicht in der Lage, eine niedrige H_2S -Konzentration in der Matte aufrechtzuerhalten. Dies verdeutlicht, daß erst das Zusammenspiel aller vier Mikroorganismengruppen ein optimales Wachstum und eine optimale Entwicklung dieses kleinen Ökosystems ermöglicht [3].

Wie man Mikrobenmatten sondiert

Aufgrund der geringen Größe der verschiedenen Prokaryotentypen in den Mikrobenmatten wurden diese früher methodisch nur sehr unvollständig studiert. Schon in einem Kubikzentimeter einer Matte drängen sich Millionen dieser Winzlinge.

In diesem Gewimmel die näheren Lebensumstände und die Lebensweise einzelner Mikroben aufzudecken, erfordert entsprechende Mikromethoden. Erst seit rund 15 Jahren verfügt man über Instrumente mit dem notwendigen „Scharfblick“ für mikrobielle Habitate – über Mikrosensoren, bis zu zwanzigmal dünner als ein menschliches Haar, die wichtige chemische und physikalische Parameter in

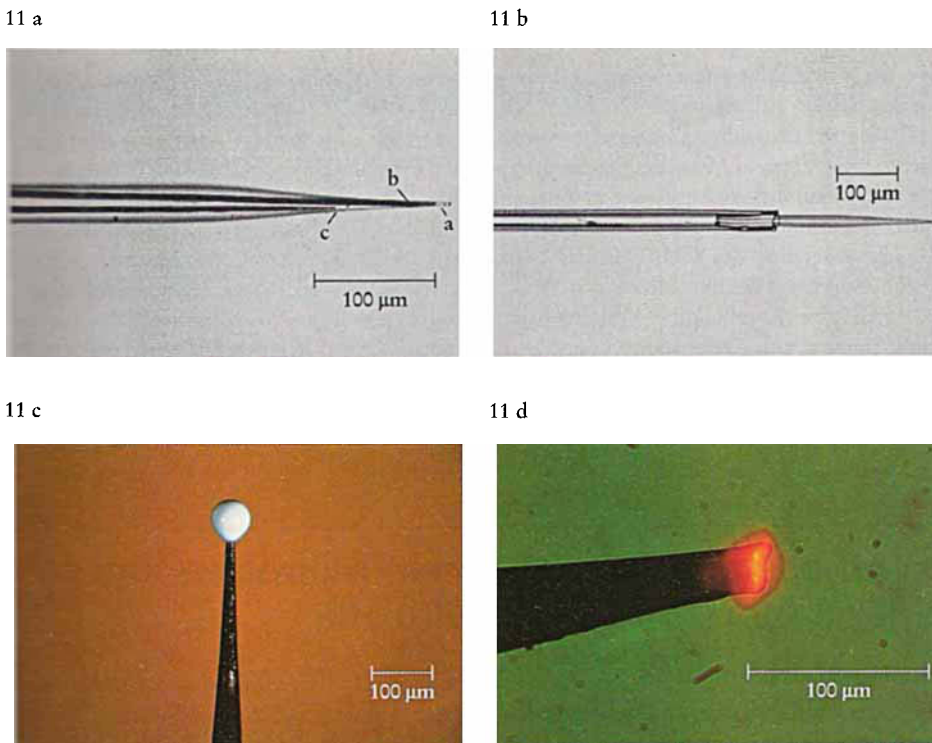


Abb. 11. Beispiele für Mikrosensoren, wie sie in Mikrobenmatten verwendet werden. (A) Sauerstoff-Mikroelektrode. Sauerstoff diffundiert durch die Silikonmembran an der Spitze der äußeren, mit Elektrolyt gefüllten Glaskapillare (0,005 mm Durchmesser) (a) und reagiert an einer negativ geladenen und vergoldeten Platinkathode (b). Der sich einstellende elektrische Strom ist proportional zur Sauerstoffkonzentration an der Meßspitze. Eine nachgeschaltete negativ geladene Schutzkathode (c) sorgt dafür, daß überschüssiger Sauerstoff aus dem Elektrolyten entfernt wird. (B) pH-Mikroelektrode, die wie eine konventionelle Labor-pH-Glaselektrode arbeitet. (C) Optische Mikrosonde zur Messung der räumlich integrierten Photonenfluenzrate. An das Ende einer zugespitzten optischen Glasfaser wird eine lichtstreuende Kugel (<0,1 mm Durchmesser) befestigt, die Licht aus verschiedenen Richtungen mit der gleichen Wahrscheinlichkeit in die Faser inkoppelt. (D) Optischer Sauerstoff-Mikrosensor (Optrode). Am Ende einer zugespitzten Glasfaser wird ein fluoreszierender Farbstoff in einer Polymermatrix immobilisiert. Die Fluoreszenz des Farbstoffes ist von der Sauerstoffkonzentration an der Meßspitze abhängig. Sowohl blaues Anregungs- als auch rotes Fluoreszenzlicht werden mit Hilfe eines Strahlteilers durch dieselbe Glasfaser geleitet. (Der Maßstab auf allen Bildern entspricht einer Länge von 0,1 mm (der typische Durchmesser eines menschlichen Haars).)

der unmittelbaren Umgebung von Bakterien erfassen [15, 16]. Dazu gehören der pH-Wert, die Temperatur sowie die Konzentration von Sauerstoff, Schwefelwasserstoff und andere für die Mikroorganismen bedeutsame Substanzen (Abbildungen 11A, B). Letztere mißt man auf elektrochemischem Wege. Auch wurden Mikrosensoren zur Bestimmung des Lichtfeldes (Photonenfluenzrate, spektrale Zusammensetzung, UV usw.) innerhalb einer Matte entwickelt (Abbildung 11C) [2, 10, 12]. Seit kurzem besteht die Möglichkeit, mit optischen Mikrosensoren, Optroden, zu arbeiten (Abbildung 11D) [7]. Als Meßfühler dient das Ende einer zugespitzten Lichtleitfa-

ser, belegt mit fluoreszierendem Farbstoff, dessen Leuchtverhalten sich abhängig von chemischen Größen im Umfeld der Spitze ändert, beispielsweise mit der Sauerstoffkonzentration. Über die Faser leitet man zunächst definiertes Licht in die Meßspitze, regt damit den Farbstoff an und analysiert dann das zurücklaufende, aufgrund chemischer Wechselwirkungen modifizierte Fluoreszenzlicht.

Eine eigene Arbeitsgruppe am Bremer Max-Planck-Institut für Marine Mikrobiologie entwickelt und fertigt solche Meßfühler.

Die Gipskruste

Während ein Großteil mariner Mikrobenmatten so aufgebaut ist und funktioniert wie dargestellt, gibt es insbesondere in Lebensgemeinschaften, die innerhalb von Gipskrusten vorkommen, deutliche Abweichungen. Salzkusten aus dem Roten Meer weisen beispielsweise im Seitenprofil drei charakteristische Schichten auf:

- Die oberen 1–2 cm sind orange-braun gefärbt,
- darunter befindet sich ein etwa 1 cm dicker, grüner Bereich,
- anschließend folgt eine dünnere 0,3–1 cm umfassende, leuchtend rote Schicht (Abbildung 1).

Manchmal findet man zwischen der grünen und der roten Zone auch noch eine dünne Lage an farblosen Schwefelbakterien. Unterhalb der roten Lage ist die Kruste aufgrund der Aktivität sulfatreduzierender Bakterien meist sulfidisch und schwärzlich gefärbt. Die orange-braune Schicht wird von einzelligen, carotenoidreichen Cyanobakterien der Gattung *Aphanothece* dominiert. Im grünen Bereich trifft man auf weitere Cyanobakterien, auf einzellige *Synechococcus*- und filamentöse *Phormidium*-Arten. Die rote Zone beherbergt vor allem Schwefelpurpurbakterien der Gattungen *Chromatium* und *Ectothiorhodospira* oder *Rhodospirillum*.

Um die Farben der jeweiligen Schichten bestimmten photobiologischen Funktionen zuzuordnen zu können, müssen die Lagen mechanisch voneinander getrennt und die Pigmente mit Hilfe organischer Lösungsmittel extrahiert werden. Diese Extrakte analysiert man dann qualitativ und quantitativ unter Einsatz von HPLC (High Performance Liquid Chromatography). In phototrophen Mikroorganismen findet man eine Vielzahl unterschiedlicher Carotenoide, die alle im blauen Spektralbereich des Lichtes von etwa 430–530 nm absorbieren. Die Hauptfunktion dieser Verbindungen ist die der Lichtenergieabsorption und deren Weiterleitung auf die Reaktionszentren der Photosysteme. Darüber hinaus haben Carotenoide eine wichtige Schutzfunktion gegen photooxidative Zerstörung des Photosyntheseapparates unter erhöhter Sonneneinstrahlung. Eine Pigmentanalyse der drei farbigen Lagen der Gipskruste belegt eindeutig, daß insbesondere in der orange-braunen Schicht Lichtschutz-Carotenoide

angereichert werden (Abbildung 12). Der Anteil dieser Verbindungen nimmt jedoch kontinuierlich ab, je tiefer man in das System eindringt. Auf der anderen Seite ist der Anteil an Lichtsammel-Carotenoiden in allen Bereichen etwa gleich groß. Das proportionale Verhältnis der beiden Pigment-Funktionsklassen in den jeweiligen Schichten stellt eine wichtige Anpassung an die vorherrschenden Lichtbedingungen im System dar. Gerade die Organismen des orange-braunen Bereiches sind an ihrem natürlichen Standort in Israel einer extrem hohen Sonneneinstrahlung ausgesetzt.

Mit der Entwicklung faseroptischer Mikrosonden (siehe Erläuterungen in Abbildung 11C) ist es erstmalig möglich geworden, Lichtbedingungen in Mikrobenmatten mit einer hohen räumlichen Auflösung zu untersuchen. Die Photonenflussrate und spektrale Zusammensetzung des Lichtes in der Gipskruste ändert sich deutlich mit steigender Tiefe durch eine Kombination von intensiver Lichtstreuung und Absorption in der Matrix aus Gipskristallen und Exopolymeren als auch aufgrund des Vorkommens diverser photosynthetisch aktiver Mikroorganismen mit unterschiedlichen Pigmentzusammensetzungen (Abbildung 13). Die intensive Streuung und Reflexion des Lichtes führen in den obersten Schichten der Kruste zu einer lokalen Erhöhung der Photonenflussrate, so daß hier bis zu zweimal höhere Werte im Vergleich zur einstrahlenden Photonenflussrate an der Krustenoberfläche gemessen werden können. Mit steigender Tiefe werden zuerst die kurzwelligeren, blauen Anteile des Lichtes (450–500 nm) herausgefiltert. Dies geschieht überwiegend in der oberen orange-braunen Schicht, wo große Mengen an Carotenoiden vorkommen (siehe oben). Infolgedessen erreichen nur etwa 0,1% des blauen Lichtes die

Abbildung 12) Die intensive Streuung und Reflexion des Lichtes führen in den obersten Schichten der Kruste zu einer lokalen Erhöhung der Photonenflussrate, so daß hier bis zu zweimal höhere Werte im Vergleich zur einstrahlenden Photonenflussrate an der Krustenoberfläche gemessen werden können. Mit steigender Tiefe werden zuerst die kurzwelligeren, blauen Anteile des Lichtes (450–500 nm) herausgefiltert. Dies geschieht überwiegend in der oberen orange-braunen Schicht, wo große Mengen an Carotenoiden vorkommen (siehe oben). Infolgedessen erreichen nur etwa 0,1% des blauen Lichtes die

Bestimmung von Photosynthese und Respiration in Mikrobenmatten mit Hilfe einer Sauerstoff-Mikroelektrode

Dunkel-Respiration und Netto-Photosynthese

Im Dunkeln führen Atmungsprozesse in der Mikrobenmatte zu einem Nettoverbrauch von Sauerstoff, der vom darüberliegenden Wasserkörper über die diffusive Grenzflächenschicht in die Mikrobenmatte hineindiffundiert. Umgekehrt bedingt die Photosynthese im Licht die Netto-Produktion von Sauerstoff, welcher über die Grenzflächenschicht ins Wasser herausdiffundiert. In beiden Fällen führt dies zur Bildung eines linearen Sauerstoffgradienten in der diffusiven Grenzflächenschicht. Verwendet man nun das erste Fick'sche Gesetz zur Beschreibung einer eindimensionalen Diffusion, kann der gesamte diffusive Sauerstofffluß J über die Grenzschicht als

$$J = -D_0 \frac{dC}{dz} \quad (1)$$

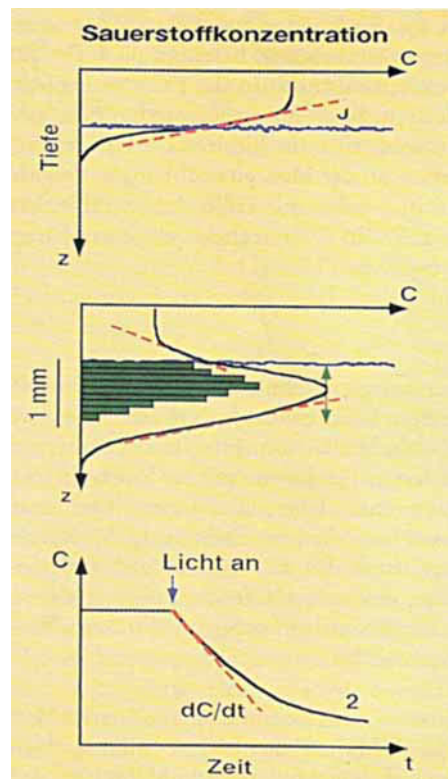
(wobei $\frac{dC}{dz} = \text{konstant}$)

berechnet werden. Hierbei ist D_0 der molekulare Diffusionskoeffizient von Sauerstoff in Wasser und dC/dz die Steilheit des linearen Sauerstoffprofils in der diffusiven Grenzflächenschicht (C – Konzentration, z – Wegstrecke). Im Dunkeln entspricht J also der gesamten Sauerstoffrespiration in der Mikrobenmatte, während im Licht J ein Maß für die Netto-Sauerstoffproduktion (Netto-Photosynthese) darstellt. Somit lassen sich Netto-Dunkel-Respiration und Netto-Photosynthese leicht aus den mit Mikrosensoren gemessenen Sauerstoffprofilen berechnen.

Brutto-Photosynthese

Die Sauerstoffkonzentration (C) zu einer gegebenen Zeit (t) in jeder Tiefe (z) einer Mikrobenmatte ist durch das Zusammenwirken von Sauerstoffproduktion (Photosynthese, P), Sauerstoffzehrung (Respiration, R) und Diffusion bestimmt (zweites Fick'sches Diffusionsgesetz):

$$\frac{dC(z)}{dt} = D_s \frac{d^2C(z)}{dz^2} + P(z) - R(z) \quad (2)$$



hier ist D_s der Diffusionskoeffizient für Sauerstoff in der Mikrobenmatte. Nach einer gewissen Zeit im Licht stellt sich ein Gleichgewicht zwischen den genannten Prozessen ein (steady state), so daß sich die Tiefenverteilung des Sauerstoffs in der Mikrobenmatte nicht mehr verändert:

$$\frac{dC(z)}{dt} = 0 \Leftrightarrow P(z) = R(z) - D_s \frac{d^2C(z)}{dz^2} \quad (3)$$

Wird jetzt plötzlich die Mikrobenmatte abgedunkelt, so ändert sich die Sauerstoffkonzentration wieder nach der Gleichung (2), jedoch im Dunkeln beträgt $P=0$:

$$\frac{dC(t)}{dt} = - \left[R(z) - D_s \frac{d^2C(z)}{dz^2} \right] \quad (4)$$

Betrachtet man nun Gleichung (3) und (4), so gilt unter Annahme konstanter Diffusionsverhältnisse und Respiration unmittelbar vor und nach der Abdunkelung folgende Vereinfachung:

$$P(z) = - \frac{dC(z)}{dt} \quad (5)$$

Die Brutto-Photosynthese in einer gegebenen Tiefe in der Mikrobenmatte kann somit als die Sauerstoffzehrung unmittelbar nach der Abdunkelung bestimmt werden. Paradoxerweise wird die Photosynthese mit Mikroelektroden im Dunkeln gemessen. Sauerstoff-Mikroelektroden haben eine schnelle Ansprechzeit ($<0,5$ Sekunden) und ermöglichen Brutto-Photosynthesemessungen in einer Matte mit einer räumlichen Auflösung $<0,1$ mm.

12

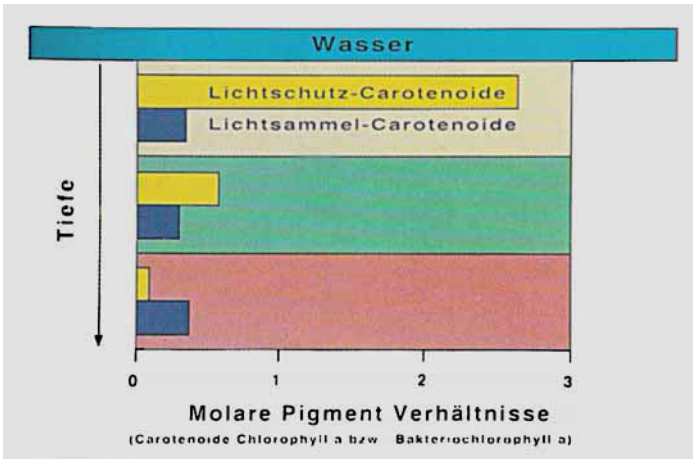


Abb. 12. Pigmentverteilung in den verschiedenen Schichten einer Gipskruste aus einer Salzgewinnungsanlage am Roten Meer in Israel (siehe auch Abbildung 1).

13

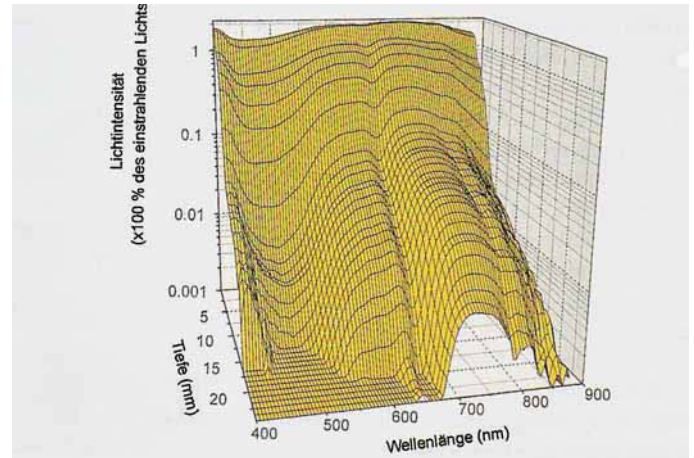


Abb. 13. Spektrale Zusammensetzung und Photonenflussrate des Lichtes innerhalb verschiedener Tiefen einer Gipskruste aus einer Salzgewinnungsanlage am Roten Meer in Israel.

14

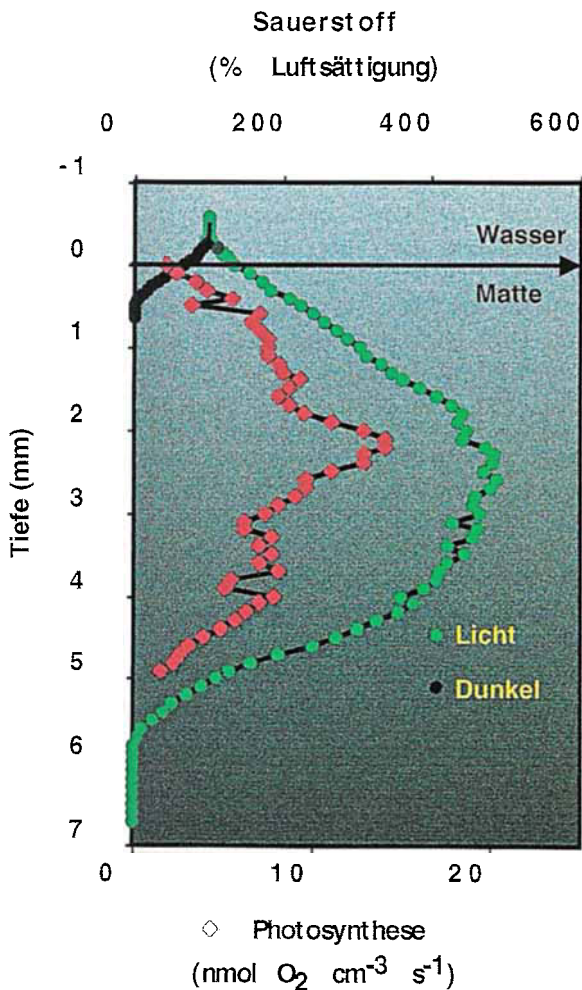


Abb. 14. Tiefenprofil der Sauerstoffkonzentration im Licht (grüne Symbole) und im Dunkeln (schwarze Symbole) und der Photosyntheseaktivität (rote Symbole) in einer hypersalin wachsenden Mikrobenmatte (Eilat, Israel).

15

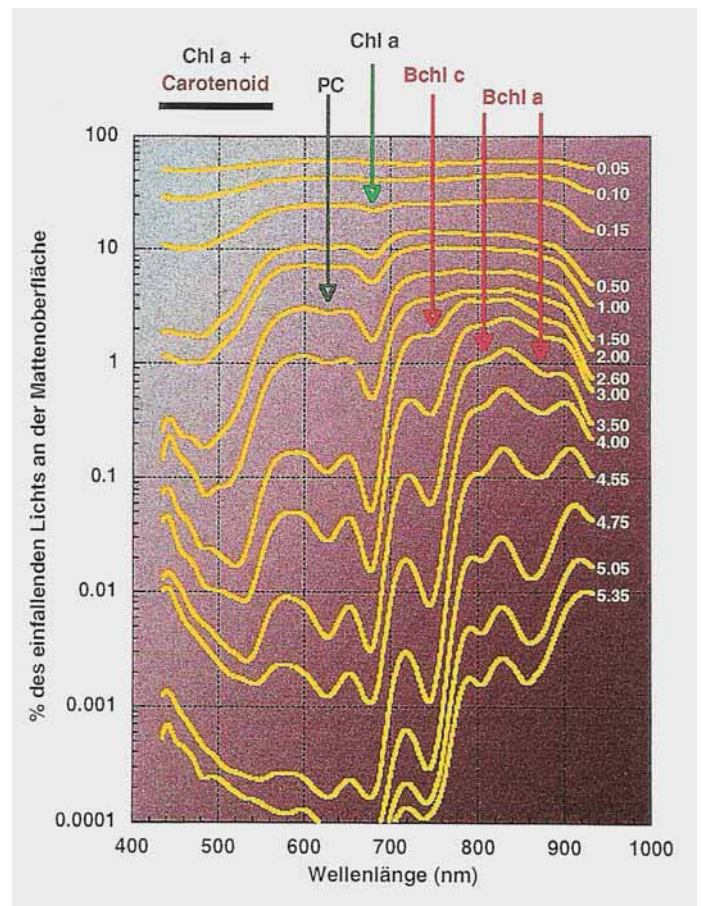


Abb. 15. Veränderung der spektralen Zusammensetzung des einfallenden Lichtes mit zunehmender Eindringtiefe (weiße Zahlenwerte) in eine hypersaline Mikrobenmatte (Eilat, Israel). Diese Änderungen entstehen aufgrund der unterschiedlichen Absorptionseigenschaften von diversen Photopigmenten der in diesem System lebenden phototrophen Mikroorganismen. Bchl a und Bchl c – Bakteriochlorophyll a und c, Chl a – Chlorophyll a, PC – Phycocyanin.

darunterliegende grüne Schicht. In dieser Zone steht deshalb vorwiegend rotes Licht für die Photosynthese der Cyanobakterien zur Verfügung. Als Anpassung an diese spezifischen Lichtverhältnisse weisen die Cyanobakterien einen relativ hohen Anteil an Phycobiliproteinen und Chlorophyll a auf, die im roten Spektralbereich (600–700 nm) absorbieren. Das infrarote Licht (>700 nm) dringt im Vergleich zum sichtbaren Licht viel tiefer in die Kruste ein. Dieses infrarote Licht nutzen die Schwefelpurpurbakterien der tiefgelegenen Schichten für die anoxygene Photosynthese. Die Färbung der verschiedenen Schichten stellt somit eine hervorragende Anpassung der photosynthetischen Mikroorganismen an die vorherrschenden Lichtverhältnisse dar [14].

Die hypersaline Mikrobenmatte

Während sich in der Gipskruste die Lichtverhältnisse und Schichtung der Mikroorganismen innerhalb mehrerer Millimeter verändern und das gesamte System immerhin einige Zentimeter umfaßt, sind vergleichbare Lebensgemeinschaften in den meisten anderen Mikrobenmatten sehr viel kompakter. Hypersaline Matten, beispielsweise aus dem Solar Lake in Ägypten (Abbildung 9A, B), zeigen zwar eine ähnliche Zonierung wie in den Gipskrusten, die dichtere Matrix bedingt jedoch eine sehr viel geringere Eindringtiefe des Lichtes in das System. Außerdem sind die einzelnen Schichten hier nur 0,5–2 mm dick. Die große Dichte der Mikroorganismen führt in diesen Matten zu sehr hohen Umsatzraten verschiedener mikrobieller Prozesse [5]. Die Gegenwart beziehungsweise das Fehlen von Sauerstoff beeinflussen die Verteilung und den Metabolismus der Mikroorganismen in einer Matte. In der Nacht führen eine intensive Sauerstoffzehrung durch Respiration und auch Oxidationsvorgänge (beispielsweise Schwefelwasserstoff) in den obersten 0,5 Millimetern der Matte zu vollständig anoxischen Verhältnissen (Abbildung 14). Im Licht findet dagegen eine enorme Sauerstoffproduktion statt. Der Stofftransport innerhalb der Mikrobenmatte erfolgt meist durch Diffusion, welche über eine Distanz von mehr als einem Millimeter jedoch ein sehr langsamer Prozeß ist. Deshalb findet in der photosynthetisch aktiven Zone der Matte häufig eine Sauerstoffübersättigung statt (bis zu fünfmal höher als in luftgesättigtem Wasser), erkennbar an der Bildung kleiner Gasbläschen nahe der Oberfläche des Systems. Der Sauerstoff diffundiert aus der Produktionszone nach oben

16



Abb. 16. Stromatolith auf den Bahamas.

in die darüberliegende Wassersäule und nach unten in Schichten, wo keine Sauerstoffproduktion stattfindet. Die hohe Photosyntheseaktivität führt zu einer großen Eindringtiefe des Sauerstoffs in die Matte. Im gezeigten Beispiel dringt der Sauerstoff im Licht zehnmal tiefer in die Matte ein als im Dunkeln (Abbildung 14).

Licht spielt somit nicht nur eine wichtige regulierende Rolle für die Photosynthese, sondern auch für die Zonierung und Aktivität vieler aerober und anaerober Stoffumsetzungen in der Mikrobenmatte. Als Konsequenz ergeben sich stetige Veränderungen in den chemischen Gradienten vieler Substrate und Produkte der verschiedenen mikrobiellen Stoffumsetzungen in der Mikrobenmatte. Der Übergangsbereich zwischen oxischen und anoxischen Bedingungen kann sich innerhalb von Sekunden oder Minuten aufgrund einsetzender Photosynthese der Cyanobakterien vertikal verschieben. Besonders Gradientenorganismen, die diesen Übergangsbereich bevorzugen, erfahren durch solche Verschiebungen Beeinträchtigungen. Aerobe Organismen müssen zumindest kurzfristig anaerobe Bedingungen (nachts) überstehen können, während umgekehrt anaerobe Mikroben auch an aerobe Verhältnisse angepaßt sein sollten. Gradientenorganismen können sich häufig entlang der Gradienten bewegen. Die Benutzung von Mikroelektroden läßt sowohl das dynamische Gleichgewicht zwischen Photosynthese und Respiration als auch den

O₂- und H₂S-Kreislauf mit großer räumlicher und zeitlicher Auflösung erkennen. Die dabei gemessenen diurnalen Variationen demonstrieren die hohe Dynamik, die eine Mikrobenmatte birgt.

Als Folge der Kompaktheit dieser hypersalinen Matte dringt das Licht nur bis zu 5 mm tief in das System ein (Abbildung 15). Auch ändert sich die spektrale Zusammensetzung des Lichtes charakteristisch mit der Tiefe aufgrund des Vorkommens spezifischer Photosynthesepigmente. In der oberen 0–1,5 mm umfassenden Schicht findet man vor allem Chlorophyll a und verschiedene Carotenoide in Kieselalgen. Unterhalb der Oberfläche in 1,5–2 mm Tiefe siedeln sich Cyanobakterien (*Microcoleus*, *Phormidium*) an. Entsprechend zeigt das spektrale Signal in dieser Schicht vor allem Chlorophyll a (675 nm) und Phycocyanin (620–625 nm). Unterhalb von 2,5 mm verschieben sich die Absorptionsmaxima in den Rot- und Infrarotbereich. In diesen Schichten gedeihen vor allem Schwefelpurpurbakterien und grüne filamentöse Bakterien der Gattung *Chloroflexus*, die Bakteriochlorophyll a (807 und 865 nm) oder Bakteriochlorophyll c (746 nm) enthalten [11].

Erfolgreiche Mikrobenmatten aus der Frühzeit

Die Erde entstand vor etwa 4,6 Milliarden Jahren. Die ältesten Fossilien sind rund 3,5 Milliarden Jahre alt; dabei handelt es sich aus-

schließlich um einzellige Organismen. Viele Versteinerungen aus dieser Zeit sind als Stromatolithe bis in die Gegenwart erhalten geblieben [13]. Stromatolithe stellen laminare Strukturen in Sedimentgesteinen dar, die durch den Wachstumsrhythmus von Mikrobenmatten entstanden sind (Abbildung 16). Bei diesen fossilen Mikrobenmatten handelt es sich um Cyanobakterien, die vertikale Fäden ausbildeten, in denen sich Sedimentkörner verfangen. Diese wurden wiederum durch eine darauffolgende Lage horizontal ausgerichteter Fäden eingebettet. Die Schichten versteinerten im Laufe der Erdgeschichte und blieben uns als Stromatolithe erhalten.

Mikrobenmatten gedeihen seit etwa drei Milliarden Jahren unter extremen Bedingungen, das heißt bei höchsten und niedrigsten Temperaturen, Photonenflussraten und chemischen Gradienten. Für mehr als eine Milliarde Jahre blieben die stromatolithenbildenden Cyanobakterien und andere benthische Prokaryoten die einzigen Bewohner der Meere. Während dieser Zeit leiteten sie jedoch eine erste große Umwälzung der Biosphäre ein, den Wechsel von reduzierenden zu oxidierenden Bedingungen. Der von ihnen in der Wasserspaltung freigesetzte Sauerstoff war anfangs ein gefährliches Stoffwechselprodukt, gegen das sich die Urorganismen zum Teil durch Einkapselung (Schleime und andere polymere Strukturen) schützen mußten. Diese Kapseln begrenzten zwar die Diffusionsvorgänge, so daß die intrazelluläre Sauerstoffkonzentration ständig sehr niedrig gehalten werden konnte, ermöglichten jedoch einen Austausch mit essentiellen Nährstoffen aus dem umgebenden Milieu. Erst vor etwa zwei Milliarden Jahren wurde Sauerstoff im Meer angereichert und trat in die Atmosphäre über. In diese Zeit fällt auch das Auftreten der ersten Prokaryoten mit einem aeroben, oxidativen Stoffwechsel, der Atmung mit Sauerstoff. Vor etwa 1,4 Milliarden Jahren entstanden die ersten Eukaryoten, die sich aufgrund ihres oxidativen Stoffwechsels und einer sexuellen Fortpflanzung sehr schnell und erfolgreich entwickelten. Die Eukaryoten besetzten schließlich alle wichtigen Lebensräume und verdrängten die Mikrobenmatten an die bereits erwähnten Extremstandorte [9, 8].

Geologisch betrachtet haben die Mikrobenmatten das sedimentäre Geschehen während fünf Sechsteln der Lebensgeschichte der Erde gesteuert. Der offensichtlichste geologische Faktor dieser Lebensgemeinschaften ist der Biotransfer von Energie in tiefere Sediment-

schichten. Zahlreiche Lagerstätten wichtiger Erze (vor allem die so markanten Bändererze) gehen auf mikrobiologische Aktivitäten zurück.

Der Aufbau von Mikrobenmatten und die Zusammensetzung der Mikroorganismen ähneln sich unter gleichen Milieubedingungen selbst in räumlich weit voneinander getrennten Gebieten. Dies ist dadurch zu erklären, daß Mikrobenmatten sehr konservative Strukturen darstellen, die schon früh während der Erdgeschichte entwickelt wurden. Mikrobenmatten gelten als die ältesten Lebensgemeinschaften. Die rezenten Formen der Extremstandorte bieten somit ein ideales, lebendes Forschungsobjekt, an dem die Entstehung der Stromatolithen nachvollzogen und an dem Anpassungen an die Ur-Biosphäre studiert werden können. Gerade für Untersuchungen zum Verständnis der Evolution sind solche Lebensgemeinschaften optimal geeignet.

Ausblick

Die Entwicklung und Anwendung von Mikrosensoren hat viele neue und interessante Einsichten in die unmittelbare physikalische und chemische Umgebung von Mikroorganismen als auch in deren Stoffwechsellösungen gebracht. Viele der auf elektrochemischem Weg messenden Mikrosonden sind jedoch nur unter kontrollierten Bedingungen einzusetzen. Auch sind die Spitzen mechanisch sehr instabil, und die Elektroden weisen nur eine begrenzte Lebensdauer auf. Darüber hinaus verlangt die zeitintensive Herstellung der Mikrosensoren gut geschultes Personal. Die neuartigen Optroden scheinen hier vielversprechende Alternativen darzustellen, auch dank immer preiswerterer und ständig verbesserter optischer oder elektronischer Bauteile.

Ein Problem der Anwendung von Mikrosensoren in Mikrobenmatten liegt in der Tatsache, daß man bei allen Messungen nur die Aktivität oder den aktuellen physiologischen Zustand des Gesamtsystems erfaßt. Um nun auch die Biologie einzelner Organismengruppen und deren Interaktionen untereinander zu studieren, muß auf klassische mikrobiologische Methoden zurückgegriffen werden. Gerade die Kombination moderner Mikrosensor-Technologie mit physiologischen und molekularbiologischen Untersuchungen an Mikroorganismen, die man aus Matten isoliert und im Labor kultiviert, bietet viele neue

Ansätze, die Vielfalt bakteriellen Lebens im kleinsten Ökosystem der Welt zu erforschen und besser zu verstehen.

Microbial mats – the smallest ecosystems of the world

In many more or less extreme habitats mat-forming photoautotrophic and heterotrophic microorganisms establish stable communities which may be considered as archaic, miniature ecosystems. Complete cycles of biomass production and remineralization take place in these mats in matrix areas less than 0.1 mm thick. Special microsensors have been developed which allow the characterization of the microenvironment in these mats at a resolution of a few micrometers, i. e. in the dimensions of the microbial world.

Literatur

- [1] R. W. Castenholz (1994) Microbial mat research: the recent past and new perspectives. In: L. J. Stal, P. Caumette (Hrsg.): *Microbial mats – Structure, development and environmental significance*. NATO ASI series, Vol. G 35. Springer, Berlin, 3–18.
- [2] F. Garcia-Pichel (1995) A scalar irradiance microprobe for the measurement of UV radiation at high spatial resolution. *Photochem. Photobiol.* **61**; 248–254.
- [3] H. van Gernerden (1993) Microbial mats: a joint venture. *Mar. Geol.* **113**, 3–25.
- [4] M. I. Hussain, T. M. Khoja (1993) Intertidal and subtidal blue-green algal mats of open and mangrove areas in the Farasan Archipelago (Saudi Arabia). *Red Sea. Bot. Mar.* **36**, 377–388.
- [5] B. B. Jørgensen, Y. Cohen (1983) Photosynthesis and structure of benthic microbial mats: microelectrode and SEM studies of four cyanobacterial communities. *Limnol. Oceanogr.* **28**, 1075–1093.
- [6] B. B. Jørgensen (1994) Diffusion processes and boundary layers in microbial mats. In: L. J. Stal, P. Caumette (Hrsg.): *Microbial mats – Structure, development and environmental significance*. NATO ASI series, Vol. G 35. Springer, Berlin, 243–253.
- [7] I. Klimant, V. Meyer, M. Kühl (1995) Fiber-optic oxygen microsensors, a new tool in aquatic biology. *Limnol. Oceanogr.* **40**, 1159–1165.
- [8] W. Krumbein, Y. Cohen, M. Shilo (1977) Solar Lake (Sinai). 4. Stromatolithic cyanobacterial mats. *Limnol. Oceanogr.* **22**, 635–656.
- [9] W. Krumbein, M. Villbrandt (1994) Biofilme und Mikrobennatten extremer Lebensräume. In: K. Hausmann, B. P. Kremer (Hrsg.): *Extremophile – Mikroorganismen in ausgefallenen Lebensräumen*. VCH Verlagsgesellschaft, Weinheim, 113–139.
- [10] M. Kühl, B. B. Jørgensen (1994) The light field of microbenthic communities: radiance distribution and microscale optics of sandy sediments. *Limnol. Oceanogr.* **39**, 1368–1398.
- [11] M. Kühl, C. Lassen, B. B. Jørgensen (1994) Optical properties of microbial mats, light measurements with fiber optic microprobes. In: L. J. Stal, P. Caumette (Hrsg.): *Microbial mats – Structure, development and environmental significance*. NATO ASI series, Vol. G 35. Springer, Berlin, 149–165.
- [12] C. Lassen, H. Ploug, B. B. Jørgensen (1992) A fibre-optic scalar irradiance microsensor: application for spectral light measurements in sediments. *FEMS Microbiol. Ecol.* **86**, 247–254.
- [13] D. J. des Marais (1990) Microbial mats and the early evolution of life. *Tree* **5**, 140–143.
- [14] A. Oren, M. Kühl, U. Karsten (1995) An endoevaporitic microbial mat within a gypsum crust: zonation of phototrophs, photopigments, and light penetration. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* (im Druck).
- [15] N. P. Revsbech, B. B. Jørgensen (1986) Microelectrodes: their use in microbial ecology. *Adv. Microb. Ecol.* **9**, 293–352.
- [16] N. P. Revsbech (1994) Analysis of microbial mats by use of electrochemical microsensors: recent advances. In: L. J. Stal, P. Caumette (Hrsg.): *Microbial mats – Structure, development and environmental significance*. NATO ASI series, Vol. G 35. Springer, Berlin, 135–147.

Danksagung

Die Arbeiten wurden von der Max-Planck-Gesellschaft gefördert. Unsere Kollegen Prof. Aharon Oren (University of Jerusalem, Israel) und Prof. Bo Barker Jørgensen (Direktor am Max-Planck-Institut für Marine Mikrobiologie) haben zu den dargestellten Ergebnissen beigetragen. Leslie Prufert-Bebout, Brad Bebout und Andreas Teske (Max-Planck-Institut für Marine Mikrobiologie, Bremen) haben freundlicherweise einige der Abbildungen zur Verfügung gestellt. Prof. Friedrich Widdel (Direktor am Max-Planck-Institut für Marine Mikrobiologie) sowie den beiden Gutachtern sei für die konstruktiven Anmerkungen zum Text gedankt.

Zu den Autoren



Ulf Karsten, geb. 1960. Ab 1981 Studium der Biologie in Bremen. Diplom 1988; Promotion 1990 über die Ökophysiologie antarktischer Grünalgen. Von 1991 bis 1993 Postdoktorand an der Universität Bremen und der University of New South Wales, Sydney, Australia. Während dieser Zeit Arbeiten über Mangrovenalgen. Seit 1993 Postdoktorand am Max-Planck-Institut für Marine Mikrobiologie. Das aktuelle Forschungsinteresse liegt auf dem Gebiet der Ökophysiologie von Mikrobennatten und Cyanobakterien extremer Standorte.



Michael Kühl, geb. 1964. Ab 1983 Studium der Biologie an der Universität Århus, Dänemark. Diplom 1988; Promotion 1992 über Mikrosensorenstudien der optischen Verhältnisse und Stoffumsetzungen in dichten mikrobiellen Lebensgemeinschaften. Seit 1992 als Wissenschaftler in der Arbeitsgruppe Mikrosensortechnologie am Max-Planck-Institut für Marine Mikrobiologie tätig. Aktuelle Forschungsinteressen sind die Entwicklung von Mikrosensoren und deren Anwendung in der mikrobiellen Ökologie, insbesondere für Studien der Zonierung und Regulierung der Photosynthese und respiratorischer Prozesse in Sedimenten, Biofilmen und Mikrobennatten.

Anschrift

Dr. Ulf Karsten und Dr. Michael Kühl, Max-Planck-Institut für Marine Mikrobiologie, Fahrenheitstraße 1, D-28359 Bremen.