

Ökologie von Tiefsee-Hydrothermalquellen

Lenhart, Antje (47288)

Zusammenfassung

Mit der Entdeckung hydrothermalen Quellen im Jahr 1977 am Galápagos Rücken stieß man in eine bis dahin nahezu unbekannt neue Lebewelt vor. Um dieses einzigartige Ökosystem verstehen zu können, bedarf es einer genauen Kenntnis der dort ablaufenden chemischen Prozesse. Die hydrothermale Zirkulation und die geothermische Energie bilden die Lebensgrundlage der Schlotfauna. Im Gegensatz zu Ökosystemen mit photosynthetischer Primärproduktion sind hier chemolithoautotrophe Bakterien die Primärproduzenten, indem sie aus anorganischem Kohlenstoffdioxid organische Kohlenstoffverbindungen generieren. Weiterhin sorgen symbiotische Beziehungen zwischen den Bakterien und der Fauna für eine hohe Biomasseproduktion. Dennoch stellt sich die Frage, wie die Organismen in einem solch lebensfeindlichen und eng begrenzten Raum überleben können. Die Schlüsselbegriffe Chemosynthese, Symbiose und zahlreiche spezielle Adaptationen liefern die Antwort. Im Folgenden wird auf die genannten Aspekte anhand einiger ausgewählter Beispiele genauer eingegangen.

Hydrothermale Zirkulation

Während die meisten Schlotorganismen an hohe Temperaturen angepasst sind, ist es die Chemie der hydrothermalen Fluide –nicht die Wärme– die die chemosynthetische Grundlage für das Leben in diesen Ökosystemen aufrechterhält. Aus diesem Grund ist es wichtig zu verstehen, wo und wie hydrothermale Fluide auftreten, und welche physikalischen Eigenschaften und chemischen Zusammensetzungen diese Lösungen besitzen.

Hydrothermale Reaktionen finden aufgrund des geothermischen Gradienten überall im Meeresboden statt. Besonders intensiv sind sie an submarinen Plattengrenzen, wie mittelozeanische Rücken und magmatischen Bögen, sowie in Back-Arc-Spreizungszonen, Seamounts und Hot Spots zu beobachten.

Bereits vor der Entdeckung von Hydrothermalquellen im Jahr 1977 schienen die geologischen und geochemischen Grundzüge dieser Systeme durch zahlreiche Laborexperimente und theoretische Berechnungen geklärt (Bischoff & Dickson 1975). Die ersten eingehend untersuchten Quellen befinden sich im Pazifik am Galápagos Rücken und am Ostpazifischen Rücken. Die hydrothermalen Vorgänge

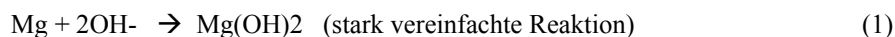
und der Chemismus der austretenden Fluide wurden mittels Autoklavenexperimenten und theoretischen Modellen erfasst.

Die Interaktion zwischen magmatischen Gesteinen und Meerwasser und die Entstehung hydrothermalen Fluide am Beispiel eines mittelozeanischen Rückens kann mittels des Modells der hydrothermalen Zirkulation beschrieben werden (Abb.1). Entlang von vulkanisch aktiven Extensionszonen bildet sich fortlaufend neue permeable ozeanische Kruste. Die Wärme von Magmensystemen treibt dabei die Zirkulation des Meerwassers innerhalb der Kruste an. Dabei kommt es zu chemischen Reaktionen zwischen den frischen Gesteinen und dem Meerwasser. Alterationsprozesse und das Laugen des Gesteins führen zu einer stofflichen Modifikation der austretenden Fluide. Sie sind reich an Metallen (Fe, Mn, Zn, Cu, Co), Sulfiden (H_2S), Wasserstoff, Methan (Tab.1) und besitzen Temperaturen bis zu 407°C , sowie einen niedrigen pH-Wert (3-5). Diese Komponenten sind in reinem Meerwasser nicht bzw. nur in sehr geringen Gehalten vorhanden. Andere Elemente (Mg, SO_4 , O_2) werden dem System komplett entzogen.

Element	Hydrothermale Fluide	Meerwasser	Einheit	Anreicherungs-faktor (min)
H_2S	3-12	0	mM kg^{-1}	∞
H_2	0.05-1	0	mM kg^{-1}	∞
CH_4	25-100	0	$\mu\text{M kg}^{-1}$	∞
Mn	360-1140	0	$\mu\text{M kg}^{-1}$	∞
Fe	750-6500	0	$\mu\text{M kg}^{-1}$	∞
Zn	40-100	0.01	$\mu\text{M kg}^{-1}$	4000
Cu	10-40	0.007	$\mu\text{M kg}^{-1}$	1500
Ag	25-40	0.02	nM kg^{-1}	1250
Pb	10-360	0.01	nM kg^{-1}	1000
Co	20-220	0.03	nM kg^{-1}	650
Si	15-20	0.05	mM kg^{-1}	300
Al	5-20	0.02	$\mu\text{M kg}^{-1}$	250
Ba	10-40	0.15	$\mu\text{M kg}^{-1}$	66
CO_2	5-15	2	mM kg^{-1}	2.5
Ca	10-55	10	mM kg^{-1}	1
As	30-450	30	nM kg^{-1}	1
Mg	0	50	mM kg^{-1}	0
SO_4	0-1	30	mM kg^{-1}	0

Tab.1: Typische chemische Zusammensetzung von 350°C heißen hydrothermalen Fluiden im Vergleich zu Meerwasser (nach Van Dover, 2000)

Zunächst dringt das 2°C kalte, sauerstoffreiche Meerwasser entlang von Rissen und Spalten tief in die Kruste ein. Bereits ab 80°C kommt es zur Anhydritausfällung, da sich ein Teil des Meerwassersulfats mit dem Calcium verbindet. Die Alteration der Kruste beginnt ebenfalls bereits bei relativ niedrigen Temperaturen. Ab 150°C wird Magnesium zu Gunsten der Bildung von Smektit und Chlorit aus dem System entfernt (Gleichung 1). Dies ist möglich, da das Meerwasser in dissoziierter Form vorliegt. Weiterhin setzen die freien Protonen den pH-Wert langsam herab.



Auf der anderen Seite werden die Fluide an Ca, Si und Alkalien angereichert. Das Restsulfat des Meerwassers wird bei Temperaturen über 250°C komplett zu Schwefelwasserstoff reduziert. Die Hauptreaktionen zwischen Gestein und Meerwasser finden in der sog. Reaktionszone statt. Nahe einer axialen Magmenkammer wird dabei das Wasser bis über 400°C erhitzt. Der hohe Druck verhindert dabei das Sieden. Das nun heiße, reduzierende, leicht saure Fluid laugt aus dem Gestein Fe, Mn, Cu, Zn, Pb und andere Metalle, sowie in bedeutenden Mengen Schwefel. Aufgrund der niedrigeren Dichte steigen die heißen, stoffbeladenen Lösungen rasch auf und treten an Rissen, Spalten oder hydrothermalen Schloten aus. Bei der Reaktion mit dem kalten Meerwasser fallen die Metallsulfide sofort als „Schwarzer Rauch“ aus. Deshalb auch die Bezeichnung Black Smoker.

Zusatz: White Smokers:

Als „Weiße Raucher“ bezeichnet man Schlote, aus denen Fluide mit intermediären Temperaturen (100-300°C) ausströmen. Bei diesen tieferen Temperaturen werden Silikat, Anhydrit und Baryt in Form von weißen Partikeln ausgefällt. Zum einen kann die Fluidtemperatur beim Austritt zu niedrig sein, um ausreichende Konzentrationen an Metallen zu transportieren und den schwarzen Rauch zu erzeugen, oder aber die Fluide mischten sich bereits in der Tiefe mit dem umgebenden Meerwasser und lagerten dort die Metalle ab (Van Dover, 2000).

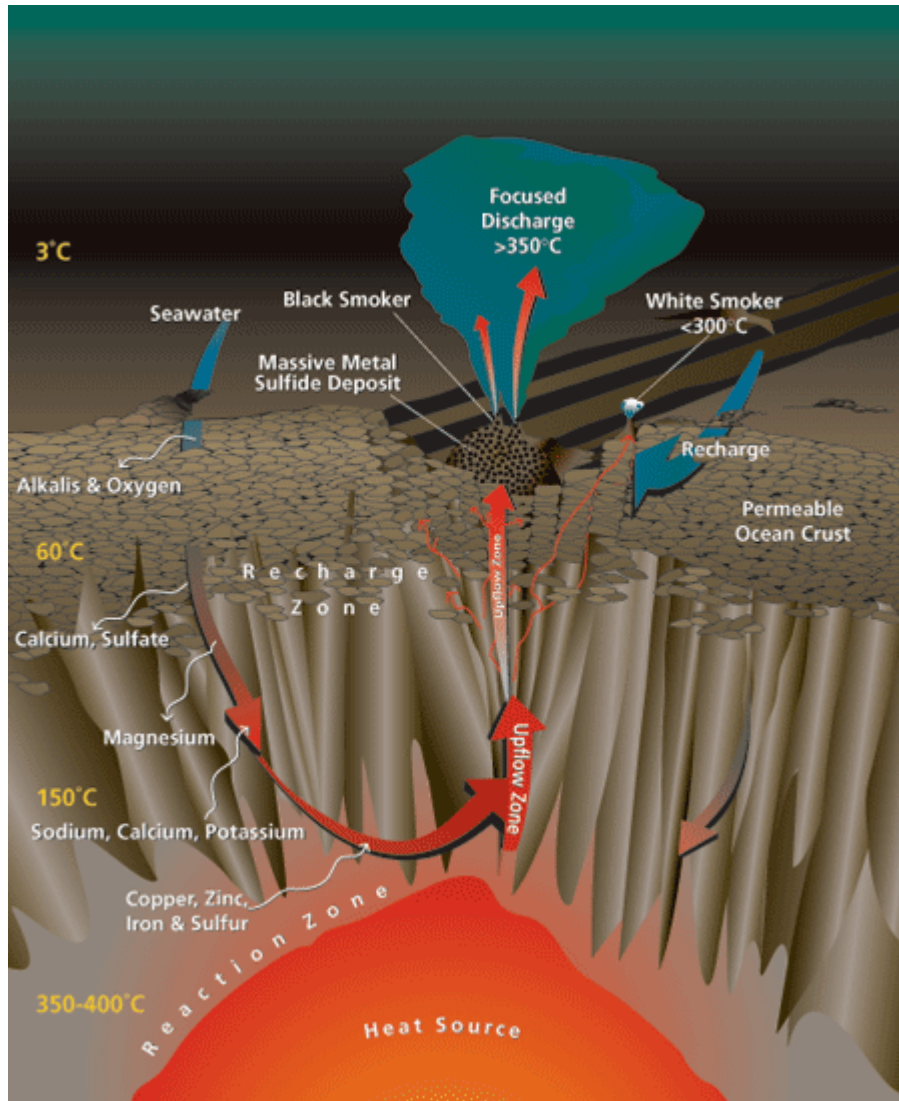


Abb.1: Schematische Darstellung einer hydrothermalen Zirkulationszelle (www.whoi.edu)

Während die in der Bildung von hydrothermalen Fluiden involvierten Hauptreaktionspartner –Meerwasser und Magmatit- eine relativ gleich bleibende Zusammensetzung besitzen, können die physikalischen Bedingungen in der Reaktionszone erheblichen Einfluss auf die Chemie der Fluide haben, v.a. auf ihren Salzgehalt und ihre Gaskonzentration. Die Ursache ist die überkritische Phasenseparation. Sie hängt von den Druck-Temperatur-Bedingungen in der hydrothermalen Zelle ab.

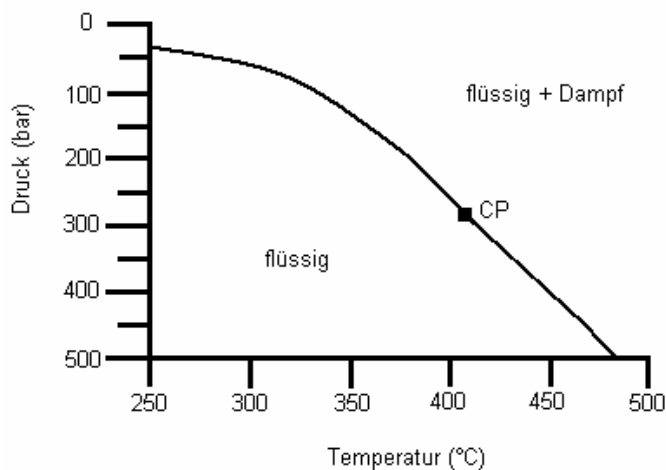


Abb.2: Zwei-Phasen-Kurve für Meerwasser. Am kritischen Punkt (=CP) besteht das Meerwasser aus 50% salzreicher Phase und 50% Dampf. (nach Von Damm et al. 1995)

Meerwasser als Mehrkomponentensystem (Na, Cl, SO₄, Mg, Ca, K) besitzt jenseits der Dampfdruckkurve 2 Phasen, deren Zusammensetzung durch Druck und Temperatur bestimmt wird. Findet die Phasenseparation unterhalb des kritischen Punktes für Meerwasser (ca. 407°C und 298 bar) statt, bildet sich neben einer kontinuierlichen Flüssigphase mit hohen Salzgehalten eine diskontinuierliche Wasserdampfphase mit geringen Salzgehalten. Oberhalb des kritischen Punktes (überkritischer Bereich) treten 2 Phasen auf: eine dichte und salzreiche, die zu kleinen Tröpfchen kondensiert, und eine zweite kontinuierliche salzarme Phase.

Phasenseparation bestimmt in submarinen Hydrothermalsystemen den Transport von Metallen und Nährstoffen für Mikroorganismen maßgeblich. Je salzreicher (Cl - reicher) die Fluide sind, desto mehr Metalle enthalten sie. Andererseits bieten gasreiche (reich an H₂S, H₂ und CO₂) und salzarme Wässer die besten Voraussetzungen für die Besiedlung der Schlotte durch Chemosynthese betreibende Organismen.

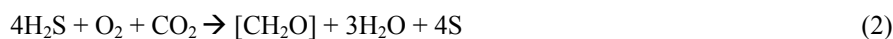
Dies wird in der zeitlichen Entwicklung von Fluidchemie und Besiedlung durch Organismen am Venture Hydrothermal-Feld am Ostpazifischen Rücken 9°N eindrucksvoll sichtbar. Als sich dort die Zusammensetzung der Hydrothermalfluide von zunächst gasreich und salzarm innerhalb weniger Jahre zu gasarm und salzreich änderte, reagierte unmittelbar auch die Faunenzusammensetzung. Als anfangs gasreiche Fluide mit hohen H₂S:Fe Verhältnissen austraten, entwickelten sich rasch florierende Röhrenwürmerkolonien. Als dann später die Fluide zunehmend gasärmer und salzreicher wurden verkümmerten die Röhrenwürmerkolonien, denn im Fluid war nicht genug freier Schwefelwasserstoff für die sulfidoxidierenden Bakterien, mit denen die Würmer in Symbiose leben. Mit den später herrschenden sehr niedrigen H₂S:Fe Verhältnissen waren eisenoxidierende Bakterien bevorteilt, so dass rote Bakterienrasen die abgestorbenen Röhrenwürmer übersiedelten. Durch eine große Lavaeruption wurde das System wieder in seinen ursprünglichen Zustand zurückgesetzt. Dieses Beispiel zeigt, wie eng, und auf welchen kleinen Zeitskalen magmatische, hydrothermale und biologische Prozesse an mittelozeanischen Rücken aneinander gekoppelt sein können. (nach Bach, <http://www.g-v.de/content/view/260/59/>)

Chemosynthese

Lange Zeit dachte man, dass sich die Lebewesen der Tiefsee ausschließlich von den herabsinkenden Algen und Bakterienflocken ernähren würden. Untersuchungen ergaben jedoch, dass nur etwa 1% des C_{org}-reichen Materials aus der photischen Zone den Meeresboden tatsächlich erreicht.

Anders als an der Erdoberfläche, wo im Prinzip die gesamte Primärproduktion von Biomasse auf Photosynthese zurückgeht, kommt in der Tiefsee der Chemosynthese eine viel größere ökologische Bedeutung zu.

Thermophile chemoautotrophe Bakterien, z.B. Sulfid-oxidierende Bakterien, sind die Primärproduzenten in diesem von Sonnenenergie isoliertem Lebensraum, und stehen somit am Anfang einer langen Nahrungskette. Sie nutzen die bei der Oxidation von Schwefelwasserstoff frei werdende Energie um aus anorganischem Kohlendioxid organische Kohlenstoffverbindungen (Kohlenhydrate) zu synthetisieren (Gleichung (2)). CO₂ wird dabei reduziert. Dieser Vorgang stellt somit eine Form der Primärproduktion dar. Als Energiequelle für diesen Prozess dient die bei der Sulfidoxidation frei werdende chemische Energie –deshalb die Bezeichnung Chemosynthese.



Die zweite wichtige Gruppe stellen die Methan bildenden Bakterien dar. Sie sind v.a. an kalten Sickerquellen beheimatet. Diese methanogenen Bakterien existieren unabhängig von Sauerstoff, indem sie Wasserstoff in Methan umwandeln, wobei CO₂ reduziert wird (Gleichung (3)). Die dabei frei werdende Energie ist ihre Lebens- und Wachstumsgrundlage.



Dennoch ist dieses Ökosystem von der solaren Energie abhängig. Alle Tiere und viele Mikroorganismen (z.B. Sulfidoxidierende) an Hydrothermalschlotsystemen benötigen gelösten Sauerstoff aus dem umgebenden Meerwasser für ihren Stoffwechsel, welcher letztendlich das Ergebnis von Photosynthese-Prozessen ist. Da die Produktion von Sauerstoff wiederum der wichtigste Faktor für die Biomasseproduktion an den Thermalquellen ist, sind die Organismen auf das Phytoplankton an der Meeresoberfläche und auf die Lösung von Sauerstoff aus der Atmosphäre angewiesen.

Doch wie können höhere eukaryote Organismen unter diesen extremen Bedingungen überleben?

Der Fluss von Schwefelwasserstoff ist derart hoch, dass die Bakterien im Verhältnis zu anderen Umgebungen in der Tiefsee unglaublich rasch wachsen können. So entstehen auf engstem Raum enorme Akkumulationen von Biomasse-Oasen des Lebens in der ansonsten kargen Tiefsee (Bach et al., 2006). Daraus kann man folgern, dass die chemosynthetischen Bakterien die Nahrung für das Ökosystem sind.

Generell stellte man jedoch fest, dass die dichte Akkumulation von Biomasse (Röhrenwürmer, Muscheln) sich größtenteils etwas abseits der Quellen und damit vom warmen, bakteriengesättigten Wasser befindet. Zusätzlich stellte sich heraus, dass der riesige Röhrenwurm *Riftia pachyptila* weder einen Mund noch einen Darm besitzt. Wie sollte demnach die Nahrung überhaupt aufgenommen werden? Die Erklärung dieser Phänomene liegt in symbiotischen Beziehungen zwischen den schwefeloxidierenden Bakterien und den Weichtieren begründet. Sie spielen in den bis zu 80°C heißen Biotopen eine besonders wichtige Rolle.

Symbiose

Chemolithoautotrophe Bakterien liefern die Primärproduktion in hydrothermalen Systemen.

Allein durch das Filtrieren und Abgrasen der Bakterien lassen sich aber diese hohen Biomassedichten von Metazoen nicht erklären

Um dies zu erreichen, bedarf es symbiotischer Beziehungen zwischen den Bakterien und der Schlotfauna.

Verschiedene Arten der heute existierenden Symbiose zwischen den Bakterien und der Schlotfauna können als Evolutionsstufen angesehen werden. Man unterscheidet zwischen Endo- und Ektosymbiose, sowie frei auf Organismen und Oberflächen lebenden Bakterien als Vorstufe.

Die erste Stufe bilden Bakterien, die außen auf Organismen aufsitzen und keine Verbindung zum Gewebe und den Zellen des Wirtes besitzen. Man entdeckte Fadenwürmer, die die eigene Körperfläche abweiden, welche mit chemosynthetischen Bakterien bedeckt ist. Für weidende Tiere, wie Schnecken und Würmer

stellen Bakterienmatten an Gesteinsoberflächen eine potentielle Nahrungsquelle dar.

Der nächste Evolutionsschritt ist die Ectosymbiose. Die Bakterien befinden sich dabei direkt unter der Haut des Tieres, jedoch außerhalb ihrer Zellen. Beispiele hierfür sind der Wurm *Alvinella pompejana* und verschiedene Garnelenarten, die die Bakterien an ihren Beinen oder in speziellen verzweigten Kammern in ihren Kiemen beherbergen. Die Funktion dieser Symbiose ist noch ungeklärt. Sie mag als Nahrungsquelle oder zur Entgiftung von H_2S dienen.

Die Endosymbiose ist der evolutionär am stärksten ausgeprägte Typ (Kunzig, 2004). Diese weit verbreitete Form der Symbiose kann wiederum in 3 allgemeine Modelle unterteilt werden. Dabei ernähren die mikrobiellen Symbionten ihren Wirt entweder direkt durch Lysis (Auflösen der Zellen nach der Zerstörung der Zellmembran) oder durch die Absonderung von organischem Material, das anschließend von dem Gewebe des Tieres absorbiert wird.

Typ 1: Beispiel der Schlot-Muschel *Bathymodiolus thermophilus*

Die Muschel beherbergt die Symbionten in ihrem Kiemengewebe. Sie ernährt sich durch das Filtrieren von organischen Partikeln aus der Wassersäule und besitzt ein vollständig funktionales Verdauungssystem. In einem Experiment entfernte man die Muschel aus dem aktiven Vent-System und beobachtete, dass sie zwar erheblich an Gewicht verlor, aber überlebte (Van Dover, 2000).



Abb.3: *Bathymodiolus thermophilus*

www.ridge2000.org

Typ 2: Beispiel der vesicomiden Klaffmuschel *Calyptogena magnifica*

Calyptogena magnifica ist ebenfalls ein Filtrierer, jedoch besitzt sie einen stark reduzierten Verdauungstrakt. Es ist ihr nicht möglich ohne die Verfügung von H_2S für ihre Symbionten zu überleben. Die chemosynthetischen Bakterien befinden sich in dem Gewebe ihrer großen modifizierten Kiemen. Die Aufnahme von Kohlendioxid und Sauerstoff erfolgt direkt aus der Umgebung über die Kiemen, während die Klaffmuschel den Schwefelwasserstoff über ihren Fuß, den sie tief in Risse und Spalten am Meeresboden bzw. ins Sediment stülpt, aufnimmt. Sie er-

reicht eine Größe von bis zu 30cm (2cm/Jahr), was auf eine hohe Effizienz dieser Art von Symbiose schließen lässt (Van Dover, 2000).



Abb.4: *Calyptogena magnifica*

www.ifm-geomar.de

Typ 3: Beispiel des Röhrenwurms *Riftia pachyptila* (Vestimentifera)

Sie stellt die vermutlich am weitesten entwickelte Art der Endosymbiose dar. Adulte Exemplare von *Riftia pachyptila* besitzen weder einen Mund, noch einen Darm oder ein Verdauungssystem und sind grundsätzlich für die Ernährung von ihren symbiotischen Bakterien abhängig. Der sessile Wurm beherbergt die Bakterien in einem spezialisierten Organ, dem Trophosom. Die Aufnahme von CO₂, O₂, H₂S erfolgt über die Kiemen und wird über das Blut zum Trophosom transportiert. Das Hämoglobin des Wurmes besitzt dabei die Fähigkeit Sauerstoff und Schwefelwasserstoff so voneinander getrennt zu transportieren, dass es zu keiner Reaktion zwischen den beiden Stoffen kommt (Van Dover, 2000).



Abb.5: *Riftia pachyptila*

www.science.psu.edu

Nahrungsnetz

Symbiotische Vertebraten-Bakterien-Beziehungen sind besonders effektive Strategien, um mit dem Nahrungsangebot im Vent-Ökosystem umzugehen. Wie eingehend bereits erläutert, versorgt der Wirt seine Symbionten mit einem stabilen Fluss an Nährstoffen, die er aus seiner Umgebung aufnimmt. Auf der anderen Seite versorgen die Symbionten ihn ständig mit organischem Kohlenstoff. Ein wesentliches Merkmal der Lebensgemeinschaften an Thermalquellen und kalten Sickerquellen ist ein üppiges Angebot an einer reduzierten Chemikalie, entweder Sulfid oder Methan, die den symbiotischen Kohlenhydratfabriken der Tiere als Brennstoff dienen kann. Ausreichend Sauerstoff ist das zweite wichtige Merkmal, da die Bakterien die Oxidation von Sulfid bzw. Methan einstellen würden, wenn der Sauerstoff verbraucht ist. Die auf die Chemosynthese angewiesenen Organismen können also nur in dem schmalen Grenzbereich überleben, wo sich sauerstoffreiches Meerwasser mit sulfid- oder methanreichem Wasser mischt, das dem Meeresboden entströmt. Diese Nahtstelle ist eine sich ständig verlagernde Front, die die Organismen überbrücken müssen. Für die Bakterien selbst bereitet es einige Schwierigkeiten diesen Grenzbereich zu überwinden, da Sulfid spontan oxidiert, sobald es mit Sauerstoff in Berührung kommt. Einige versuchen mit der Schwefel-Sauerstoff-Front hin und her zu wandern, andere sichern sich einen Teil reinen Schwefel, um eventuell später von ihm zehren zu können. Wenn sie keinen Zugang zu dem Sulfid haben, verbrennen sie den Schwefel, und wenn ihnen kein Sauerstoff zur Verfügung steht, verwenden sie den Schwefel, um das Sulfid zu oxidieren. Wiederum andere Bakterien profitieren von dem Schwefel, der einem Kadaver entweicht oder diejenigen, die zu klein oder zu langsam sind, siedeln sich als Endosymbionten auf anderen Organismen, wie einigen Würmern, an. *Riftia* zum Beispiel wandert mit der Schwefel – Sauerstoff - Front mit und nimmt Wasser auf, welches bald sulfidreich, bald sauerstoffreich ist, und leitet beide zu den Symbionten in seinem Trophosom (Kunzig, 2004).

Abgesehen von der auf Chemosynthese basierenden Lebensweise ist die Nahrungsstruktur der hydrothermalen Systeme in vielen Bereichen auch mit denen der Flachwasser-Ökosysteme vergleichbar. Die Vielfalt der Konsumenten erstreckt sich dabei von Weidern und Suspensionsfressern, über Räuber, Aasfresser, Omnivoren, bis hin zu Fressgemeinschaften und Parasiten. Zu den Suspensionsfressern gehören u.a. serpulide Polychaeten, Anemonen, die Napfschnecke *Neomphalus fretterae*, Siphonophoren und Enteropneusten („Spaghetti-Würmer“). Andere Napfschneckenarten, Gastropoden und kleine Crustaceen weiden Bakterien und Mikroorganismen, die die Oberflächen kolonisieren, ab (Van Dover, 2000). Die folgende Abbildung stellt schematisch den modellhaften Aufbau der trophischen Interaktionen innerhalb eines Vent-Ökosystems dar (Abb.6).

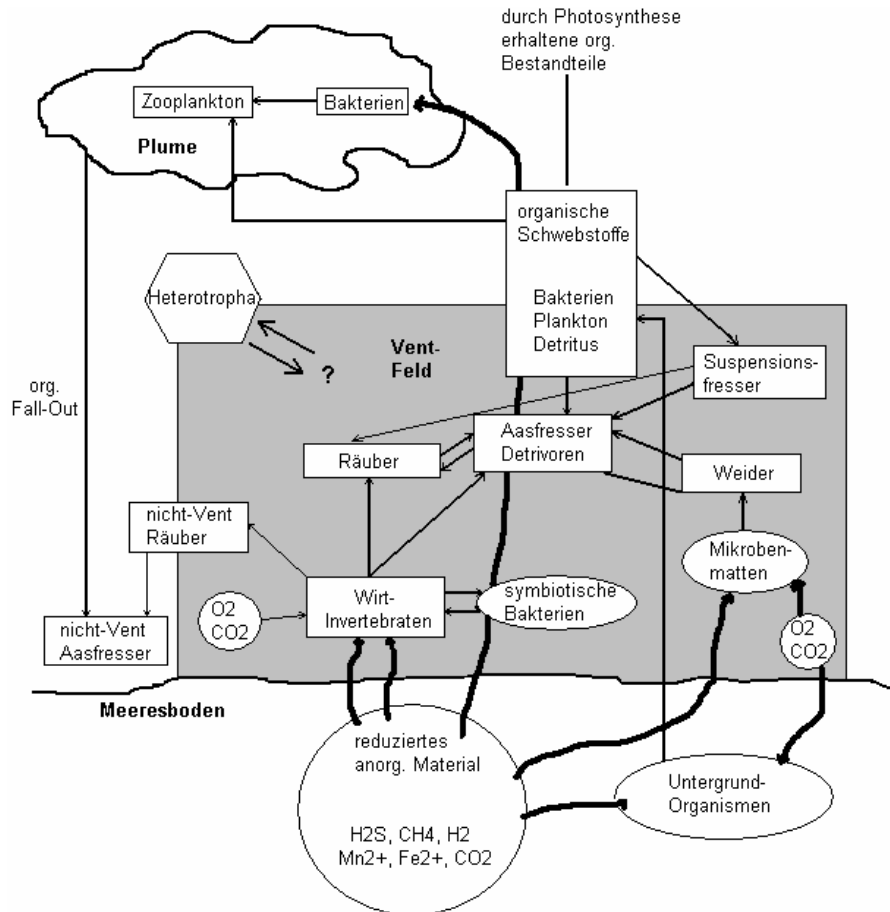


Abb.6: Verallgemeinertes Schema der trophischen Interaktionen an Hydrothermalquellen (nach Tunnicliffe, 1991)

Wachstumsraten

Mit durchschnittlich 14cm/Jahr und Rekordwerten von mehr als 85cm/Jahr (Lutz et al., 1994), besitzt der große Röhrenwurm *Riftia pachyptila* die bis heute höchste jemals dokumentierte Wachstumsrate von allen marinen Invertebraten.

Die Chitinproduktion für die Röhre bei *Riftia* ist die höchste von allen bekannten aquatischen Spezies.

Eine zweite kleinere Form, die ebenfalls wie *Riftia* nach einer Eruption neu entstandene Vents besiedelt, ist der Röhrenwurm *Tevnia jerichonana*. Mit einer

Wachstumsrate von über 30 cm/Jahr erreicht er seine volle Größe bereits innerhalb eines Jahres.

Mit Hilfe einer time-lapse-Kamera wurde bei *Ridgeia piscesae* ein Wachstum von 3,5 -5,5 cm innerhalb von 40 Tagen beobachtet, was etwa einer Wachstumsrate von 30-50 cm im Jahr entspricht. Die Wachstumsgeschwindigkeiten von Vent-Bivalven, wie *Calyptogena magnifica*, sind mit 0,5 bis 4-6 cm/Jahr mit denen von einigen Flachwasserformen vergleichbar. Dahingegen zeigen Tiefseemussheln, wie zum Beispiel *Tindaria callistiformis*, eine extrem niedrige Wachstumsrate von nur wenigen cm in 100 Jahren (1mm/12,5a) (Van Dover, 2000).

Spezielle Adaptionen an das Hydrothermalschlotmilieu

Temperatur

Da die Temperaturen an Hydrothermalen Quellen sehr variabel sind, ist es schwierig die maximale thermische Toleranz von Organismen basierend auf *in situ* Messungen festzulegen.

Einige Untersuchungen zeigten jedoch erstaunliche Ergebnisse bezüglich der Anpassung an diese so lebensfeindlich erscheinenden Bedingungen (Chevaldonné P. et al., 1992, Cary S.C., Shank, T., Stein, J., 1998). Alvinellide Polychaeten (Röhrenwürmer) leben an den Flanken von Black Smokern und werden als die „heißesten Invertebraten“ gehandelt. Dies basiert auf einer Messung, bei der ein Individuum kurzzeitig einer Fluidtemperatur von 105°C ausgesetzt wurde und überlebte.

Die Würmer leben in Röhren, die permanent von 30-70°C heißem Wasser umspült werden. Über die gesamte Länge ihres Körpers herrscht ein thermischer Gradient von bis zu über 60°C, wobei es am unteren Röhrenende am heißesten ist (20°C an der Röhrenöffnung, 100°C 10cm tief in der Kolonie, >250°C 10cm tiefer) (Baross, J.A., 1985). Um diesen Bedingungen stand zu halten besitzen sie thermisch resistente Enzyme, Kutikulen, Kollagene, Proteine und Mitochondrien, sowie eine thermostabile Membranstruktur.

Studien von Dahlhoff & Somero (1991) ergaben, dass die maximale dauerhafte Körpertemperatur von *Alvinella pompejana* jedoch unter 50°C liegt. Argumente dafür sind:

- 1) das Hämoglobin dieser Spezies wird ab 50°C instabil,
- 2) die Schmelztemperatur der Kollagene liegt bei 40 bzw. 46°C.



Abb.7: *Alvinella pompejana*

www.marine-genomics-europe.org

Die erhöhten Temperaturen an den Vents sind jedoch nicht nur sehr variabel, sondern auch lokal sehr begrenzt. Praktisch sind aufgrund dieser Schwankungen alle Organismen dem 2°C kalten umgebenden Meerwasser ausgesetzt. Viele Spezies leben unter Temperaturen von 10-25°C. Abhängig von den besiedelten Habitaten zeigt die Fauna auch eine unterschiedliche thermische Adaption. Zum Beispiel ist der Röhrenwurm *Riftia pachyptila* an höhere Temperaturen (23°C) angepasst als die Muschel *Bathymodiolus thermophilus*, welche wiederum höheren Temperaturen ausgesetzt ist als die Klaffmuschel *Calymene magnifica*. (Van Dover, 2000).

Schwefelwasserstoff (am Beispiel von Riftia pachyptila)

Neben anderen Stoffen, wie CO₂, die der Wurm an seine Symbionten liefert, wird auch reduzierter Schwefel in Form von H₂S benötigt. H₂S setzt eine bedeutende Menge an Energie frei, wenn es oxidiert wird, und gerade diese Energie fördert die chemoautotrophe Produktion von organischem Kohlenstoff durch die Endosymbionten des Tieres. Jedoch ist das Sulfid eine extrem toxische Verbindung in den Konzentrationen, wie man sie am Schlot findet.

Das Sulfid ist in der Lage die Funktion von wichtigen Enzymen und somit den Elektronentransport und die Zellatmung zu blockieren. Freies Sulfid reagiert spontan mit Sauerstoff und bildet andere, weniger giftige Verbindungen, die aber keinerlei Nutzen mehr als Energiequelle für die Symbionten besitzt.

Der „Trick“ des Röhrenwurmes besteht darin, hohe Konzentrationen von Sulfid zu seinem Trophosom zu transportieren, ohne dabei die aerobe Atmung zu beeinträchtigen oder es mit dem Sauerstoff reagieren zu lassen. Das von *Riftia* aufgenommene HS⁻ bindet sich schnell und mit einer hohen Affinität an das Hämoglobin im vascularen Blut. In seiner gebundenen Form ist das Sulfid chemisch stabil und reagiert nicht mit dem Sauerstoff oder den Enzymen. Die Bakterien im Trophosom nehmen den Schwefelwasserstoff auf und oxidieren es zu unschädlichen Produkten wie reinem Schwefel und weiter zu Sulfat. (Van Dover, 2000).

Sehvermögen

Rimicaris exoculata ist eine Garnele, die hochtemperierte Sulfidschlote entlang hydrothermaler Felder des Mittelatlantischen Rückens besiedelt. Sie ist die erste beschriebene Schlot-Crustaceae mit ungewöhnlichen Augen. Die optischen Komponenten ihrer Augen, die es ermöglichen Bilder zu generieren, sind verschwunden und durch eine vergrößerte nackte Retina ersetzt wurden. Unterhalb der dorsalen Oberfläche ihres transparenten Rückenschildes befindet sich ein Paar von großen reflektiven Organen. Diese Organe beinhalten in großer Konzentration das Pigment Rhodopsin, welches Licht in Wellenlängen von maximal 500nm absorbiert (Pelli, D.G. & Chamberlain, S.C., 1989). Diese Photorezeptoren sind in der Lage, die von den 350°C heißen Fluiden ausgehende schwache Strahlung zu detektieren. Man nimmt an, dass das Bakterienmatten abweidende Tier dadurch die Möglichkeit besitzt, sich anhand des tödlichen, heißen Wassers zu orientieren, ohne mit ihm in Kontakt zu kommen. (Zieht man eine Temperatur-sensitive Funktion der Rezeptoren in Betracht, muss man einsehen, dass in einer Umgebung von so steilen thermischen Gradienten ($>100^{\circ}\text{C}/\text{cm}$) die Detektion von Plumes unzulänglich ist (Van Dover et al. 1989)) Eingehende Studien zeigten noch eine weitere Besonderheit. Während der Entwicklung vom Larven- zum Adultstadium erfolgt eine Umwandlung von einem normalen, für Crustacean typischen Auge, zu dem beschriebenen, stark reduzierten. Diese Metamorphose spiegelt sich in einer Veränderung der lichtempfindlichen Pigmente wieder. Ihre maximale Empfindlichkeit steigt für blaues Licht (447nm) während des planktischen Larvenstadiums, zu blau-grünem Licht (489nm) im adulten Stadium an (Land, M.F., 2002). Bemerkenswert ist, dass dieser Wechsel genau dem erwarteten Gegenteil, nämlich eine Abnahme der Wellenlänge, entspricht. Messungen ergaben jedoch, dass die Zusammensetzung des von den Vents abgestrahlten Lichtes neben nahinfrarotem auch einen erhöhten Anteil sichtbaren Lichtes enthält (zum Beispiel kann die Sulfidoxidation zu Chemolumineszenz in sichtbaren Wellenlängenbereichen (380-620nm) führen). Somit ist genügend Licht für ein rudimentäres Sehen vorhanden (ein 10cm breiter Schlot kann zum Beispiel aus 2,3m Entfernung gesehen werden (Van Dover, 2000)).

Die Empfindlichkeit der Photorezeptoren von *Rimicaris exoculata* gegenüber sehr schwacher Strahlung stellt eine einzigartige Anpassung an Tiefsee-Hydrothermalsysteme dar. Weil verwandte Flachwasserarten keine Metamorphose des Sehapparates durchlaufen, geht man hier von einer speziellen Adaption an die Vent-Verhältnisse aus. Eine Degeneration der Augen aufgrund der Abwesenheit von Licht in der Tiefsee wird daher ausgeschlossen (Jinks, R.N. et al., 2002).



Abb.8: *Rimicaris exocolata*

www.ifremer.fr

Ungeklärte Adaption

Im Kairei Vent Field im Indischen Ozean fanden Forscher eine völlig unbekannt und zugleich ungewöhnliche Schnecke, die eine sesshafte Lebensweise an der Basis von Black Smokern führt. Diese ca. 4 cm lange sog. „scaly snail“ zeichnet sich durch einen hervorstehenden Fuß aus, welcher mit harten mineralisierten Schuppen, die wie Dachschindel angeordnet sind, bedeckt ist (Abb. 9). Die bis zu 8 mm langen und 0,2 mm dicken Schuppen bestehen aus Conchiolin, welches mit Pyrit (FeS_2) und Greigit (Fe_3S_4) mineralisiert ist. Die äußere Schicht ist schwarz und ferrimagnetisch. Man vermutet, dass diese Scleritome durch gelöste Minerale gebildet werden. Die Anreicherung dieser Minerale wird dabei direkt durch den Gastropoden gesteuert. Dafür spricht die hohe Reinheit des Eisensulfids, die Einlagerung von Sulfidkörnchen in das Conchiolin, sowie das gleichmäßige Muster des

mineralisierten Gewebes. Im Allgemeinen ist Eisensulfid als Skelettmaterial bei Metazoen nicht bekannt, obwohl Ansammlungen von Metallsulfiden in den Tiergeweben auftreten und eventuell einen Entgiftungsprozess darstellen.

Dort, wo die Schuppen aneinander grenzen, ist die Oberfläche mit einem Bakterienfilm überzogen. Noch ist unklar, welche Rolle diese Epi- bzw. Endosymbionten bei der Abscheidung des Sulfids spielen. Eine spekulative Funktion der Schuppen stellt der Schutz vor anderen räuberischen Gastropoden dar. Diese injizieren Gift in ihr Beutetier. Jedoch sind ihre Radula - Pfeile zu kurz, um durch die Scleritome einzudringen. DNA-Untersuchungen zeigen eine Zugehörigkeit der „Schuppenschnecke“ zu modernen Vents an, d.h. diese Art von Adaption muss sich erst in jüngster Zeit entwickelt haben. Wie viele andere Lebewesen im Vent - Environment auch, beherbergt der Gastropode in seinem Inneren symbiotische Bakterien, die Proteine und Carbohydrate erzeugen und letztendlich zur Nahrung dienen (Warén, A. et al., 2003, Goffredi, S.K. et al., 2004.)



Abb.9: „Scaly Snail“ (www.genomenetwork.org)

Quellenverzeichnis

Arp, A.J., Childress, J.J.: Blood Function in the Hydrothermal Vent Vestimentiferan Tube Worm. *Science* Vol 213, 17 July 1981

Cary, S.C., Shank, T., Stein, J.: Worms bask in extreme temperatures. *Nature* Vol 391 5. Febr. 1998, scientific correspondence

Cavanaugh, C.M., Gardiner, S.L., Jones, M.L., Jannash, H.W., Waterbury, J.B.: Procaryotic Cells in the Hydrothermal Vent Tube Worm *Riftia pachyptila* Jones: Possible Chemoautotrophic Symbionts. *Science* Vol 213, 17 July 1981

Chevaldonné, P., Desbruyères, D., Childress, J.J.: Some like it hot...and some even hotter. *Nature* Vol 359 15.Oct. 1992, scientific correspondence

Childress, J.J., Fisher, C.R.: The Biology Of Hydrothermal Vent Animals: Physiology, Biochemistry, And Autotrophic Symbioses. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 1992, 30, 337-441

Gaill, F., Shillito, B., Ménard, F., Goffinet, G., Childress, J.J.: Rate and process of tube production by the deep-sea hydrothermal vent tubeworm *Riftia pachyptila*. *Marine ecology progress series* Vol 148: 135-143, 1997

Goffredi, S.K., Warén, A., Orphan, V.J., van Dover, C.L., Vrijenhoek, C.: Novel Forms of structural Integration between Microbes and a Hydrothermal Vent Gastropod from the Indian Ocean. *Applied and Environmental Microbiology*, May 2004; p.3082-3090

Jannash & Mottel: Chemosynthesis: The Nutritional Basis for Life at Deep-Sea Vents. *Science* Vol 229 pp. 717-725, 1985

Jinks, R.N., Markley, T.L., Taylor, E.E., Perovich, G., Dittel, A.I., Epifanio, C.E., Cronin, T.W.: Adaptive visual metamorphosis in a deep-sea hydrothermal vent crab. *Nature* Vol 420 7 November 2002

Jones, M.L.: *Riftia pachyptila* Jones: Observations on the Vestimentiferan Worm from the Galápagos Rift. *Science* Vol 213, 17 July 1981

Karl D.M. (1995): *The Microbiology of Deep-Sea Hydrothermal Vents*. CRC Press, Inc.

Kunzig, R.: *Der unsichtbare Kontinent. Die Entdeckung der Meerestiefe*. Piper Verlag GmbH, München August 2004

Land, M.F.: What is a naked retina good for? *Nature* Vol 420 7 November 2002

Luther, G.W., Rozan, T.F., Taillefert, M., Nuzzio, D.B., Di Meo, C., Shank, T.M., Lutz, R.A., Cary, S.C.: Chemical speciation drives hydrothermal vent ecology. *Nature* Vol 410 12 April 2001

Lutz, R.A., Shank, T.M., Fornari, D.J., Haymon, R.M., Lilley, M.D., von Damm, K.L., Desbruyères, D.: Rapid growth at deep-sea vents. *Nature* Vol 371 20.Oct. 1994, scientific correspondence

Pelli, D.G., Chamberlain, S.C.: The visibility of 350°C black body radiation by the shrimp *Rimicaris exoculata* and man. *Nature* Vol 337 2 February 1989

Rona, P.A., Klinkhammer, G., Nelsen, T.A., Trefry, J.H., Elderfield, H.: Black smokers, massive sulphides and vent biota at the Mid-Atlantic Ridge. *Nature* Vol 321 1 May 1986

Van Dover, Cindy Lee (2000): *The Ecology Of Deep-Sea Hydrothermal Vents*, Princeton University Press

Van Dover, C.L., Szuts, E.Z., Chamberlain, S.C., Cann, J.R.: A novel eye in "eye-less" shrimp from hydrothermal vents of the Mid-Atlantic Ridge. *Nature* Vol 337 2 February 1989

Warén, A., Bengtson, S., Goffredi, S.K., van Dover, C.L.: A Hot-Vent Gastropod with Iron Sulfide Dermal Sclerites. *Science* Vol 302 7 Nov.2003

Aufzeichnungen aus dem Kurs "Marine Rohstoffe"; 04.-06. Mai 2007, Sven Petersen (ifm-geomar)

Brockhaus Enzyklopädie, F.A. Brockhaus GmbH Mannheim, 1991

<http://www.g-v.de/content/view/260/59/>