

Danksagung

Aus dem Institut für Meereskunde an der
Universität Kiel

Herrn Prof. Dr. G. Meinheimer, für die großzügige Förderung der vorliegenden Arbeit. Diese betrifft sowohl die wissenschaftliche Diskussion über die Versuchsergebnisse als auch die Bereitstellung der zusätzlich benötigten Hilfsmittel und geeigneter Räume für die Vorbereitung und Durchführung der Untersuchung.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft, Bonn-Adenau, gebührt mein Dank für die langfristige Gewährung von Personal- und Sachmitteln.

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNG ÜBER DIE BAKTERIELLE AKTIVITÄT UND DEREN URSACHEN IM BRACKWASSER DER KIELER FÖRDE UND IN EINEM VERUNREINIGTEN FLUSS

Ich danke hier besonders Herrn Kapitän H. Manthe, Herrn Ing. D. Jabsch, Herrn H. Denker und Frau E. Petermann, Frau E. Mempel für ihre stets Hilfbereitschaft.

Für Ihren starken Einsatz insbesondere während der Abfahrten und für die gewissenhafte Anarbeitung der Messergebnisse danke ich meinen ehemaligen und jetzigen Mitarbeitern Herrn E. Nietsch-Kalbitz, Herrn D. Jansen, Herrn G. Selow.



Als Habilitationsschrift
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Christian-Albrechts-Universität in Kiel

Für die Anfertigung dieser Arbeit bin ich Herrn K. Bach zu großem Dank verpflichtet.

Nicht zuletzt danke ich auch Frau H. Schönknecht und Frau E. Kuhlmann für ihre ausdauernde und sorgfältige Ausführung der umfangreichen Schreibarbeiten sowie allen Kollegen, die in wissenschaftlicher Diskussion und Anregung fördernd zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

Kiel 1981

Danksagung

Mein herzlicher Dank gilt dem Leiter der Abteilung Marine Mikrobiologie, Herrn Prof. Dr. G. Rheinheimer, für die großzügige Förderung der vorliegenden Arbeit. Diese betrifft sowohl die wissenschaftliche Diskussion über die Versuchsergebnisse als auch die Bereitstellung der zusätzlich benötigten Hilfskräfte und geeigneter Räume für die Vorbereitung und Durchführung der Untersuchung.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft, Bonn-Bad Godesberg, gebührt mein Dank für die langfristige Gewährung von Personal- und Sachmitteln.

Von den institutsgemeinsamen Einrichtungen wurden zur Durchführung der Arbeit oftmals die Schiffe, das Isotopenlabor, das Zeichenbüro und das Photolabor in Anspruch genommen. Ich danke hier besonders Herrn Kapitän H. Manthe, Herrn Ing. U. Rabsch, Herrn H. Denker und Frau E. Petersen sowie Frau E. Mempel für ihre stete Hilfsbereitschaft.

Für ihren starken Einsatz insbesondere während der Ausfahrten und für die gewissenhafte Aufarbeitung der Wasserproben danke ich meinen ehemaligen und jetzigen Mitarbeitern Frau E. Nietzkeller, Herrn D. Jansen und Frl. M. Vanselow.

Für die Anfertigung der benötigten Geräte bin ich Herrn K. Bach zu großem Dank verpflichtet.

Nicht zuletzt danke ich auch Frau B. Schönknecht und Frau R. Kuhlmann für ihre ausdauernde und sorgfältige Ausführung der umfangreichen Schreivarbeiten sowie allen Kollegen, die in wissenschaftlicher Diskussion und Anregung fördernd zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

1	Einleitung	1
2	Das Untersuchungsgebiet	5
3	Methodik	11
3.1	Probenentnahme	11
3.2	Analysenmethoden	12
3.2.1	Gesamtbakterienzahl und bakterielle Biomasse	12
3.2.2	Aktive Bakterien	13
3.2.2.1	Mikroautoradiographie	13
3.2.2.2	INT-Vitalfärbung	17
3.2.3	Saprophytenzahl	17
3.2.4	Heterotrophe Potenz	18
3.2.5	Chlorophyll a	21
3.2.6	Utermöhlproben	22
3.2.7	Gelöster organischer Kohlenstoff	23
3.2.8	Sauerstoff, BSB ₁₄	24
3.2.9	Nährsalze (Ammonium, Nitrit, Nitrat, Phosphat)	25
3.2.10	Salzgehalt	26
3.2.11	Meteorologische Daten	26
3.3	Auswertung der Analysenergebnisse	27
3.3.1	Automatische Bildanalyse	27
3.3.2	Statistische Berechnungen und Darstellung der Ergebnisse	29
4	Ergebnisse	32
4.1	Bestandsanalyse im Untersuchungsgebiet	32
4.1.1	Jahresgänge physikalischer und anorganisch chemischer Parameter	32
4.1.1.1	Salzgehalt	32
4.1.1.2	Temperatur	33
4.1.1.3	Meteorologische Messungen	34
4.1.1.4	Nährsalze	35
4.1.2	Jahresgänge und Analysen mikrobiologischer Parameter	37
4.1.2.1	Gesamtbakterienzahl und Bakterienbiomasse	37

	Seite	
4.1.2.1.1	Kieler Innenförde	38
4.1.2.1.2	Kieler Außenförde	40
4.1.2.1.3	Schwentine	41
4.1.2.2	Aktiv metabolisierende Bakte- rien und deren Biomasse	43
4.1.2.2.1	Kieler Innenförde	43
4.1.2.2.2	Kieler Außenförde	45
4.1.2.2.3	Schwentine	46
4.1.2.3	Saprophyten	47
4.1.2.3.1	Kieler Innenförde	47
4.1.2.3.2	Kieler Außenförde	48
4.1.2.3.3	Schwentine	49
4.1.2.4	Vertikalverteilung der Bakte- rien	50
4.1.2.5	Analyse der aktiven Bakterien- population	53
4.1.2.6	Mikroskopische Beobachtungen zur Bakterienbesiedlung von Detritus und Phytoplankton	58
4.1.2.7	Die heterotrophe Aktivität der Bakterien	63
4.1.2.7.1	Aufnahmegeschwindigkeit (V_m)	66
4.1.2.7.2	Turnover time (T_t)	68
4.1.2.7.3	Parameter $K_t + S_n$	69
4.1.2.8	Vertikalprofil der heterotrophen Aktivität	69
4.1.3	Organische Kohlenstoffverbindungen	70
4.1.3.1	Jahresgang und Vertikalverteilung der gelösten organischen Kohlen- stoffverbindungen	71
4.1.3.2	Jahresgang und Vertikalverteilung des biochemischen Sauerstoffbe- darfs (BSB_{14})	74
4.1.4	Phytoplankton	75
4.1.4.1	Jahresgang und Vertikalverteilung des Chlorophyll a	75
4.1.4.2	Artenanalyse des Phytoplankton	77
4.1.4.3	Heterotrophe Substrataufnahme durch Phytoplanktonorganismen	79

5	Diskussion der Ergebnisse	82
5.1	Wechselbeziehungen zwischen den gemessenen Parametern	82
5.1.1	Beziehungen zwischen Bakterien und anderen ökologischen Parametern in der Kieler Innenförde	83
5.1.2	Beziehungen zwischen Bakterien und ökologischen Parametern in der Kieler Außenförde	87
5.1.3	Beziehungen zwischen Bakterien und anderen ökologischen Parametern in der Schwentine	89
5.1.4	Ein Vergleich der mikrobiologischen Aktivität im Ostseewasser und in der Schwentine	94
6	Abschlußbetrachtung	97
7	Zusammenfassung	108
8	Literaturverzeichnis	113

1 Einleitung

Die aktive Teilnahme der heterotrophen Mikroorganismen an der Umsetzung organischer Stoffe in einem Gewässer ist von früheren Untersuchungen bekannt und unbestritten. Das Ausmaß dieser mikrobiellen Tätigkeit, d.h. der mikrobielle Anteil an der gesamten Stoffaufnahme, Respiration und Biomassebildung in einem Gewässerbiotop ist jedoch allenfalls in groben Umrissen erkennbar. In Bilanzuntersuchungen auf der Basis von Kohlenstoff oder anderen Parametern ist die mikrobielle Aktivität ein schwer zugänglicher Faktor.

Auch über die Faktoren, welche die mikrobielle Aktivität in verschiedenen Gewässern regulieren, gibt es nur wenig Kenntnisse. Andererseits hält aber die mikrobielle Aktivität, gemeint ist damit die heterotrophe Stoffaufnahme pro Zeiteinheit, bestimmte Umweltparameter, z.B. die Konzentration leicht abbaubarer Substanzen oder Nährsalze, in einem Äquilibrium mit deren Produktionsrate. Es handelt sich bei dem Stoffkreislauf in Gewässern also um Wechselbeziehungen zwischen photoautotrophen und heterotrophen Prozessen, die noch wenig untersucht sind.

Das Fehlen ausreichender Informationen zu diesen mikrobiologischen Grundfragen kann teilweise damit erklärt werden, daß es sich bei der Meeresbiologie um eine relativ junge Disziplin handelt und die Bedeutung der Mikroorganismen für die Stoffkreisläufe erst spät erkannt wurde. Obgleich erste meeresmikrobiologische Studien bereits im vorigen Jahrhundert (FISCHER 1894, 1896) stattfanden, wurde die Forschung auf diesem Gebiet erst mit Beginn der 2. Hälfte dieses Jahrhunderts stark intensiviert (ZOBELL 1946).

Das Studium der auf Nährmedien wachsenden Bakterien nimmt seit Robert Koch einen breiten Raum in der Gewässermikrobiologie ein und hat viele wertvolle Erkenntnisse gebracht. Seit etwa zwanzig Jahren hat die methodische Entwicklung, insbesondere unter Einbeziehung der Isotopentechnik und verfeinerter technischer Apparate, die Möglichkeiten des Nachweises der bakteriellen

Aktivität unter in situ Bedingungen erweitert. Die methodischen Grundlagen wurden für den enzymkinetischen Nachweis der heterotrophen Potenz von PARSONS und STRICKLAND (1962) und WRIGHT und HOBBIE (1966), für die Anwendung der Autoradiographie in der ökologischen Mikrobiologie von BROCK (1967, 1971) und für den extrem empfindlichen, allerdings unspezifischen ATP Nachweis von HOLM-HANSEN und BOOTH (1966) gelegt. Damit ist man der Forderung WINOGRADSKY'S (1949) ein bedeutendes Stück nähergekommen, daß mikrobielle Ökologie das Studium der Mikroorganismen unter natürlichen Umwelt- und Konkurrenzbedingungen bedeutet. JANNASCH (1969) und STRICKLAND (1971) haben über diese Entwicklung der Gewässermikrobiologie eine Zwischenbilanz gezogen.

JANNASCH (1965, 1969) bewertet die Bedeutung von Bakterienzählungen in Gewässern und stellt fest, daß sowohl mikroskopische Zählungen von Bakterien als auch die Koloniezahl auf Nähragar kein Maß für die Aktivität sein können, weil in den meisten natürlichen Gewässern eine meßbare Fraktion der Gesamtpopulation metabolisch inaktiv ("dormant") sei. Auch STEVENSON (1978) stellt in seinem jüngst erschienenen Bericht "a case for bacterial dormancy in aquatic systems" die Hypothese auf, daß der physiologische Zustand eines bedeutenden Teils der bakteriellen Gemeinschaft in vielen Gewässerbiotopen als "dormant" beschrieben werden kann. Damit ist ein Problem angesprochen, das über die rein quantitative Ermittlung der heterotrophen Substrataufnahme gelöster organischer Substrate hinausgehend, die mikrobiologischen Ursachen dieser Aktivität einschließt. Die heterotrophe Aufnahme organischer Nährstoffe durch phototrophe Algen ist umstritten und teilweise auch eine Definitionsfrage. Während u.a. MUNRO und BROCK (1968), PAERL und GOLDMAN (1972) und WEARE et al. (1974) keine Aufnahme bestimmter Substrate durch Planktonalgen fanden, konnten SAUNDERS (1972), POLLINGHER und BERMAN (1976) und HOPPE (1976, 1977) positive Ergebnisse erzielen. Der Nachweis der Bakterien, die aktiv am heterotrophen Stoffumsatz leicht abbaubarer organischer Substrate unter in situ Bedingungen beteiligt sind - diese werden in der Folge als aktive Bakterien bezeichnet - trifft auf große methodische Schwierigkeiten, weil die meisten dieser

Mikroorganismen nicht auf einem Agarmedium isoliert werden können. Dabei ist es sehr wichtig, genaue Kenntnisse über die Größe und Zusammensetzung der aktiven Bakterienpopulationen zu erhalten, weil:

- 1) nur die aktiven Bakterien am Stoffkreislauf in einem Gewässer teilnehmen und sich unter den natürlichen Verhältnissen vermehren können,
- 2) Umwelteinflüsse zu Änderungen des Anteils und der Zusammensetzung der aktiven Bakterienpopulation im Vergleich zur Gesamtbakterienzahl führen können, die großen Einfluß auf die Mineralisation und Bakterien-Biomasseproduktion haben,
- 3) von der Zahl der aktiven Bakterien eher eine signifikante Korrelation mit bakteriellen Aktivitätsparametern und den ursächlichen Faktoren erwartet werden kann als z.B. von der Gesamtbakterienzahl oder der Saprophytenzahl.

Ein wesentlicher Teil der vorliegenden Arbeit befaßt sich daher mit dem autoradiographischen Nachweis und der Bedeutung der aktiven Bakterien in drei ausgewählten Gewässerbiotopen. In diesem Zusammenhang werden auch Informationen über die Relationen zwischen den aktiven Bakterien und anderen mikrobiologischen Parametern (Gesamtbakterienzahl, bakterielle Biomasse, Saprophytenzahl, heterotrophe Potenz u.a.) sowie über die Eigenschaften der aktiven Bakterienpopulation selbst (metabolische Gruppen, Verhalten gegen Salinität, Temperatur etc.) gegeben. In einem Jahresgang wurden sehr deutliche Änderungen der aktiven Bakterienpopulation sichtbar, die auf einen direkten Bezug zu den Messungen der heterotrophen Substrataufnahme hinweisen.

Die Kenntnis der aktiven Bakterienpopulation vermittelt zweifellos eine in einigen Punkten veränderte Sicht über das Verhalten von Bakterien in Gewässern. Es wird daher im zweiten Teil der Arbeit der Versuch unternommen, unter Einbeziehung dieses neuen Parameters, die biotischen und abiotischen Ursachen für die bakterielle Aktivität in verschiedenen Gewässerbiotopen zu ermitteln. Die Untersuchungen wurden im Süßwasser der Staustufe eines Flusses (Schwentine), im angrenzenden Brackwasser (Innenteil der Kieler Förde) und in einem Meeresgebiet mit geringerem Landeinfluß am Rande der Kieler Bucht durchgeführt. Die Wahl der Stationen

ermöglicht den Vergleich der Bakterienpopulation dieser drei in einem hydrographischen Zusammenhang stehenden Gewässer. Außerdem erlauben die Messungen aus diesen sehr unterschiedlich eutrophierten und verunreinigten Gewässern eine Aussage über den Einfluß der Eutrophierung auf die Bakterienentwicklung und die heterotrophe Aktivität.

Im engeren Sinne geht es dabei um die Weitergabe des durch Phytoplankton assimilatorisch gebundenen Kohlenstoffs in den unteren Gliedern der Nahrungskette. An diesem Prozeß sind die Bakterien durch ihre Fähigkeit zur Verwertung in Wasser gelöster organischer Substanzen maßgeblich beteiligt (ALLEN 1971, WRIGHT 1974).

Dabei wird vorausgesetzt, daß die Phytoplanktonorganismen einen Teil der Primärproduktion in gelöster Form an das umgebende Wasser abgeben. Diese sogenannte "Exsudation" wurde von zahlreichen Autoren beschrieben und gemessen (u.a. HELLEBUST 1965, FOGG 1966, ANDERSON und ZEUTSCHEL 1970, THOMAS 1971, ITURRIAGA und HOPPE 1977), neudeutings jedoch von SHARP (1977) für gesunde Zellen wieder in Frage gestellt. Außerdem spielt bei der heterotrophen Substrataufnahme auch der Detritusgehalt des Wassers und die Zufuhr allochthoner organischer Substrate eine Rolle. Nach PAERL (1974) weisen angeheftete Bakterien eine erhöhte Aufnahmeaktivität auf.

Die genannten Parameter sind neben dem Zooplanktongehalt in der Funktion eines aquatischen Ökosystems nach den Vorstellungen ODUMS (1971) von großer Bedeutung. Das Studium der Zusammenhänge zwischen den einzelnen Komponenten kann, um zu einem weitgehenden Verständnis zu gelangen, von verschiedenen Ansätzen her erfolgen. Zwei wesentliche Forschungsrichtungen werden dabei von OVERBECK (1974) unter dem Begriff "biochemische Ökologie" hauptsächlich im limnischen Bereich und von RHEINHEIMER und seinen Mitarbeitern (1977 d) in Meeresgebieten vertreten, die sich neben der Ermittlung quantitativer Relationen verschiedener Bakterienparameter auch um genaue Analysen der einzelnen Komponenten und deren Stellung im System bemühen. Der Schwerpunkt dieser Arbeit liegt in der besonderen Berücksichtigung bakterieller Aktivitätsparameter bei dem Vergleich des Verhaltens der Bakterien in verschiedenen Gewässerbiotopen, deren Wassermassen in einem hydro-

graphischen Zusammenhang stehen.

Auf jeden Fall muß bei der Interpretation von Versuchsergebnissen in der Gewässermikrobiologie davon ausgegangen werden, daß alle Komponenten eines aquatischen Systems durch ein dynamisches Verhältnis miteinander verbunden sind (SAUNDERS 1976). Als Beispiel hierzu führt SAUNDERS (1976) die Phasenverschiebung des Abbaus verschiedener organischer Kohlenstoff- und Stickstoff-haltiger Substratkomponenten im See an. Er schließt daraus, daß sich der Abbauprozess für einfache Moleküle und komplexe Verbindungen in Abhängigkeit von der Produktion in sehr kurzen Zeiträumen für andere Substrate aber auch in langen Zeiträumen abspielt und wiederholt.

2 Das Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet ist die Kieler Förde mit ihrem wichtigsten Süßwasserzufluß, der Schwentine. Die drei Untersuchungsstationen sind in Abbildung 1 eingezeichnet: I = "Baggerloch" (Kieler Innenförde), Proben aus 1, 10 und 16 m Tiefe, Gesamttiefe 18 m, II = Schwentine (oberhalb des Wehrs), Proben aus 1 m Tiefe, III = Laboe (Kieler Außenförde), Proben aus 1, 10 und 21 m Tiefe, Gesamttiefe 23 m. Die genauen Positionen für Station I sind : $54^{\circ} 19,2' N$ und $10^{\circ} 8,7' O$; für Station III: $54^{\circ} 25' N$ und $10^{\circ} 13' O$.

Die Lage der Stationen wurde so ausgewählt, daß sie jeweils für einen größeren Bereich des Untersuchungsareals typisch ist; sie ergab sich aus den Erfahrungen früherer mikrobiologischer Untersuchungen, die am Ende dieses Kapitels beschrieben werden. Obgleich die Ergebnisse dieser Arbeit natürlich zum Teil durch die Eigenheiten der Kieler Förde geprägt sind, können einige generelle Trends und Erwägungen (s. Kap. 6) auch für andere Förden mit ähnlicher Topographie im Bereich der Ostseeanliegerstaaten Gültigkeit haben oder zum Vergleich herangezogen werden.

Der Bereich der Kieler Förde ist wirtschaftlich gesehen ein stark und vielseitig genutztes Gebiet, das durch Eutrophierung und

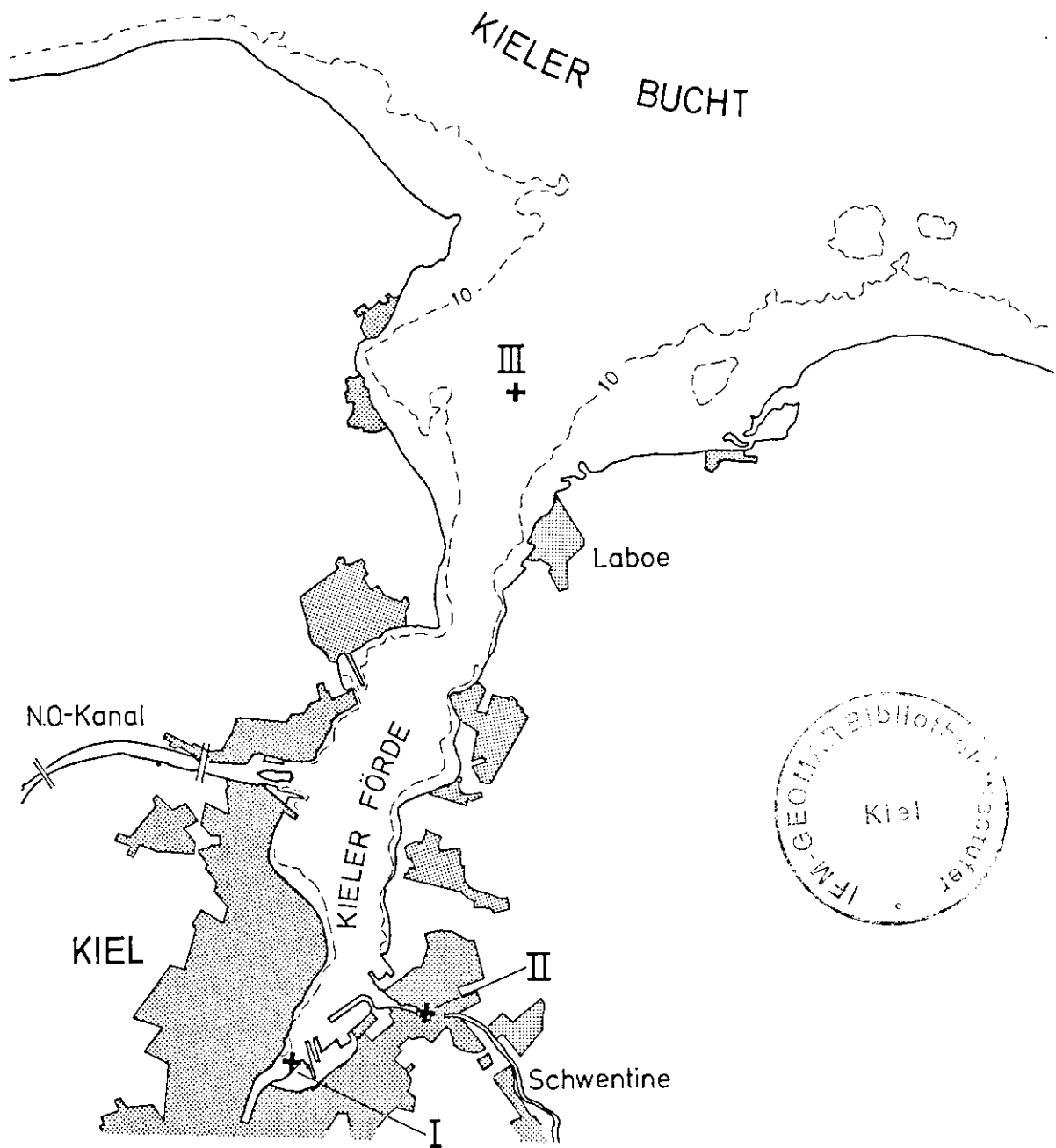


Abbildung 1: Lage der Untersuchungsstationen im Gebiet der Kieler Förde (I, II, III). Genaue Beschreibung im Text. Maßstab ca. 1 : 50 000.

Verschmutzung gefährdet ist. Die Gesunderhaltung dieses Gewässers trotz intensiver Nutzung durch Schifffahrt und Industrieanstaltungen und der umweltfeindlichen Einflüsse einer Großstadt ist im engeren Sinn für die Landeshauptstadt und die Badeorte am Ausgang der Förde, im weiteren aber für die Ökologie der gesamten Kieler Bucht, von großer Bedeutung. Die Schwentine nimmt die teilweise geklärten Abwässer vieler kleiner Gemeinden auf und fließt streckenweise durch landwirtschaftlich intensiv genutztes Gebiet. Sie kommt als regionaler Eutrophierungsfaktor der Inneren Kieler Förde in Betracht.

Für die "Selbstreinigung" der Förde vor allem durch die Tätigkeit von Bakterien ist neben den biologischen Voraussetzungen natürlich die Hydrographie des Gebietes von großer Bedeutung. Die hydrographischen Bedingungen sind sehr genau von KÄNDLER (1953, 1959) beschrieben worden. Demnach "stellt die Kieler Förde einen kleinen Blindsack an der Südküste der Kieler Bucht dar, der mit der offenen Ostsee in breiter Kommunikation steht und mangels stärkeren Süßwasserzuflusses die Schichtungsverhältnisse dieses Teils der Ostsee widerspiegelt". Die Salinität des Brackwassers der Förde ist großen jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen, die einen starken Einfluß auf die Biologie dieses Gebietes haben (RHEINHEIMER 1968 a). Die Salinität schwankt zwischen 11 und 26 ‰ mit einem Jahresmittel von ca. 16 ‰, die Temperatur in der Deckschicht zwischen -1,2 bis 22 °C mit einem Jahresmittel von ca. 8,9 °C (KÄNDLER 1959, OHL 1959). Nach PROBST (1977) kann der Jahreswert für die Primärproduktion mit ca. 200 g C m⁻² bei einem durchschnittlichen Chlorophyll-a-Gehalt von 5,6 µg l⁻¹ (LENZ 1977 b) angegeben werden.

Für die hydrographischen Verhältnisse in der Kieler Förde ist die Situation bei andauernder Westwindlage charakteristisch. Unter dem Einfluß dieser Winde wird die relativ salzarme, mehr oder weniger stark verschmutzte Deckschicht aus der Förde herausgeblasen. Dieses führt dazu, daß im Bodenstrom salzreiches Tiefenwasser, das relativ sauerstoffarm sein kann und einen hohen Phosphatgehalt aufweist, nachfließt und allmählich den Inneren Teil der Förde füllt. Diese Situation hat natürlich weitreichende Folgen für die

Verteilung biologischer Parameter in der Förde. LENZ (1977 b) ermittelte aus den Salinitätswerten von OHL (1959) eine mittlere Verweildauer des Wassers im Fördegebiet von ein bis zwei Wochen, die Extreme werden durch einen täglichen Austausch und eine Verweilzeit von sechs Wochen gekennzeichnet. Diese Verhältnisse sind natürlich bei der beabsichtigten Zahl der Probennahmen im Jahresverlauf zu berücksichtigen, wobei ein Kompromiß zwischen Arbeitsaufwand und sinnvollem Aussagewert der Ergebnisse anzustreben ist.

Die mikrobiologischen Kenntnisse über das Untersuchungsgebiet werden am Schluß dieses Kapitels beschrieben. Zu den weiteren wichtigen Faktoren gehört der Detritusgehalt, der von LENZ (1977 a) mit ca. 200 mg m^{-3} im Jahresmittel für die westliche Kieler Bucht angegeben wird. Dabei macht der organische Detritus ca. 20 - 30 % der gesamten organischen Materie aus. In der Zusammensetzung des Phytoplanktons dominieren im Frühjahr Diatomeen (*Skeletonema costatum* u.a.), während des Sommers kommen häufig Blaualgen zur Massenentwicklung (*Anabaena* u.a.), im Herbst überwiegen die Dinoflagellaten (*Ceratium spec.* u.a.). Eine genaue Analyse der komplizierten Verhältnisse hat SMETACEK (1975) gegeben. Über das Zooplankton der Kieler Bucht liegen ausführliche Angaben von HILLEBRANDT (1972) und LENZ (1977 a) vor. Das herbivore Zooplankton ist auffällig durch verschiedene Copepodenarten vertreten, die häufig im späten Frühjahr und im Spätsommer ihre höchste Konzentration erlangen. Außerdem treten Polychaetenlarven zeitweilig in größerer Zahl auf. Das carnivore Zooplankton ist vertreten durch die Rippenquallen *Pleurobrachia pileus* und *Bolinopsis infundibulum*, verschiedene Hydromedusen (*Halitholus spec.*) sowie Fischlarven, deren Häufigkeit nach NELLEN und HEMPEL (1970) jedoch meist unter 1 Larve pro m^3 Wasser liegt.

Zum besseren Verständnis der Ergebnisse sind noch einige spezielle Angaben über die einzelnen Stationen erforderlich:

Station I liegt direkt vor den Docks einer großen Werft und ist daher allen hafentypischen Verunreinigungen ausgesetzt. In der Tiefe liegt ein engbegrenztes "Baggerloch", in dem es während der sommerlichen Stagnationsperiode häufig zu Sauerstoffschwund

und Schwefelwasserstoffbildung kommt. Die Station wurde mit der Absicht gewählt, zusätzlich Information über diese besondere Situation zu gewinnen, die schon für weite Bereiche des Tiefenwassers der Ostsee typisch ist.

Station II (Schwentine) ist nur ca. 2 m tief und zeitweilig durch Schlanmaufwirbelungen und Ausscheidungen von Möwen und Enten beeinflusst. Die Station liegt unmittelbar vor dem Einstrom der Schwentine über ein Wehr in den brackigen Teil des Mündungsgebietes; sie führt daher nur Süßwasser. Durch die Aufstauung sind für einige Parameter (z.B. Sedimentation, Phytoplanktonentwicklung) Änderungen gegenüber dem für einen Fluß typischen Zustand zu erwarten. Jedoch prägen der natürliche Durchfluß von Seen als auch die künstliche Aufstauung das biologische Geschehen in einem Fluß über weite Strecken, so daß in der Wahl der Lage der Station keine untypische Besonderheit gesehen wird. Außerdem kam es darauf an, das Flußwasser in dem Zustand zu erfassen, wie es zur Vermischung mit dem Brackwasser der Förde gelangt. Der Fluß weist eine mittlere Wasserführung von $5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ auf. Auf Grund des BSB kann mit einer Fracht organischer Substanz von 9 mg C l^{-1} gerechnet werden. Die Schwentine ist ein wichtiger Faktor für die Eutrophierung und Verschmutzung im Inneren Teil der Kieler Förde.

Station III liegt am Ausgang der Kieler Förde im Vermischungsgebiet von relativ sauberem Ostseewasser und verunreinigtem Fördewasser. Je nach den Wind- und Strömungsverhältnissen kann jedoch der Einfluß des einen oder anderen Gewässertypes überwiegen. Dies gilt auch während der sommerlichen Stagnationsperiode, wenn die Deckschicht Fördewasser, die bodennahe Wasserschicht jedoch Ostseewasser führt. Diese Station wurde als Vergleichsstation für die verunreinigte Station I im Kieler Hafen gewählt, um Änderungen der Bakterienflora bei höherem Salzgehalt und geringerem Eutrophierungsgrad festzustellen.

Bestandsaufnehmende mikrobiologische Untersuchungen der Kieler Förde und der angrenzenden Gewässer sind seit der Einrichtung der Abteilung Marine Mikrobiologie im Institut für Meereskunde im Jahre 1964 durchgeführt worden. Vorher ist dieses Meeresgebiet nur gelegentlich unter hygienischen Gesichtspunkten kontrol-

liert worden; die dabei angewendeten Methoden und die Ergebnisse sind jedoch mit den heutigen schwer vergleichbar.

Grundlegende Überlegungen zum Problem der Verschmutzung und Selbstreinigung des Meeres im Zusammenhang mit der Situation in der Kieler Bucht hat RHEINHEIMER (1967) dargestellt. Die wechselnden Salzgehalte des Wassers haben einen großen Einfluß auf die unterschiedlichen Bakterienpopulationen, die in den Bereich der Kieler Förde und Kieler Bucht gelangen (RHEINHEIMER 1966, 1968 a). Brackwasser gilt als relativ artenarm, weil weder typische Salzwasser - noch limnische Organismen dort optimale Lebensbedingungen finden, andererseits aber echte Brackwasserformen wegen des häufig geringen geologischen Alters dieser Gewässer selten sind. Über das Vorkommen und den Nachweis von Brackwasserbakterien in der Ostsee berichten RHEINHEIMER (1971) und MEYER-REIL (1974). Als eine typische Form dieser Brackwasserbakterienflora wurden von AHRENS (1969) sternbildende Agrobacterium-Arten beschrieben, die wahrscheinlich auch als epiphytischer Bewuchs fädiger Braunalgen (*Elachista fucicola*) auftreten. Als dichter Aufwuchs von Cyanophyceen können gestielte Bakterien in Erscheinung treten (*Hyphomicrobium spec.*), deren Vorkommen in der westlichen Ostsee von HIRSCH und RHEINHEIMER (1968) festgestellt wurde. HIRSCH (1968) charakterisiert diese Bakterien als Spezialisten für C-1 Stoffwechsel an nährstoffarmen Standorten.

Auch Pilze sind stets an heterotrophen Substratumsetzungen in Gewässern beteiligt, bei der Primärbesiedlung und Zersetzung bestimmter Substrate, z.B. von Holz, können sie sogar dominierend sein. Über das Vorkommen von niederen Pilzen in der westlichen Ostsee, über einzelne Arten sowie deren Reaktion auf Schadstoffe hat SCHNEIDER umfangreiche Untersuchungen durchgeführt (1967, 1968, 1972, 1976). Die im Untersuchungsgebiet vorkommenden Hefen wurden von HOPPE (1972 a, b) beschrieben.

Die Bedeutung des Sediments bzw. der Strände als Zonen erhöhter Mineralisation wird in neuen Untersuchungen stark hervorgehoben. Für den Bereich der Kieler Bucht sind hier insbesondere die Arbeiten von RHEINHEIMER (1977 c) und MEYER-REIL et al. (1978) zu nennen.

Erste Studien über die heterotrophe Aktivität mit Hilfe der Tracertechnik wurden in der Kieler Förde von GÖCKE (1974 a, b) durchgeführt. Mit der gleichen Methodik wurde auch die Respiration sowie die kurzzeitige und jahreszeitliche Fluktuation der heterotrophen Substrataufnahme gemessen (GÖCKE 1975 a, b, 1976, 1978). Insbesondere der von GÖCKE (1978) ermittelte Jahreszyklus der Bakterienaktivität wird in der vorliegenden Arbeit zum Vergleich und zur Diskussion herangezogen, das gleiche gilt für das von RHEINHEIMER (1977 d) herausgegebene Buch "Microbiology of a brackish water environment", in dem eine erste umfassende Übersicht über die Mikrobiologie dieses Gebietes gegeben wird.

Über die mikrobiologischen Verhältnisse des Flusses Schwentine liegt nur vergleichsweise wenig Ausgangsmaterial vor. Einzelne Aussagen über die Bakteriendichte und Aktivität dieses Flusses finden sich bei RHEINHEIMER (1977 a, b) und HOPPE (1978). Zum Vergleich werden deshalb auch Angaben aus dem Elbe-Aestuar herangezogen (RHEINHEIMER 1968 b).

Neben dieser speziellen Literatur, die überwiegend auf direkt im Untersuchungsgebiet durchgeführten Arbeiten beruht, gibt es eine Reihe von Veröffentlichungen, deren Thema ebenfalls mit der Situation in der Kieler Förde in Verbindung gebracht werden kann. Hier müssen zunächst einige Untersuchungen aus dem weiteren Ostseeraum erwähnt werden, bei denen vergleichbare Methoden angewendet wurden. Von der nördlichen Ostsee wurden solche mikrobiologischen Daten von SEPPÄNEN und VOIPIO (1971) und von VÄÄTÄNEN (1976) vorgelegt. Untersuchungen über die organische Verschmutzung sowie die bakterielle Verunreinigung küstennaher Meeresgebiete haben REIMANN (1968), WACHS (1969, 1970 a, b) und BERGER (1973) veröffentlicht. Über das Verhalten verschiedener Bakterien in Seewasser liegen Angaben von WEYLAND (1966, 1968) vor, während GUNKEL die Einwirkungen extremer Umweltbedingungen auf marine Bakterienpopulationen beschreibt (1964).

Von der großen Zahl der Veröffentlichungen konnte hier nur eine Auswahl der zum Verständnis der vorliegenden Arbeit wichtigsten vorgestellt werden. Bei dem Studium der Literatur wird deutlich, daß die verschiedenen Themenkreise mit sehr unterschiedlicher

Intensität bearbeitet wurden, und daß einige noch wenig Beachtung gefunden haben (z.B. Neustonuntersuchungen, Mikrozonon, Wechselwirkungen Bakterien-Zooplankton). Auch ein Vergleich des mikrobiologischen Geschehens in einem Fluß und dem angrenzenden Brackwasser unter der speziellen Fragestellung nach den unterschiedlichen Ursachen für die Bakterienaktivität wurde bisher kaum durchgeführt; die vorliegende Arbeit soll hier für den Bereich der Kieler Förde eine Lücke schließen helfen.

3 Methodik

3.1 Probenentnahme

Die Stationen der Entnahme von Wasserproben für diese Untersuchung waren das "Baggerloch" (1 m, 10 m, 2 m über Grund) in der Kieler Innenförde, die Schwentine (1 m) und "Laboe" (1 m, 10 m, 2 m über Grund) am Eingang zur Kieler Bucht. Die Ausfahrten erfolgten stets am Vormittag zwischen 8 und 11 Uhr an einem Tag in der ersten Hälfte jedes Monats von Januar 1976 bis März 1977. Der Salzgehalt und die Wassertemperatur wurden direkt von Bord des Schiffes aus mit einer TS-Sonde gemessen, die Aufarbeitung der Wasserproben erfolgte sofort nach der Rückkehr im Laboratorium. Die Meßgenauigkeit der Sonde (Hersteller Electronic Switchgear, London) beträgt $\pm 0,1$ °C und $\pm 0,1$ ‰ S. Die Probenflaschen für die Autoradiographie, die Bestimmung der Aufnahmekinetik und die Gesamtkeimzahl wurden am Tage zuvor so vorbereitet, daß sie sofort mit den Wasserproben beschickt werden konnten. Bei der Probennahme wurde auf die genaue Einhaltung der Position des Schiffes an der Station sowie bakteriologisch einwandfreier Arbeitsbedingungen geachtet.

Die Probennahme erfolgte mit einem speziellen bakteriologischen 2 l-Wasserschöpfer, der in der Abteilung Marine Mikrobiologie entwickelt und hergestellt wurde. Der Wasserschöpfer kann bis zu Tiefen von ca. 20 m eingesetzt werden; die Auslösung erfolgt durch einen kräftigen Zug am Trägerseil nach dem Prinzip der

Stationen der Probenentnahme, natürliche Wasserproben

<u>Physikalische und meteorologische Daten:</u>	<u>Chemische Untersuchungen</u>	<u>Planktologische Untersuchungen</u>	<u>Mikrobiologische Untersuchungen</u>
a) physikalische Daten: 1. Wassertemperatur 2. Wellengang b) meteorologische Daten: (z.T. vom Leuchtturm Kiel) 1. Windrichtung 2. Windstärke 3. Bedeckungsgrad 4. Wetterverlauf	a) anorganische Subst.: 1. Salinität (Mohr-Knutzen Titration) 2. Phosphat 3. Ammoniak 4. Nitrit 5. Nitrat b) organische Substanzen: 1. Gesamtgehalt an organischem gelösten Kohlenstoff (Autoanalyser) 2. Biochemischer Sauerstoffbedarf, BSB_{14} (Winkler-Methode)	a) quantitative Daten: 1. Chlorophyll a und b (UNESCO-Methode) 2. Planktonzählungen und Biomassebestimmung, Detritusgehalt (Utermöhlmikroskop) b) qualitative Daten: Artenanalyse des Planktons (Utermöhlmikroskop)	a) Bakterienzählungen u. Biomassebestimmungen: 1. Gesamtbakterienzahl (Fluoreszenzmikroskopie) 2. Gesamtzahl und Biomasse der aktiven Bakterien (Mikroautoradiographie, automatische Bildanalyse) 3. Saprophytenzahl (Agar-Platten-Methode m. ZoBell Agar und drei Salzgehalten, 0 ‰, 15 ‰ u. 33 ‰ S) b) Analysen der Bakterienpopulationen: 1. Substrataufnahme der aktiven Bakterien (Mikroautoradiographie) c) Aktivitätsmessungen: 1. Maximale Substrataufnahmegeschwindigkeit (V_{max}) 2. "Turnover time" der organischen Substanz (T_t) 3. " $K_t + S_n$ " (Transportkonstante plus Konzentration des natürlichen Substrates) d) bei Zusatzuntersuchungen: INT-Färbung zum Nachweis atmungsaktiver Zellen

Meyer'schen-Flasche. Vergleichsmessungen der Bakterienzahl in Wasserproben, die mit dem ZoBell-Schöpfer genommen wurden, ließen keine signifikanten Unterschiede erkennen. Für die Schwentine-Probe wurde stets ein anderer Schöpfer verwendet, weil der Schöpfer bei der Probennahme in dem stark verunreinigten Fluß sehr kontaminiert wird und damit für den Einsatz im Wasser der Förde nicht mehr geeignet ist.

3.2 Analysenmethoden

Die angewendeten Methoden und gemessenen Parameter sind nach Fachgebieten geordnet in Tabelle 1 dargestellt. Im folgenden werden sie näher beschrieben, wobei den neu entwickelten Methoden breiterer Raum gewährt wird als den bekannten. Die Erarbeitung neuer Verfahren und die Verbesserung bestehender nahm einen großen Zeitraum bei dieser Untersuchung ein, sie war aber für die spezielle Themenstellung erforderlich; daher findet der Methodenteil eine entsprechend ausführliche Behandlung.

3.2.1 Gesamtbakterienzahl und bakterielle Biomasse

Diese beiden Meßgrößen sind wichtige ökologische Grundparameter, die erst in jüngster Zeit zuverlässig meßbar wurden. Die Gesamtbakterienzahl und die resultierende bakterielle Biomasse erfaßt alle vorhandenen Bakterien, eine Differenzierung nach den Gesichtspunkten aktiv-inaktiv, lebend-tot ist nicht möglich. Die in dieser Untersuchung verwendete Methode wurde nach den Angaben von ZIMMERMANN und MEYER-REIL (1974) und DALEY und HOBBIE (1975) entwickelt.

Die Wasserproben werden nach der Probennahme mit Formalin fixiert (Endkonzentration 1 %). Die Filtration erfolgte mit Nucleopore-filtern von 0,2 µm Porenweite, die einige Tage in einer Lösung von 2 g Irgalanschwarz in 1 l 2-%iger Essigsäure schwarz gefärbt wurden. Während das Probenwasser in dem Zylinder über dem Filter steht, werden die darin enthaltenen Bakterien durch das Zufügen

von 0,1 ml Acridinorangellösung pro ml Probenwasser 3 Minuten gefärbt. Die Färbelösung besteht aus 0,1 g Acridinorange, 0,1 ml Formalin, 25 ml 0,2 molare Tris Puffer Lösung, 44,7 ml 0,1 N HCl und 30,3 ml aqua bidest; sie wird partikelfrei filtriert. Nach der Filtration der Wasserprobe (0,2 atm Unterdruck) werden die luftgetrockneten Filter für die Mikroskopie mit einem Tropfen Cargill's Immersionsöl (Typ A) benetzt. Es kam ein Zeiss Standard Mikroskop mit Epifluoreszenz-Zusatz zur Anwendung (KP 500; FT 510; LP 520; Osram HBO 50 W). Zur Ermittlung der Gesamtbakterienzahl wurden jeweils 40 Rasterfelder ausgewertet. Bei einer Zelldichte von 15 - 30 Bakterien pro Gesichtsfeld kann in der Regel eine Angleichung der Dispersion an die Normalverteilung nachgewiesen werden. Der Variationskoeffizient für die resultierenden Mittelwerte liegt meistens unter 30 % (ZIMMERMANN 1975).

Die bakterielle Biomasse wird durch das Ausmessen der Bakterien mit einem Okularmikrometer ermittelt. Auf Grund dieser Messungen werden die Bakterien in Größenklassen (0,4 µm; 0,8 µm; 1,6 µm; 2,4 µm; 2,4 µm - Stäbchen (Länge); 0,4 µm; 0,8 µm; 1,6 µm; 2,4 µm - Kokken (Durchmesser) und "Sonstige" eingeteilt. Jeder Größenklasse wird ein bestimmtes Volumen und C-Gewicht zugeordnet, das aus zahlreichen Einzelmessungen als Durchschnittswert ermittelt wurde. Bei der Berechnung des C-Gehaltes wird davon ausgegangen, daß die Trockenbiomasse 10 % des Naßgewichtes der Zelle beträgt (spez. Gewicht ca. 1). 50 % der Trockenbiomasse besteht aus Kohlenstoff. Von jedem 4. Raster werden alle Bakterien vermessen. Die erforderlichen Umrechnungsfaktoren wurden von ZIMMERMANN (1977) mit dem Rasterelektronenmikroskop ermittelt und übernommen.

3.2.2 Aktive Bakterien

3.2.2.1 Mikroautoradiographie

Die aktiven Bakterien wurden mit Hilfe einer selbst entwickelten autoradiographischen Methode nachgewiesen (HOPPE 1976, 1977). Als aktive Bakterien werden hier solche heterotrophen Bakterien

Tab. 2: Nachweis heterotropher und autotropher Aktivität von Mikroorganismen mit Hilfe der Autoradiographie und anderer Methoden

Autor	Untersuchungsgebiet	Substrat	Markierte Organismen, sonstige Beobachtungen
Lewin & Lewin (1960)	verschiedene Küstengewässer	Wachstumstest mit 0,5 % Glukose (a) 0,1 % Acetat (b) 0,2 % Lactat (c)	heterotrophes Wachstum bei Nitzschia angularis (a), Navicula incerta (a), Nitzschia frutulum (a,c), Nitzschia tenuissima (a, b c)
Lewin (1963)	verschiedene Küstengewässer	Wachstumstest (s. o.)	heterotrophes Wachstum für (a) oder (b) bei: Amphora coffaeiformis, Navicula incerta und andere Nitzschia-Arten, kein heterotrophes Wachstum bei: einige Arten von Amphora, Nitzschia, Chaetoceros, Cyclotella, Melosira, Skeletonema und Thalassiosira
Brock (1967)	Island, Long Iceland Sound	^3H -Thymidin	Leucothrix mucor, Ermittlung der Wachstumsrate
Munro & Brock (1968)	Westküste von Schottland	^3H -Glukose ^3H -Acetat 330-990 $\mu\text{g l}^{-1}$	keine Substrataufnahme durch Diatomeen bei allen Konzentrationen, starke Markierung der Bakterien
Kokke (1970)	verschiedene Gewässer	^{14}C -Substrate	Anreicherung von Schadstoffen in Mikroorganismen
Watt (1971)	Nordwest-Atlantik	$\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$	Primärproduktion individueller Algenzellen
Saunders (1972)	Süßwasser	^{14}C -Glukose 1 - 43 $\mu\text{g l}^{-1}$	Heterotrophie bei Oscillatoria agardhii und Arthrospira spec.
Horner & Alexander (1972)	Eis aus der Nordpolar Region	^{14}C -Glyzin ^{14}C -Glukose ^3H -Acetat	Nachweis aktiver Bakterien, Heterotrophie der Phytoplanktonalgen vernachlässigbar
Paerl & Goldman (1972)	Lake Tahoe, oligotroph	2 - ^{14}C -Acetat 0,05 $\mu\text{g Acetat l}^{-1}$	Nachweis aktiver Bakterien, keine Substrataufnahme durch Algen
Paerl (1974)	Pazifik, Lake Tahoe	^3H -Glukose ^3H -Acetat 0,001 $\mu\text{g l}^{-1}$	Heterotrophe Substrataufnahme durch Bakterien und Bakterienkapseln, keine Aufnahme durch Algen, Adsorption nach verlängerter Inkubation sichtbar
Ramsay (1974)	Elodea canadensis	^3H -Thymidin	aktive epiphytische Bakterien
Hoppe (1974)	Westliche Ostsee Kieler Förde	verschiedene ^{14}C -Substrate	Substrataufnahme durch Bakterienkolonien
Iturriaga & Rheinheimer (1975)	Westliche Ostsee Kieler Förde	INT-Färbung	Nachweis von Bakterien und anderen Mikroorganismen mit respiratorischem Potential

Autor	Untersuchungsgebiet	Substrat	Markierte Organismen, sonstige Beobachtungen
Peroni & Lavarello (1975)	Mittelmeer	$^{32}\text{PO}_4^{3-}$ 1 $\mu\text{Ci ml}^{-1}$	Nachweis der Vertikalverteilung aktiver Bakterien und Algen
Fliemans & Schmidt (1975)	Reinkulturen (ATCC)	$\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ 1 $\mu\text{Ci ml}^{-1}$ Immunfluoreszenz u. Autoradiographie	Nachweis von <i>Nitrobacter agilis</i> und <i>N. winogradskyi</i>
Hoppe (1976)	Westliche Ostsee	^3H -Amino-Säuren-Mischung 300 $\mu\text{g C l}^{-1}$	heterotrophe Substrataufnahme bei <i>Ceratium spec.</i> , <i>Chaetoceros spec.</i> , <i>Skeletonema costatum</i> u. <i>Anabaena spec.</i> , Nachweis aktiver Bakterien
Pollingher & Berman (1976)	See Genezareth Israel	^3H -Glukose 0,3 $\mu\text{mol l}^{-1}$	Substrataufnahme durch z.B. <i>Pediastrum spec.</i> , <i>Scenedesmus spec.</i> (Chlorophyceen), <i>Microcystis spec.</i> , <i>Anabaena spec.</i> (Cyanophyceen)
Ukeles & Rose (1976)	marines Phytoplankton von verschiedenen Standorten	Wachstumsmessungen, 0,01 molare Kohlenhydrate, Alkohole und org. Säuren	heterotropes Wachstum bei <i>Chlorella autotrophica</i> und <i>Protococcus spec.</i> (Glukose)
Knoechel & Kalff (1976 a, b)	Reinkulturen von Phytoplanktonalgen	$\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$	Ermittlung individueller ^{14}C -Aufnahmeraten durch Kernspurautoradiographie
Faust & Correll (1977)	Rhode River-Ästuar	$^{32}\text{PO}_4^{3-}$	Nachweis aktiver Bakterien u. Planktonorganismen
Hoppe (1977)	Westliche Ostsee, Kieler Förde	^3H -Acetat ^3H -Glukose ^3H -Leucin 3-300 $\mu\text{g C l}^{-1}$	Heterotrophe Substrataufnahme durch <i>Thalassiosira spec.</i> , <i>Skeletonema costatum</i> , <i>Navicula spec.</i> , Analyse der Nährstoffansprüche aktiver Bakterienpopulationen

bezeichnet, die unter in situ Bedingungen leicht abbaubare organische Verbindungen metabolisieren. Der Nachweis heterotropher oder auch autotropher Lebensweise von Bakterien und Phytoplankton ist ein bedeutsames Thema in der mikrobiologischen Forschung. Eine Übersicht wichtiger Veröffentlichungen wird in Tabelle 2 gegeben. Aus der Tabelle wird deutlich, daß sich die Autoradiographie zum wesentlichen Hilfsmittel für das Studium der Stoffaufnahme in individuellen Organismen entwickelt hat. BROCK (1967) kommt das Verdienst zu, die Autoradiographie in die ökologische Mikrobiologie eingeführt zu haben, deren vielseitige Anwendungsmöglichkeiten auch heute noch keineswegs ausgeschöpft sind.

In der vorliegenden Untersuchung stehen die autoradiographisch nachgewiesenen aktiven Bakterien im Mittelpunkt, in seiner ökologischen Bedeutung wird dieser neue Parameter der Gesamtbakterienzahl und der Saprophytenzahl gleichgeordnet.

Die Autoradiographie diene zur Ermittlung der Gesamtzahl der aktiven heterotrophen Bakterien und zur Analyse der physiologischen Gruppen dieser größtenteils mit Standard-Methoden nicht kultivierbaren Bakterien. In erstgenanntem Fall muß ein radioaktiv markiertes Substrat verwendet werden, das von möglichst vielen heterotrophen Bakterien aufgenommen wird. Nach einer umfangreichen Versuchsserie (HOPPE 1976) erwies sich ein Gemisch von 15 Tritium markierten Aminosäuren mit hoher spezifischer Aktivität allen anderen Substraten überlegen. Dieses standardisierte AS-Gemisch (Amersham-Buchler) entspricht in seiner Zusammensetzung einem Chlorella-Eiweiß-Hydrolysat. Für die Populationsanalyse wurde die gleiche autoradiographische Methode mit verschiedenen ^3H -markierten Substanzen (hauptsächlich ^3H -Leucin, ^3H -Glukose und ^3H -Acetat) angewendet. Die untere Nachweisgrenze für die Mikroautoradiographie beträgt theoretisch ca. $6,1 \cdot 10^{-11}$ ug C, aufgenommen von einem Bakterium in 3 Stunden unter Verwendung eines standardisierten Amino-Säuren-Gemisches.

Die Durchführung der autoradiographischen Methode zur Bestimmung der aktiven heterotrophen Bakterien ist in Abbildung 2 dargestellt. In 3 sterile Kapsenbergflaschen werden jeweils 100 ul = 10 uCi = 0,3 ug C) radioaktives Substrat gegeben und mit je 1 ml Wasser-

DETERMINATION OF ACTIVE BACTERIA

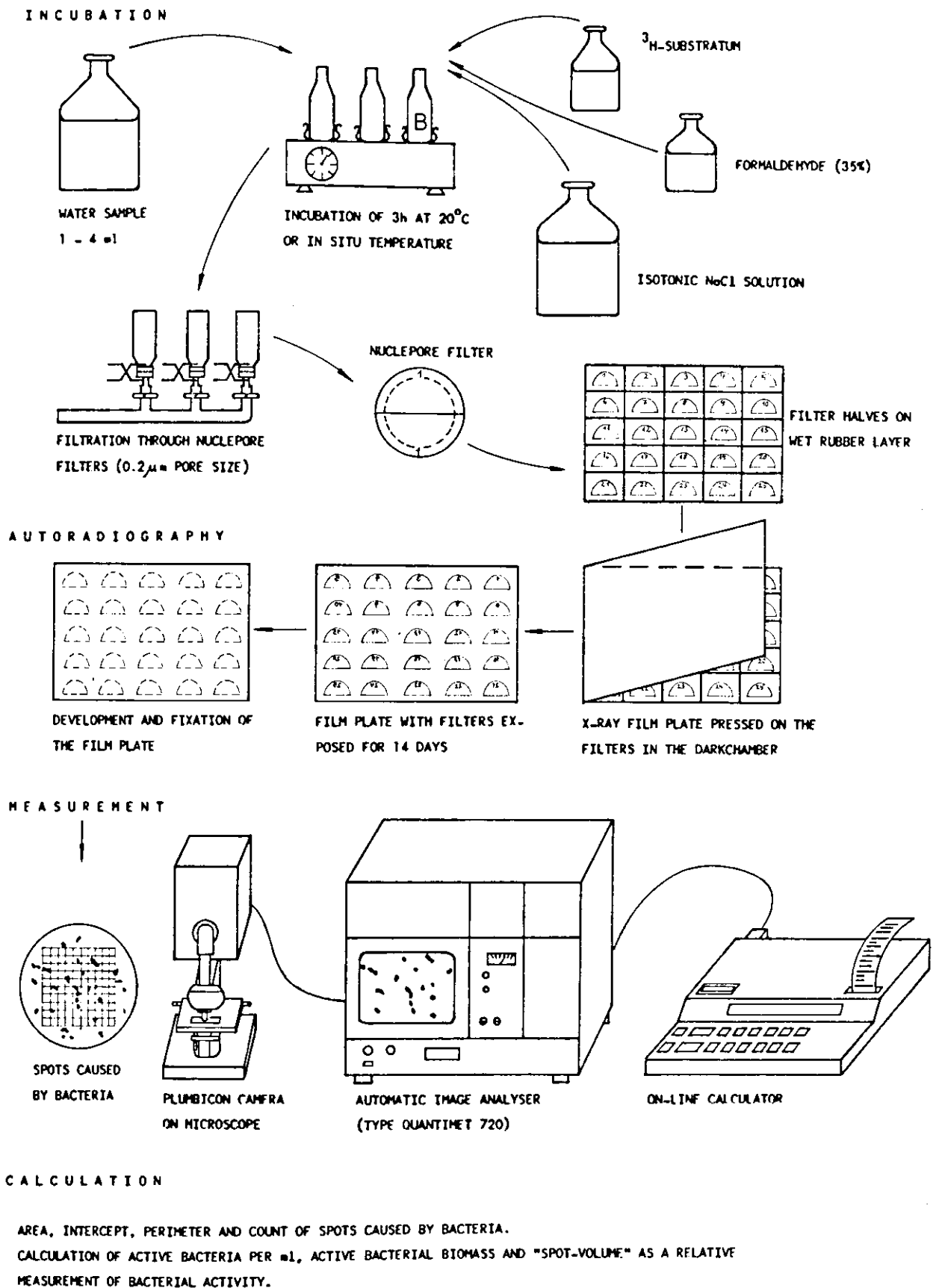


Abb. 2: Automatische Version der mikroautoradiographischen Methode zum Nachweis der ³H-Substrataufnahme aktiver heterotropher Bakterien

probe vermischt. Falls eine niedrige Zahl aktiver Bakterien erwartet wird, können auch die 2 oder 3-fachen Volumen genommen werden. Der Inhalt einer Flasche wurde als Kontrolle sofort mit 40 μ l Formalin fixiert. Diese Probe diente zur Feststellung der Adsorption des radioaktiven Substrates. Es folgte eine 3-stündige Inkubation bei in situ Temperatur oder Standardtemperatur (20 °C). Während dieser Zeit nehmen die aktiven Bakterien das radioaktive Substrat auf, eine nennenswerte Vermehrung der Bakterien wurde nicht beobachtet. Es wird davon ausgegangen, daß die Bakterienpopulation in den ersten 3 Stunden noch weitgehend ihre natürliche Arten-Zusammensetzung behält, weil sie sich an die Bedingungen in der Flasche erst allmählich anpaßt.

Anschließend werden die Proben bei 0,2 atm Unterdruck durch Nucleoporefilter mit 0,2 μ m Porenweite filtriert, und es wird mit 20 ml isotonischem Wasser (mit NaCl eingestellt) nachgespült, um die Adsorption radioaktiven Substrates im Nucleoporefilter zu vermeiden und eine bessere Verteilung der Bakterien auf dem Filter zu erreichen. Danach werden die Filter luftgetrocknet, halbiert und beschriftet. 25 Filterhälften werden in einer bestimmten Ordnung auf eine angefeuchtete dünne Schaumstoffplatte gelegt, die die Größe einer Röntgenfilmplatte hat (15 x 10 cm). In der Dunkelkammer wird eine angefeuchtete Röntgenfilmplatte (Kodak AR 10 striping film plate) leicht auf die Filter gedrückt. Wenn die Röntgenfilmplatte abgenommen wird, haften alle Filterhälften in engem Kontakt an der Röntgenfilmplatte. In einem Kühlschrank (ca. 4 °C) wird die mit den Filterhälften belegte Filmplatte dann 14 Tage in einer lichtdichten Kassette "belichtet".

Danach wird die ganze Filmplatte 3 Minuten im Entwicklerbad (20 °C) (Kodak D 19) entwickelt und nach der Passage eines Wasserbades 5 Minuten mit dem Fixiersalz Agfa G 334 fixiert; es schließt sich ein Wasserbad von 3 Minuten Dauer an. Während dieses Vorganges lösen sich die Filterhälften von der Filmplatte, so daß diese nach der Lufttrocknung ohne Störung durch die Filterstruktur direkt im Mikroskop (Vergrößerung 400 - 1000 x, Hellfeld) ausgewertet werden kann. Der Vorteil dieser Methode liegt in ihrer relativ einfachen Durchführung - die Dunkelkammerarbeit wird stark

reduziert - und in dem hohen Grad der Standardisierung, der eine entscheidende Grundlage für die Vergleichbarkeit der Ergebnisse ist. Mit der von DURIE und SALMON (1975) beschriebenen "high speed scintillation autoradiography", die eine starke Verkürzung der "Belichtungszeit" verspricht, konnten keine besseren Ergebnisse erzielt werden. Für die Einarbeitung in die Problematik erwies sich das Standardwerk von ROGERS (1969) "Techniques of Autoradiography" als sehr nützlich.

Zur Ermittlung der Gesamtzahl der aktiven Bakterien werden die "spots" (Anhäufungen von Silberkörnern über radioaktiv markierten Bakterien) von 40 Gesichtsfeldern ausgezählt. Um die Subjektivität der Zählung zu verhindern und die Meßmöglichkeit zu erweitern, wurde für die Auswertung der Autoradiogramme neben der visuellen Kontrolle ein automatischer Bildanalysekomputer (Quantimet 720, Cambridge Instruments) verwendet. Mit diesem Gerät können folgende Grundparameter von Partikeln gemessen werden: Partikelzahl, Partikelfläche, Partikeldurchmesser und -umfang. Statistische Angaben über die Keimzählung von Plattenkulturen mit Hilfe dieses Apparates veröffentlichten WERNERY et al. (1973).

In dieser Untersuchung wurde der Versuch gemacht, über die Messung der Grundparameter hinaus die aktive bakterielle Biomasse zu ermitteln. Dazu ist Voraussetzung, daß die "spot"-Größe eine maximale Ausdehnung erreicht, die von der Größe des Bakteriums abhängt. Die Tiefe des Eindringens der Elektronen der β -Strahlung des Tritiums in den Röntgenfilm kann empirisch ermittelt werden (ROGERS 1969). Wenn die Eindringtiefe bekannt ist, kann von der "spot"-Größe auf die Größe des verursachenden Bakteriums geschlossen werden. Über Formeln, die auch bei der Ermittlung der gesamten bakteriellen Biomasse benutzt werden, kann dann die aktive bakterielle Biomasse errechnet werden (s. Kap. 3.2.1). Die statistische Genauigkeit der Zählmethode ist etwa der bei der Bestimmung der Gesamtbakterienzahl errechenbaren vergleichbar.

3.2.2.2 INT-Vitalfärbung

Bei einigen ergänzenden Untersuchungen insbesondere über den Bewuchs von Blaualgen wurde die INT-(Jodphenyl-nitrophenyl-phenyltetrazoliumchlorid) Färbemethode in Anlehnung an die methodischen Arbeiten von ITURRIAGA und RHEINHEIMER (1975) und ZIMMERMANN et al. (1978) angewendet. Bei dieser Methode handelt es sich um eine Vitalfärbung atmungsaktiver Zellen, die durch die Bildung eines roten, wasserlöslichen Farbstoffes (Formazan) erkennbar werden. Das Formazan entsteht bei der Reduzierung des gelb gefärbten INT durch Enzyme der Atmungskette unter aeroben Bedingungen. Die Methode wurde durch Verlängerung der Inkubationszeit (2 Std.) und Heraufsetzung der Konzentration der Reaktionslösung (0,5 mg INT für 2 ml Probenwasser) gegenüber den vorhandenen Vorschriften geändert. Beides führte zu einer Intensivierung der Rotfärbung. Die Methode eignet sich sehr gut zur Färbung von epiphytischen Mikroorganismen sowie von Phytoplankton; freilebende Bakterien unter ca. 0,6 µm Länge sind dagegen hinsichtlich der Ergebnisse der Färbung nicht eindeutig zu identifizieren. Die Bildung einer Epizönose in Abhängigkeit von dem physiologischen Zustand des biologischen Trägermaterials (Detritus, Phytoplankton) läßt sich mit dieser Färbemethode aber gut verfolgen (HOPPE 1981).

3.2.3 Saprophytenzahl

Als Saprophyten werden hier solche Bakterien bezeichnet, die auf Agarnährböden nach 14-tägiger Bebrütungszeit bei 20 °C sichtbare Kolonien bilden. Die Saprophyten werden auf einem modifizierten ZoBell Agar 2216 E (OPPENHEIMER and ZOBELL 1952) mit dem Salzgehalt 0 ‰ (ZL), 14 ‰ (ZB) und 27 ‰ (ZS) isoliert. Die Zusammensetzung dieses Agars besteht aus: 5 g Pepton (Difco), 1 g Hefeextrakt (Difco), 0,01 g FePO₄, 8 g Agar auf 1 Liter Wasser der angegebenen Salinität. Es wurde die Gußplattenmethode angewendet bei der 1 ml der Wasserprobe mit 9 ml Agar-Medium bei einer Temperatur von ca. 42,5 °C in einer Petrischale vermischt wird. Die unterschiedlichen Salzgehalte wurden gewählt, um die Saprophyten nach ihren Salzansprüchen und damit ihrer möglichen Herkunft

nach zu differenzieren.

Verschiedene Autoren, z.B. VÄÄTÄNEN (1977), haben darauf hingewiesen, daß mit dieser Methode und dem ZoBell-Agar nicht die höchste Saprophytenzahl erreicht wird. In dieser Untersuchung wurde jedoch auf größtmögliche Vergleichbarkeit der Ergebnisse mit früheren Bakterienzählungen Wert gelegt, die fast ausschließlich nach der herkömmlichen Methode ermittelt wurden. Außerdem kann die Saprophytenzahl stets nur als substratspezifisch definiert werden, so daß die Wahl eines in der meeresbiologischen Forschung bewährten Nährbodens sinnvoll erschien.

3.2.4 Heterotrophe Potenz

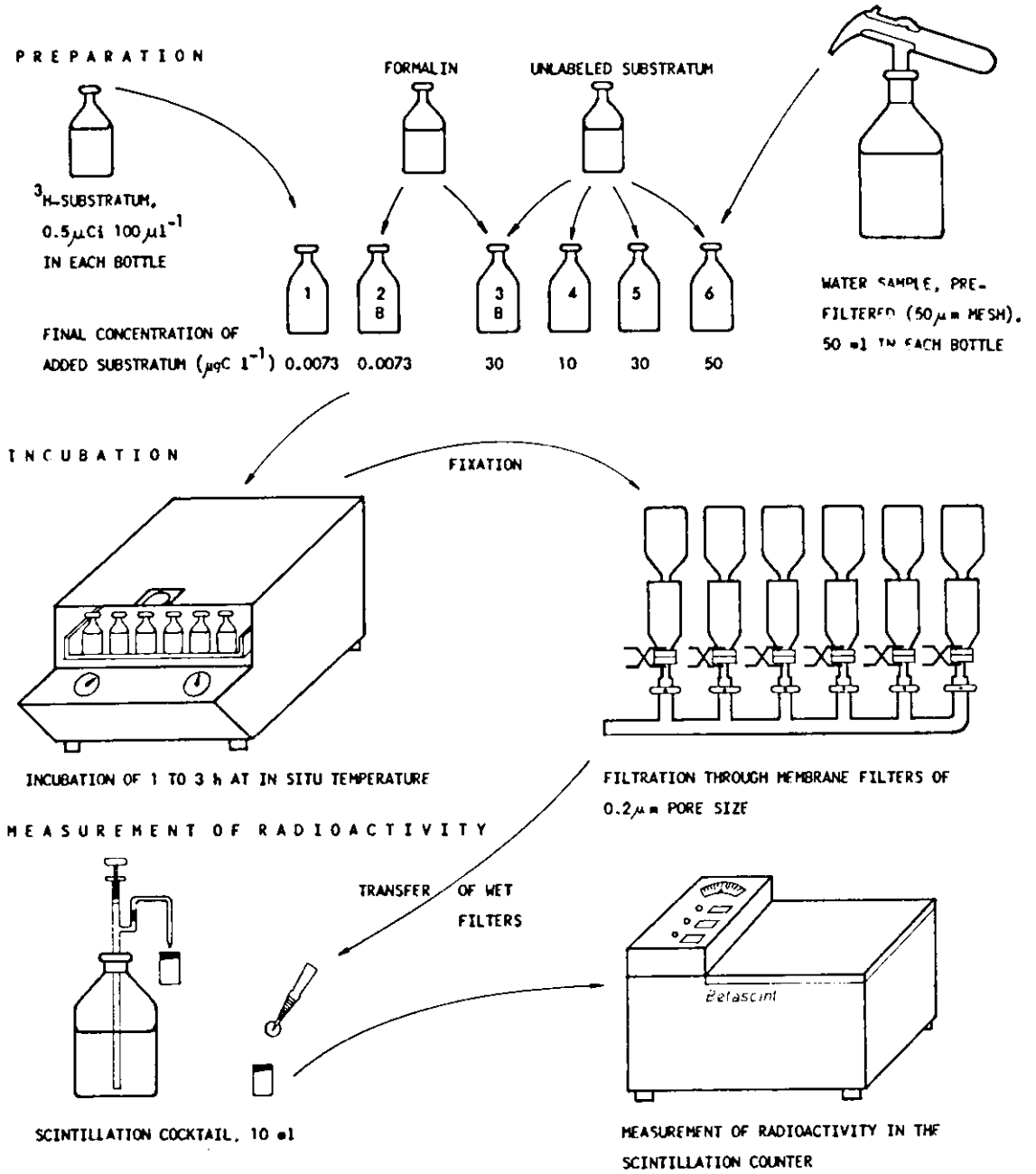
Für die Bestimmung der heterotrophen Potenz der Mikroorganismen wurde eine verbesserte Methode eingeführt, die auf der Verwendung tritierter Substrate beruht (HOPPE 1979). Die herkömmliche Methode der ^{14}C -Substrataufnahme durch Bakterien wurde von PARSONS und STRICKLAND (1962) eingeführt und hat eine sehr große Verbreitung erfahren. Die Methode wurde durch Respirationsmessungen erweitert und in fast allen marinen und limnischen Biotopen erprobt (VACCARO und JANNASCH 1966, HOBBIE und CRAWFORD 1969, HOBBIE et al. 1972, SEKI 1972, WILLIAMS 1972, GOCKE 1975 a, 1977 a, b, CAHET und JACQUES 1976, SPENCER 1978, u.a.) Kritik an der Anwendung der einfachen enzymkinetischen Analyse auf heterogene Bakterienpopulationen, die sich im wesentlichen gegen eine bedenkenlose Ausweitung auf ungeeignete Gewässer bezieht, aber auch prinzipieller Natur ist, wurde von WILLIAMS (1973), WRIGHT (1973) und THOMPSON und HAMILTON (1974) geäußert. Eine Rechtfertigung für die Anwendung der enzymkinetischen Methode bei der Bestimmung der Bakterienaktivität geben WRIGHT und BURNISON (1979). Im Lichte der zunehmenden Interpretationsschwierigkeiten der sogenannten "realen Aufnahmegeschwindigkeit", die sich besonders auf die mikrobiologische Verwertbarkeit der chemisch bestimmten Substratkonzentration beziehen, scheint die hier angewendete Methode noch am zuverlässigsten zu sein. Tritiierte Substanzen zum Nachweis der heterotrophen Substrataufnahme wurden nur von relativ wenigen Autoren verwendet (AZAM

und HOLM-HANSEN 1973, KUNICKA-GOLDFINGER 1976, DIETZ et al. 1977, HOPPE 1978).

Bei der Benutzung von ^3H -Substanzen zur Bestimmung der heterotrophen Aktivität an Stelle von ^{14}C -Substraten ergeben sich auf Grund der wesentlich höheren spezifischen Aktivität tritierter Verbindungen einige Vorteile: 1) es genügt die Zugabe einer äußerst geringen Substratmenge, um selbst bei sehr niedriger bakterieller Aktivität noch eine gut meßbare Aufnahme zu erhalten, deshalb 2) wird die natürliche Konzentration der Substanzen im Probenwasser nur unwesentlich erhöht, dies kann auch für Messungen im Flußwasser von Vorteil sein. 3) Durch die sehr geringe Substratzugabe kann der Wert für die sogenannte turnover time, d.h. die Zeit nach der alles natürlich vorhandene Substrat umgesetzt wäre, ohne Extrapolation direkt berechnet werden. Ein Nachteil liegt darin, daß die Respiration nur schwer gemessen werden kann. Da die Respirationsrate eines Substrates nach der Literatur jedoch stets sehr ähnlich zu sein scheint, könnte die Gesamtsubstrataufnahme (inkorporiert und respiriert) nach diesen Angaben berechnet werden (GOCKE 1976, WRIGHT 1974, HOBIE und CRAWFORD 1969).

Die Durchführung der Methode ist in Abbildung 3 dargestellt. Um nach der Probennahme eine schnelle Verarbeitung der Proben zu gewährleisten, wurden die Versuchsgefäße am Tage zuvor mit den angegebenen Volumina ^3H -markierter Substrate, unmarkierter Substrate und - bei den Blindproben - mit Formalin beschickt und eingefroren. Die Wasserproben werden mit den verschiedenen Konzentrationen an zugesetztem Substrat 3 Stunden inkubiert und dann durch Membranfilter mit 0,2 µm Porenweite (Sartorius) filtriert. Während dieser Zeit nehmen die aktiven Bakterien das radioaktive Substrat und das entsprechende natürliche Substrat anteilmäßig auf. Die Filter und Bakterien werden dann im Szintillationscocktail (Zusammensetzung: 20 g Permablend, 5 g Naphthalin, 1 Liter Dioxan) aufgelöst und ihre Radioaktivität im Szintillationszähler gemessen. Aus arbeitstechnischen Gründen wurde bei zahlreichen Proben die Zahl der eingesetzten Substratkonzentrationen herabgesetzt, dieses ist nach GRIFFITHS et al. (1977) und GOCKE (mündl. Mitteilung) ohne einen wesentlichen Präzisionsverlust möglich.

DETERMINATION OF HETEROTROPHIC ACTIVITY BY MEANS OF TRITIUM LABELED SUBSTRATES



CALCULATIONS

DATA INPUT: STANDARD (cpm), INCUBATION TIME (h), SUBSTRATE CONCENTRATIONS OF BOTTLES 1-6 ($\mu\text{g C l}^{-1}$), BLANKS (BOTTLES 2, 3) AND SAMPLES (BOTTLES 1, 4-6) (cpm).

DATA OUTPUT: T_c (h), CALCULATED FROM BOTTLES 1 AND 2; V ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$), $(K_t + S_n)$ ($\mu\text{g C l}^{-1}$), CALCULATED FROM BOTTLES 3-6.

Abb. 3: Die Bestimmung der heterotropen Potenz durch die Aufnahme ^3H -markierter organischer Verbindungen. Erklärung im Text.

Die Aufnahmegeschwindigkeit gelöster organischer Substanzen durch Mikroorganismen mit Hilfe der Tracer-Technik kann mit folgender Gleichung beschrieben werden:

$$v = \frac{c}{C u t} (S_n + A) \quad (1)$$

v = Aufnahmegeschwindigkeit ($\mu\text{g C l}^{-1}\text{h}^{-1}$)

c = Radioaktivität der filtrierten Mikroorganismen (cpm)

C = Zählzählbeute (cpm) von 1 Microcurie des zugesetzten "tracers"

u = Menge der zugesetzten Mikrocuries

t = Inkubationszeit (h)

S_n = in situ-Konzentration der untersuchten Verbindung ($\mu\text{g C l}^{-1}$)

A = Konzentration der zugesetzten Verbindung ($\mu\text{g C l}^{-1}$)

Wenn die Substrataufnahme durch ein Transportsystem erfolgt, kann die Aufnahmegeschwindigkeit nach der Michaelis-Menten Gleichung berechnet werden:

$$v = V_m \frac{S_n + A}{K_t + S_n + A} \quad (2)$$

V_m = maximale Aufnahmegeschwindigkeit

K_t = Halbsättigungs-Konstante (gleich der Michaelis-Konstante (K_m))

Die hyperbolische Sättigungskurve der Michaelis-Menten Gleichung (Abb. 4) kann durch die "Lineweaver-Burk-Modifikation" in eine lineare Form transformiert werden. Durch Multiplikation der reziproken Form von Gleichung (2) mit $(S_n + A)$ erhält man:

$$\frac{S_n + A}{v} = \frac{K_t + S_n}{V_m} + \frac{A}{V_m} \quad (3)$$

Da nach Gleichung (1) $\frac{S_n + A}{v} = \frac{C u t}{c}$, resultiert nach

Substitution:

$$\frac{C u t}{c} = \frac{K_t + S_n}{V_m} + \frac{A}{V_m} \quad (4)$$

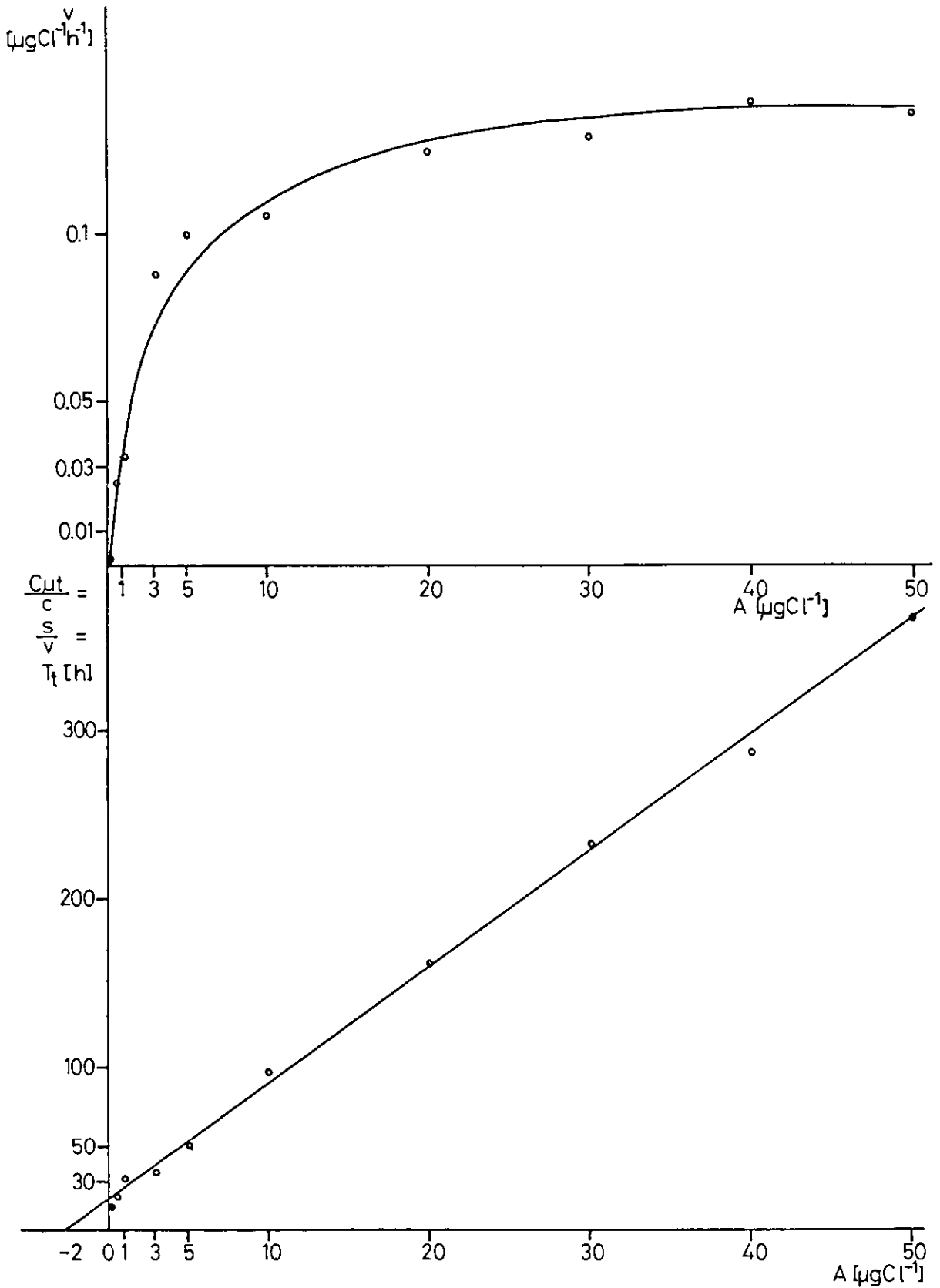


Abb. 4: Hyperbolische Substratsättigungskurve (oben) und Lineweaver-Burk-Transformation (unten) der ^3H -Glukose Aufnahme einer Wasserprobe aus der Kieler Förde vom 12. 7. 78, $r = 0,996$

Trägt man die bekannten Werte für $\frac{C u t}{C}$ gegen A auf, so ergibt sich eine Gerade, aus der sich die beiden Parameter V_m und $K_t + S_n$ berechnen lassen:

V_m = reziproker Wert der Steigung der Geraden

$K_t + S_n$ = Schnittpunkt der Geraden mit der Abzisse

T_t = Schnittpunkt der Geraden mit der Ordinate

Bei der Verwendung sehr hoch markierter tritiiertes Substanzen kann nach AZAM und HOLM-HANSEN (1973) davon ausgegangen werden, daß A vernachlässigbar klein wird, Formel 1 vereinfacht sich dann:

$$v = \frac{c}{C u t} \cdot (S_n)$$

es folgt:



$$\frac{S_n}{v} = \frac{C u t}{C} = \frac{K_t + S_n}{V_m} = T_t$$

Durch eine einzige sehr niedrige "Tracer"-Zugabe kann hier also die natürliche "Turnover-time" bzw. Umsatzrate des natürlichen Substrates ($\% h^{-1}$) bestimmt werden. Bei Parallelansätzen beträgt die Abweichung vom Mittelwert bei dieser Methode meist weniger als $\pm 5 \%$.

3.2.5 Chlorophyll_a

Der Chlorophyll-a-Gehalt wurde nach der von der UNESCO empfohlenen bewährten trichromatischen Methode (UNESCO 1966) mit einem Spektralphotometer PM Q II der Fa. Zeiss bestimmt. Die Messung erfolgte bei 663 nm (Chlorophyll a), 645 nm (Chlorophyll b), 630 nm (Chlorophyll c) und 750 nm (Trübungskorrektur). Die

chlorophyllhaltigen Organismen wurden durch Filtration einer Wassermenge von 100 ml bis 1200 ml auf Sartorius Membranfiltern von 3 µm Porenweite gesammelt und bis zur Aufarbeitung tiefgefroren. Der Chlorophyllgehalt eines Filters wird mit 12 ml 90 %-igem Aceton unter Zugabe von kleinen Glasperlen durch dreiminütiges Schütteln in der Kugelmühle extrahiert. Anschließend wird die Probe 20 Minuten bei 5500 Umdrehungen pro Minute in einer Laborzentrifuge geklärt. Die Berechnung des Chlorophyllgehaltes nach der Messung erfolgt nach der Formel:

$$\frac{\text{Chl. a} \cdot V}{p \cdot l} = \text{ug Chlorophyll-a l}^{-1}$$

V = Volumen des Lösungsmittels in ml

P = Volumen der Wasserprobe in ml

l = Länge der Küvette in cm

Chlorophyll-a wird zuvor berechnet nach der Formel:

$$\text{Chl. a} = 11,64 \cdot E_{663} - 2,16 \cdot E_{645} + 0,1 \cdot E_{630}$$

dabei bedeuten E_{663} , E_{645} und E_{630} die bei diesen Wellenlängen gemessenen Extinktionen, die um den Extinktionswert bei 750 nm (Trübung) korrigiert wurden.

Nach STRICKLAND und PARSONS (1965) beträgt die Genauigkeit der Chlorophyll-a Bestimmung auf dem 5 ug l^{-1} Niveau etwa $\pm 5 \%$.

3.2.6 Utermöhlproben

Von allen Wasserproben wurden Untersuchungen mit dem Utermöhlmikroskop durchgeführt. Diese dienten dazu, einen Überblick über die Artenvielfalt der Phytoplanktonarten zu erhalten. Außerdem vermitteln sie eine grobe Abschätzung der Häufigkeit des Vorkommens bestimmter Algen sowie der Zooplankter und der Detritusteilchen. In der Regel wurden 10 ml Probenwasser verwendet. Die Durchmusterung des gesamten Kammerbodens erfolgte bei

63-facher Vergrößerung, hierdurch wurden vor allem die großen oder seltenen Teilchen erfaßt. Eine zweite Auszählung, allerdings nur eines Okularzählstreifens, erfolgte bei 160-facher Vergrößerung unter besonderer Beachtung kleiner Teilchen. Zur Identifizierung der Arten wurden die Werke von DREBES (1974), FOTT (1971) und HUSTEDT (1959) benutzt.

3.2.7 Gelöster organischer Kohlenstoff

In marinen Gewässern liegt der größte Teil des insgesamt vorhandenen organisch gebundenen Kohlenstoffs in gelöster Form vor (KALLE 1968, SHARP 1973). Im Wasser gelöste organische Substanzen sind aber die Hauptnahrung heterotropher Mikroorganismen. Die Konzentration des gelösten Kohlenstoffs hängt eng mit dem Trophiegrad und der Verschmutzung eines Gewässers zusammen. Es muß jedoch davon ausgegangen werden, daß nur ein geringer Teil der vorhandenen gelösten organischen Verbindungen auch in relativ kurzer Zeit von den Bakterien aufgenommen und verwertet werden kann. Diese Fraktion der leicht assimilierbaren Substrate wurde durch BSB_{14} -Messung ermittelt, sie beträgt nach OGURA (1972, 1975) ca. 20 % des CSB.

Die Konzentration des im Wasser gelösten organisch gebundenen Kohlenstoffs wurde nach der Methode von EHRHARDT (1969) in einem "Autoanalyser" bestimmt. Die Grundzüge dieser Methode werden im folgenden kurz beschrieben: Wichtig für die Definition der Messung ist die Vorbereitung der Wasserproben. Die Wasserproben werden durch Glasfaserfilter filtriert, um die Verunreinigung des Filtrats durch organische Filtersubstanz zu vermeiden. Anorganisch gebundener Kohlenstoff wird durch Ansäuern mit Phosphorsäure und anschließendem Durchblasen mit reinem Stickstoff beseitigt. Die Wasserproben werden dann in Ampullen abgefüllt und sterilisiert, um sie haltbar zu machen.

In dem Analysator wird der Wasserprobe eine gesättigte Lösung von $K_2S_2O_8$ zugesetzt, die den Sauerstoff für die Oxydation des organischen Kohlenstoffs liefert. Unter der oxidierenden Wirkung des UV-Lichtes einer starken UV-Lampe (900 W, luftgekühlt) wird

dann der Kohlenstoff zu CO_2 verbrannt. Das dabei aus dem Chlorid des Meerwassers durch Oxydation entstehende Chlor würde die weitere Reaktion stören und wird deshalb mit einer FeSO_4 -Lösung beseitigt. Der gereinigte Gasstrom aus Luft und CO_2 wird nun in verdünnte Natronlauge geleitet, deren elektrische Leitfähigkeit durch teilweise Neutralisation sich ändert. Diese Leitfähigkeitsänderung ist im Meßbereich von 0,2 bis 20 mg C l^{-1} der Zugabe von CO_2 proportional und daher ein Maß für den ursprünglich im Wasser vorhandenen organisch gebundenen Kohlenstoff. Die Reproduzierbarkeit beträgt ca. $\pm 50 \text{ ug C l}^{-1}$.

3.2.8 Sauerstoff, BSB_{14}

Die Sauerstoffbestimmung wurde nach der bekannten Methode von WINKLER durchgeführt. Hierbei wird der Sauerstoff im Wasser unter Zusatz von Mangan II Chlorid und alkalischer Jodidlösung fixiert und später nach Auflösung des Niederschlages mit Schwefelsäure mit einer Thiosulfatlösung titriert.

Für die Ermittlung der O_2 -Ausgangsmessung bei der BSB_{14} - (biochemischer Sauerstoffbedarf in 14 Tagen) Bestimmung wurde die Wasserprobe auf 20°C gebracht und 10 Minuten in einer Wasserflasche mit Luft durchblasen, um sie mit Luft zu sättigen. Diese Maßnahme ist nötig, weil in den Winklerflaschen oftmals Luftblasen durch Übersättigung auftreten, wenn sie mit Wasser gefüllt werden, dessen in situ Temperatur weniger als 20°C (Inkubationstemperatur) beträgt. Diese Luft entweicht bei der Aufarbeitung der Proben nach der Inkubation und kann den BSB-Wert verfälschen. Anmerkungen dazu finden sich bei GOCKE und HOPPE (1977). Mit dem BSB wird der bakterielle Sauerstoffverbrauch gemessen, der zur Oxydation der labilen wasserlöslichen organischen Substanz erforderlich ist, wenn die Partikelfraktion vorher abfiltriert wurde. Es wurde der für Wasserproben übliche BSB_{14} gewählt, um eine vollständige Oxydation dieser Fraktion sicherzustellen. Um die BSB-Werte in organische Substanz umzurechnen, werden sie mit dem R_Q -Wert multipliziert, (R_Q = Verhältnis zwischen pro-

duziertem CO_2 und verbrauchtem O_2). Für die Berechnungen in dieser Arbeit wurde ein R_Q -Wert von 0,8 (nach BRYAN et al. 1976) verwendet. Die Parallelen der BSB-Messung differierten selten um mehr als $0,1 \text{ mg O}_2 \text{ l}^{-1}$.

3.2.9 Nährsalze, (Ammonium, Nitrit, Nitrat, Phosphat)

Die anorganischen Nährsalze sind für die Entwicklung des Phytoplanktons unentbehrlich, aber auch Mikroorganismen haben einen geringen Bedarf an diesen Substanzen, wenn sie diese nicht im vollen Umfang aus der organischen Nahrung erhalten. Für die Regeneration der Nährsalze sind Mikroorganismen durch ihre Remineralisation und die Fähigkeit zur Nitrifikation und Sulfurifikation mitverantwortlich.

Die Nährsalzkonzentrationen wurden nach den methodischen Anleitungen von GRASSHOFF (1976) bestimmt. Das Prinzip der Ammoniak-Bestimmung beruht auf der Komplexbildung eines alkalischen Puffers mit Ammoniak. Das entstandene Monochloramin reagiert dann mit Phenol und einem Oxydationsmittel unter Katalyse (Nitroprussidnatrium) zu blauem Indophenolblau, dessen Extinktion nach 5 Stunden bei 623 nm gemessen wird. Die Standardabweichung des Mittelwertes beträgt bei 10 Parallelen im Brackwasser der Förde etwa $\pm 0,2 \%$.

Die Nitritbestimmung beruht auf der Bildung eines roten Azofarbstoffes nach der Zugabe von Sulfanilamid und n-(1-Napthyl)-äthylen-diamindihydrochlorid zu der Wasserprobe. Die Extinktion des Farbstoffes wird bei 524 nm gemessen. Die Genauigkeit der Methode wird mit $\pm 0,02 \text{ ugat NO}_2 - \text{N l}^{-1}$ angegeben.

Die Bestimmung des Nitrates erfolgt im Prinzip genau so wie die Bestimmung von Nitrit. Es wird nur eine Reduktion vorgeschaltet, bei der alles Nitrat der Wasserprobe zu Nitrit reduziert wird. Der Reduktor besteht aus granuliertem Cadmium, das mit einer Kupfersulfatlösung aktiviert wurde und bei der Reaktion in saurer Lösung mit Nitrat zu Cd^{++} oxidiert wird. Die Genauigkeit dieser Methode wird mit $\pm 0,05 \text{ ugat NO}_3^- - \text{N l}^{-1}$ angegeben.

Der Nachweis von gelöstem anorganischen Phosphat beruht auf der Reaktion von Molybdat in saurer Lösung zu Hexamolybdänsäure und der Verbindung dieser Säure mit Phosphat zu gelber Molybdatophosphorsäure, die wiederum mit Ascorbat zu einer blauen Heteropolysäure reduziert wird. Die Extinktion wird bei 882 nm gemessen. Die Genauigkeit der Messung beträgt $\pm 0,02 \mu\text{gat PO}_4^{3-} - \text{P l}^{-1}$.

3.2.10 Salzgehalt

Der Salzgehalt, der im Brackwasser der westlichen Ostsee beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist, wurde anfänglich nach Mohr-Knudsen und später mit einem Salinometer (TS-Sonde) gemessen. Bei der Methode nach Mohr-Knudsen werden die Halogenidionen Cl^- , Br^- und J^- mit Silbernitrat gefällt. Nach Abschluß dieser Fällung tritt dann unverbrauchtes Ag^+ mit zugefügtem Chromat zu rotem Silberchromat zusammen. Die erreichbare Genauigkeit dieser Messung ist $\pm 0,02 \%$ S.

Bei der Salinometermessung wird der Induktionsstrom im Seewasser zwischen zwei Spulen gemessen, der proportional zur Leitfähigkeit und damit dem Salzgehalt des Wassers ist. Die Präzision ist nur unwesentlich geringer als bei der Mohr-Knudsen Titration.

3.2.11 Meteorologische Daten

Die meteorologischen Bedingungen können von großem Einfluß auf die Primärproduktion und die Verteilung des Plankton sowie der Bakterien sein. Die meteorologischen Daten wurden dem "Täglichen Wetterbericht" des Deutschen Wetterdienstes entnommen (Schiffsbeobachtungen). Maßgeblich sind die Meldungen vom Leuchtturm Kiel. Registriert wurden: Gesamtbedeckung, Wetterverlauf, Wetter an der Station, Windstärke und Windrichtung, Luftdruck und Lufttemperatur, Richtung und Höhe der Wellen u.a.. Die meteorologi-

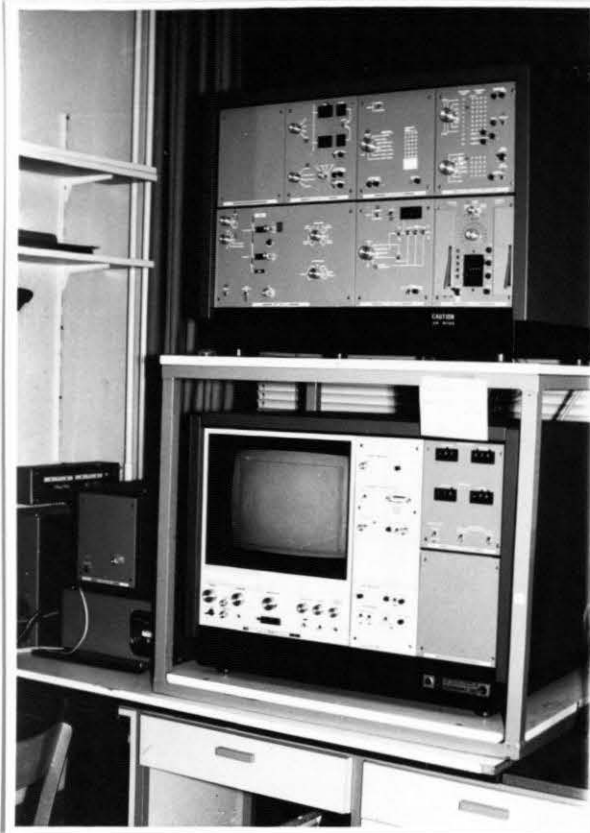
schen Daten werden vor allem zur Erklärung starker Änderungen der biologischen Meßwerte mit herangezogen. Es erwies sich als sehr wertvoll, daß die meteorologischen Daten auch für eine 5-tägige Periode vor dem Tag der Probennahme zur Verfügung standen, weil die Herleitung und Interpretation der jeweilig registrierten Tagesereignisse dadurch oftmals erleichtert oder erst ermöglicht wurde.

3.3 Auswertung der Analysenergebnisse

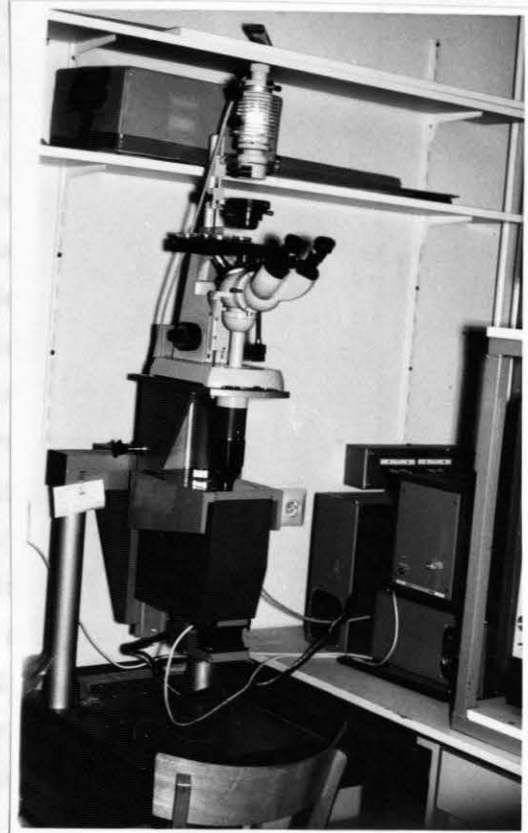
Die Auswertung der Ergebnisse wird hier nur dann kurz dargestellt, wenn sie von den üblichen Verfahren abweicht. Als Besonderheit kann bei dieser Arbeit die automatische Auswertung der Mikroautoradiographie und Teile der graphischen Darstellung (z.B. der statistischen Berechnungen) angesehen werden. Die Anwendbarkeit statistischer Methoden auf das oft nicht sehr umfangreiche Datenmaterial biologischer Untersuchungen ist nicht unbestritten. Aus Gründen der Vergleichbarkeit wurden daher nur einfache und vielfach benutzte Verfahren einbezogen, deren Ergebnisse als Interpretationshilfen verwendet wurden.

3.3.1 Automatische Bildanalyse

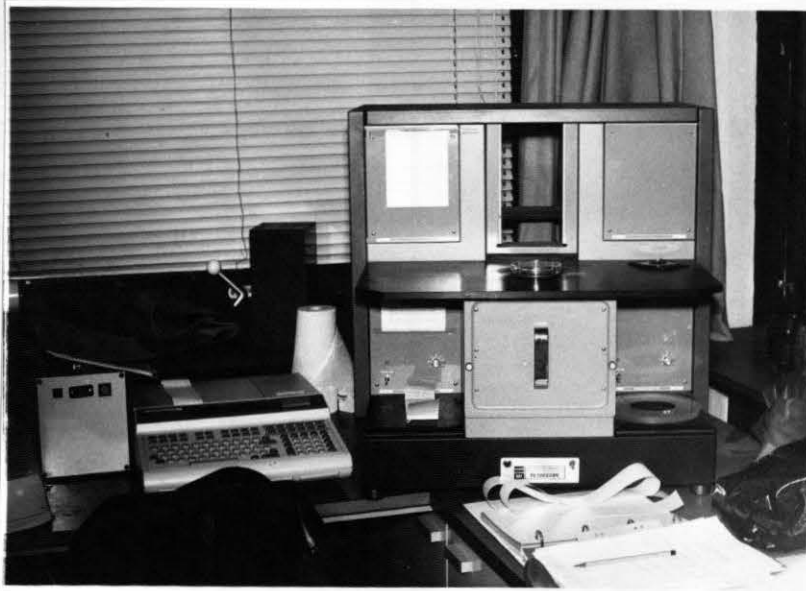
Die automatische Bildanalyse wurde zur Auswertung der Autoradiographie eingesetzt. Es wurde ein Gerät der Fa. Cambridge Instruments (Quantimet 720) benutzt und für den Zweck optimal ausgebaut (Abb. 5). Für den "on line" Betrieb stand ein Tischcomputer Hewlett Packard 96 A zur Verfügung. Auf die physikalischen Grundlagen und die Arbeitsweise des automatischen Bildanalysators kann hier nicht näher eingegangen werden. In umfangreichen Versuchen wurde ermittelt, daß bei geeigneter Einstellung des Apparates die gleichen Teilchen detektiert werden können, die auch visuell zu registrieren wären. Die Autoradiographie ist wegen des starken Schwarz-Weiß-Kontrastes der zu detektierenden Teilchen besonders gut für die automatische Auswertung geeignet.



a



b



c

Abb. 5: Darstellung des Quantimet - Bildanalyse systems mit den Komponenten: a) Computereinheiten mit Monitor, b) Forschungsmikroskop mit TV-Kamera, c) Petriskop und Tischkomputer HP 96 A

Folgende Grundparameter können automatisch gemessen werden: Vertikaler Durchmesser (entsprechend der Orientierung der Partikel im Gesichtsfeld), Umfang, Fläche und Zahl aller detektierenden Teilchen. Mit Hilfe eines "sizers" bzw. "classifier collector" kann eine untere und obere Grenze für die Größe der nachzuweisenden Teilchen gesetzt werden. Unter Berücksichtigung der entsprechenden Vergrößerung kann aus dieser Zahl direkt die Zahl der aktiven Bakterien pro ml berechnet werden. Ausgehend von der Flächenmessung wird die durchschnittliche spot-Fläche (μm^2), der durchschnittliche Zellradius (μm) sowie das durchschnittliche Zellvolumen (μm^3) und die aktive Biomasse ($\mu\text{g C l}^{-1}$) berechnet. Ein Beispiel für diese Berechnung ist auf dem Rechnerstreifen (Abb. 6) dargestellt.

Für die Berechnung der drei zuletzt genannten Parameter müssen einige Voraussetzungen erfüllt sein und Vereinfachungen gemacht werden:

a) alle registrierten Bakterien werden als Kurzstäbchen mit einem bestimmten Längen-Breiten Verhältnis (1:1,625) angenommen, sie sind an den Enden abgerundet. Dieser Wert ergibt sich aus langjährigen Zellvermessungen mit der Acridinorange-Färbung.

b) Die maximale Eindringtiefe (d) der ^3H - β -Strahlung in den Röntgenfilm wird von allen markierten Bakterien erreicht, so daß die "spots" nach der Belichtung annähernd ihre maximale mögliche Größe erreichen. Werte für "d" sind filmspezifisch und können aus der Literatur

Abb. 6

```
AUTORADIOGRAPHIE
Datum?
4 9
Nummer?
11
Modus V?
63
Dicke
.35
N?
40
Ausdruck X?
0

Mittelwerte:
perimeter 1718
intercept 444
count 64.2
area 3062

akt. Bakt. ml-1:
AB 1721014

Stand. Abw. %:
St. peri. 41
St. inter. 38
St. count 33
St. area 40

errechnete Werte
sing. spot 1.0411
radius 0.1641
cell vol. 0.0359
ug C l-1 6.1710

spot vol 0.6434
s. vol. ml-1 1107264

Notiz:
```

entnommen werden (ROGERS 1969).

Die Berechnung des Radius (r), des Volumens (V) und des "spot" Volumens (V') einer aktiven Bakterienzelle, ausgehend von der gemessenen "Spotfläche" (F) und einem Längen-Breiten Verhältnis der Bakterienzelle von 1:1,625 sowie einer bekannten Strahlungstiefe (d), wurde nach folgenden Formeln durchgeführt:

$$F = (r + d)^2 \cdot \pi + 2 (r + d) \cdot (2r \cdot 1,625 + 2d - 2 [r + d])$$

$$F = 5,64r^2 + 8,78rd + 3,14d^2$$

$$r_{1/2} = - 0,77d \pm \sqrt{\frac{1,10d^2 + 4F}{22,56}} \quad (1)$$

$$V = \frac{4}{3} \pi r^3 + \pi r^2 (2r \cdot 1,625) - \pi r^2 (2r)$$

$$V = 8,11r^3 \quad (2)$$

$$V' \text{ ("Spotvolumen")} = (4,18 + \frac{3,92}{r + d}) \cdot (r + d)^3 \quad (3)$$

Die aktive Bakterienbiomasse (AB) wird analog zu dem Verfahren bei der Gesamtbakterienzahl (s. Kap. 3.2.1) berechnet:

$$\frac{V}{2 \cdot 10 \cdot 5} = AB \text{ (ug C l}^{-1}\text{)}$$

Diese relativ einfachen Berechnungen sind ein erste Versuch, die aktive Bakterienbiomasse mit Hilfe automatisch ermittelter Grunddaten zu berechnen. Die Genauigkeit des Verfahrens kann durch Einbeziehung meßbarer Formfaktoren (ferré-Durchmesser) erhöht werden.

3.3.2 Statistische Berechnungen und Darstellung der Ergebnisse

Während dieser Untersuchung wurde umfangreiches Datenmaterial von ca. 30 Parametern gewonnen. Parameter mit großen jahreszeitlich bedingten Schwankungsbreiten von verschiedenen Untersuchungsstationen sind schwer zu vergleichen. Um wenigstens einen groben Anhaltspunkt für Unterschiede zwischen den Sta-

tionen zu geben (z.B. bezüglich des Eutrophierungsgrades durch Nitrat) werden stellenweise arithmetische Mittelwerte angegeben.

Es ist ein wichtiges Ziel dieser Arbeit, Ursachen für die heterotrophe Bakterienaktivität in verschiedenen Biotopen herauszufinden. Es war daher unerlässlich, Ähnlichkeiten zwischen Kurverläufen nicht nur dem Augenschein nach festzustellen, sondern auch statistisch zu belegen. Aus diesen Gründen wurde aus dem Datenmaterial eine Korrelationsmatrix errechnet. Dazu wurden zwei Verfahren angewendet, die auf Normalverteilung beruhende lineare Korrelation und Regression (r) und die verteilungsfreie Spearman Rang-Korrelation (r_s).

Der lineare Korrelationskoeffizient (r) ist definiert durch:

$$r = \frac{\text{Kovarianz (x, y)}}{\sqrt{\text{Varianz (x)} \cdot \text{Varianz (y)}}} \quad \text{entsprechend:}$$

$$r = \frac{S (x - m_x) \cdot (y - m_y)}{\sqrt{S (x - m_x)^2 \cdot S (y - m_y)^2}}$$

Die Signifikanzschwelle für den Korrelationskoeffizienten bei 5 % oder 1 % Irrtumswahrscheinlichkeit wird in Abhängigkeit von dem Stichprobenumfang einer Tabelle entnommen (CAVALLI-SFORZA 1969).

Für die Spearman Rang-Korrelation müssen die Meßwertreihen in Rangreihen transformiert werden. Der Korrelationskoeffizient (r_s) lautet dann:

$$r_s = 1 - \frac{6 \cdot Sd^2}{N \cdot (N^2 - 1)}$$

d = Differenz der Rangpaare

N = Zahl der Ränge.

Auch hier wird die Signifikanz der Korrelation mit Hilfe einer Tabelle ermittelt (LIENERT 1962).

Das erste Verfahren wird häufig angewendet und ist gültig für

normalverteilte Werte. Die Poissonverteilung der Bakterien wird als Sonderfall der Normalverteilung angesehen. Das zweite Verfahren hat Vorteile, wenn die Normalverteilung der Werte nicht nachgewiesen wurde, und wenn der Stichprobenumfang gering ist.

Von der Korrelationsmatrix wurden sog. "cluster" abgeleitet, d.h. Gruppen von Parametern, die alle miteinander korrelieren (BÖLTER 1977). Die Bewertung der Gruppen sowie die Verbindung zwischen verschiedenen "clusters" entzieht sich der einfachen statistischen Analyse und ist Gegenstand der abschließenden Diskussion.

Die graphische Darstellung der Ergebnisse der statistischen Analyse soll die gefundenen Zusammenhänge verdeutlichen. Es wurde für alle drei Biotope die gleiche Form der Darstellung gewählt, damit die Unterschiede deutlich hervortreten. Als Grundschemagelten dabei die im Brackwasser der Kieler Förde ermittelten "cluster", das Fehlen der Korrelationen innerhalb dieser "cluster" z.B. im Süßwasser ist ein wichtiger Ausgangspunkt für die Herausarbeitung der Unterschiede verschiedener Gewässertypen.

Korrelationsrechnungen wurden in jedem Fall nur zwischen den verschiedenen Parametern einer Station und Wassertiefe vorgenommen, das umstrittene sog. "pooling", d. h. die Verwertung zusammengefaßter Meßdaten von verschiedenen Untersuchungsstationen wurde damit vermieden.

4 Ergebnisse

Die Ergebnisse der Messungen an den drei Stationen werden nacheinander dargestellt. Die Gliederung der Kapitel erfolgt nach Jahresgängen, der Vertikalverteilung und speziellen Beobachtungen. Im Anschluß daran werden die Wechselbeziehungen zwischen den Parametern beschrieben und diskutiert. Zum besseren Verständnis der mikrobiologischen Ergebnisse werden zu Beginn die physikalisch-chemischen Grundparameter behandelt.

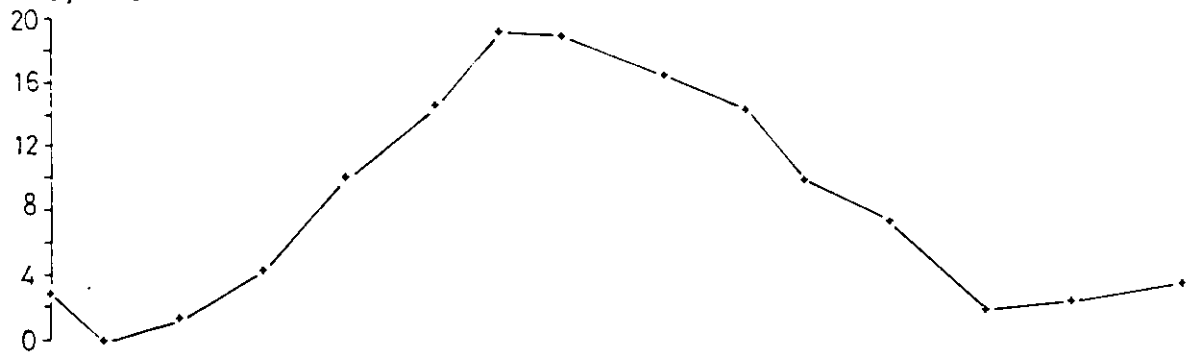
4.1 Bestandsanalyse im Brackwasser der Kieler Förde und in der Schwentine

4.1.1 Jahresgänge physikalischer und anorganisch-chemischer Parameter

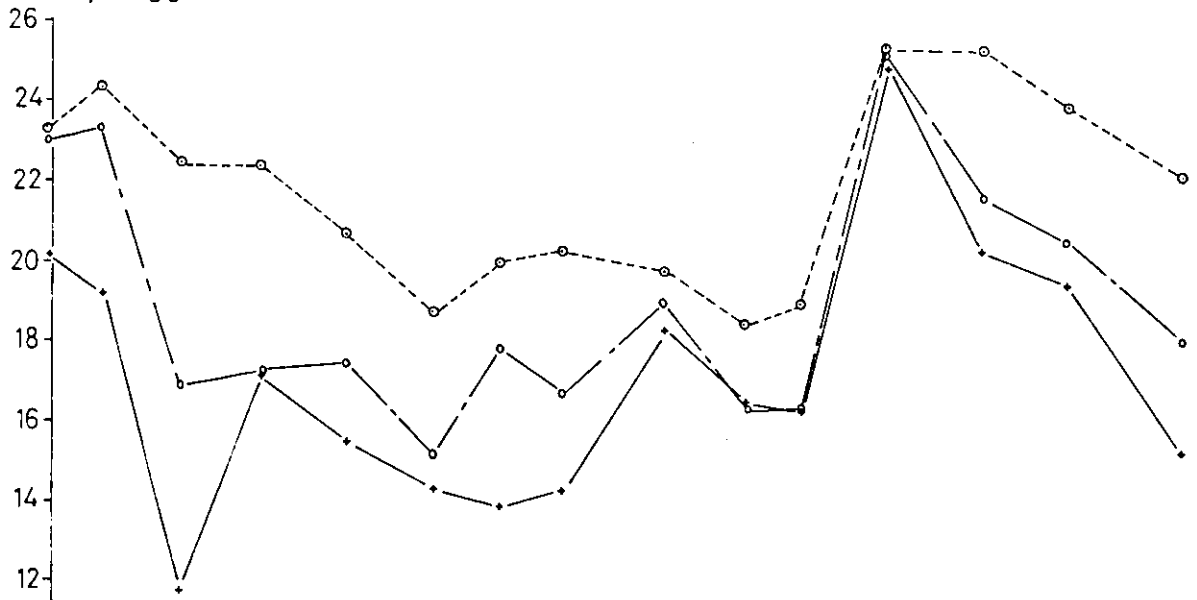
4.1.1.1 Salzgehalt

Der Salzgehalt ist in der Kieler Förde ein wichtiger Indikator für die Durchmischung oder Schichtung der Wassersäule und für die jeweilige Beeinflussung durch Ostseewasser, Süßwasser oder Nordseewasser. Der Jahresgang des Salzgehaltes wird in Abbildung 7 dargestellt. Es ist deutlich sichtbar, daß der Salzgehalt des Wassers abgesehen von einigen anderen kurzfristigen Erhöhungen während der Wintermonate am höchsten ist. Dies ist u.a. auf die Vorherrschaft starker westlicher Winde während dieser Zeit zurückzuführen, die auch zur Durchmischung der Wassersäule beitragen. Während des Frühlings sinkt der Salzgehalt ab und bleibt im Sommer niedrig. Im Jahr der Untersuchung blieb der Salzgehalt auch im Herbst niedrig, allerdings nimmt der Gradient mit der Tiefe ab, d.h. der Wasserkörper wird stärker durchmischt. Die aufgezeigten Tendenzen treten an beiden Fördestationen auf. Ein großer Unterschied zwischen der Innenförde und der Außenförde besteht in der unterschiedlich starken Schichtung der Wassersäule. Während in der Innenförde Unterschiede von 6 ‰ S zwischen Oberflächen- und Tiefenwasser häufig vorkommen, beträgt der Unterschied in der Außenförde meist weniger als 2 ‰ S. Die

T°C, Baggerloch 1m



S‰, Baggerloch



S‰, Laboe

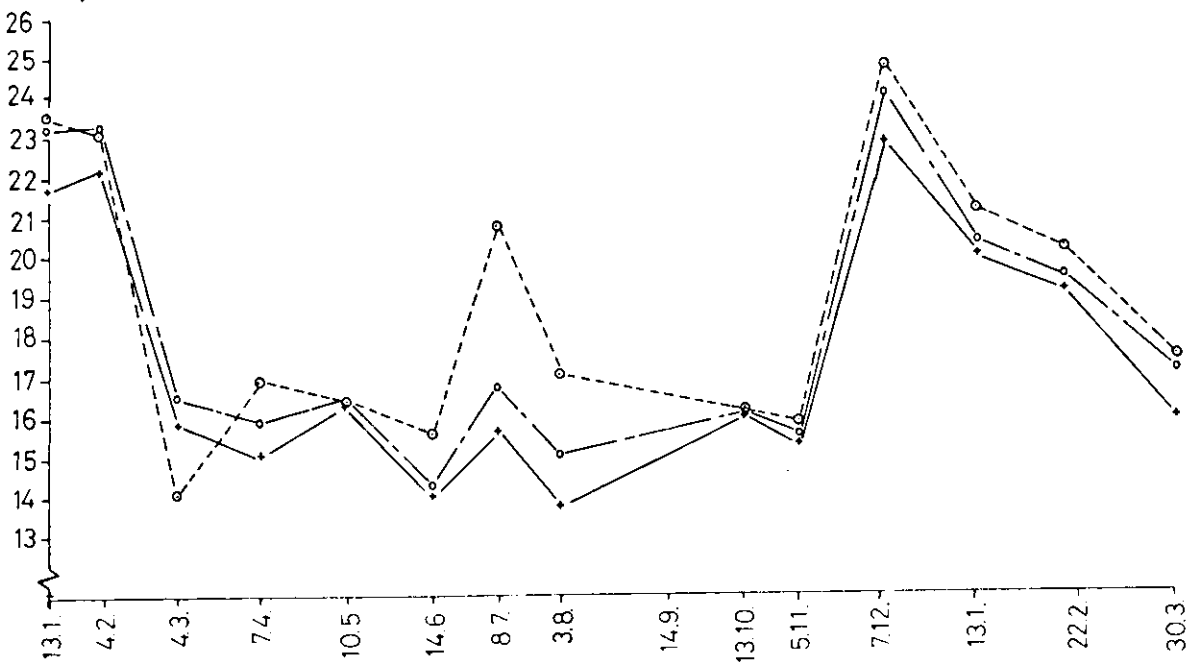


Abb. 7: Jahreszeitlicher Verlauf der Temperatur und des Salzgehaltes in der Kieler Förde. Wassertiefen: +—+ 1 m, ○—○ 10 m, ⊙ --- ⊙ über Grund, d.h. 16 m Station Baggerloch bzw. 22 m Station Laboe

Extremwerte und die arithmetischen Mittelwerte für beide Stationen sind in der folgenden Tabelle 3 zusammengefaßt:

Tab. 3: Extrem- und Durschnittswerte des Salzgehaltes der Kieler Förde

	Baggerloch (Innenförde)			Laboe (Außenförde)		
	1 m	10 m	üb. Grd.	1 m	10 m	üb. Grd.
Minimum	11,2	14,7	18,0	13,9	14,4	15,7
Maximum	24,4	24,8	25,0	23,1	24,3	25,0
Mittelwert	16,7	18,0	20,9	16,8	17,6	18,6

Die höhere Salinität der Tiefenproben aus der Innenförde hängt damit zusammen, daß sich an der Entnahmestelle eine engbegrenzte Vertiefung im Bodenprofil befindet, die von den Durchmischungsvorgängen weitgehend ausgenommen wird. In der sommerlichen Stagnationsperiode findet hier über lange Perioden H_2S -Bildung statt. Besonders im Oberflächenwasser der Innenförde sind die Salzgehaltsschwankungen sehr groß, dies ist eine Folge wechselnder Einflüsse des Süßwassers z.B. durch die Schwentine und des bei Westwindlagen am Ende der Förde aufquellenden salzreicheren Tiefenwassers.

4.1.1.2 Temperatur

Auch die Wassertemperatur spiegelt die Schichtungsverhältnisse in der Kieler Förde wieder. Der Jahresgang der Temperatur, in Abbildung 7 für das Oberflächenwasser einer Station dargestellt, zeigt einen typischen Verlauf für den Bereich der westlichen Ostsee (boreal gemäßigtes Klima). Die Wassertemperatur geht im Winter bis zum Gefrierpunkt herunter und steigt im Frühjahr bis zum Sommer kontinuierlich auf etwa $20^{\circ}C$ an. Dann fällt die

Temperatur bis zum Herbst langsam, danach wieder schneller ab. Im Vertikalprofil kommt es vor, daß die Wassertemperatur in der Tiefe im Winter höher ist als an der Oberfläche, da diese stärker der Lufttemperatur ausgesetzt ist. Im Sommer führt der gleiche Faktor zu einer starken Erwärmung des Oberflächenwassers, während das Tiefenwasser bei mangelhafter Durchmischung relativ kalt bleibt. Der arithmetische Mittelwert der Temperatur betrug für das Jahr der Untersuchung im Oberflächenwasser der Förde $10,3^{\circ}\text{C}$.

Für die Aktivität der Bakterien ist die Temperatur, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Algen, neben dem Nährstoffangebot von sehr großer Bedeutung (s. Kap. 4.1.2.7; TAKAHASCHI und ICHIMURA 1971, ALBRIGHT 1977).

4.1.1.3 Meteorologische Messungen

Von den vielen meteorologischen Daten, die von den "Schiffswettermeldungen" des Seewetteramtes zur Verfügung standen, wurde insbesondere der Bedeckungsgrad (Abb. 8), die Windrichtung und die Windstärke (Abb. 9) zur Interpretation der Ergebnisse herangezogen.

Weil Planktonalgen unter natürlichen Bedingungen während der Wachstumsphase allgemein Generationszeiten von ca. 24 Stunden haben (SCHÖNE 1976), sich also beträchtlich langsamer als Bakterien vermehren, wurde die Entwicklung der meteorologischen Parameter jeweils für eine 6-tägige Periode registriert. So wird es deutlich, daß der Bedeckungsgrad am Tage der Probenahme oftmals (4.3., 10.5, 8.7., 30. 3.) keineswegs repräsentativ für die Periode ist und manchmal erst die Integration über die Werte der ganzen Periode die am Versuchstage ermittelten Chlorophyllwerte unter Berücksichtigung anderer Parameter (z.B. anorganische Nährstoffe) zu erklären vermag.

Das Gleiche gilt bezüglich der Verteilung der Organismen und anderer Faktoren für die Windrichtung und -stärke. Es gibt

Bedeckung

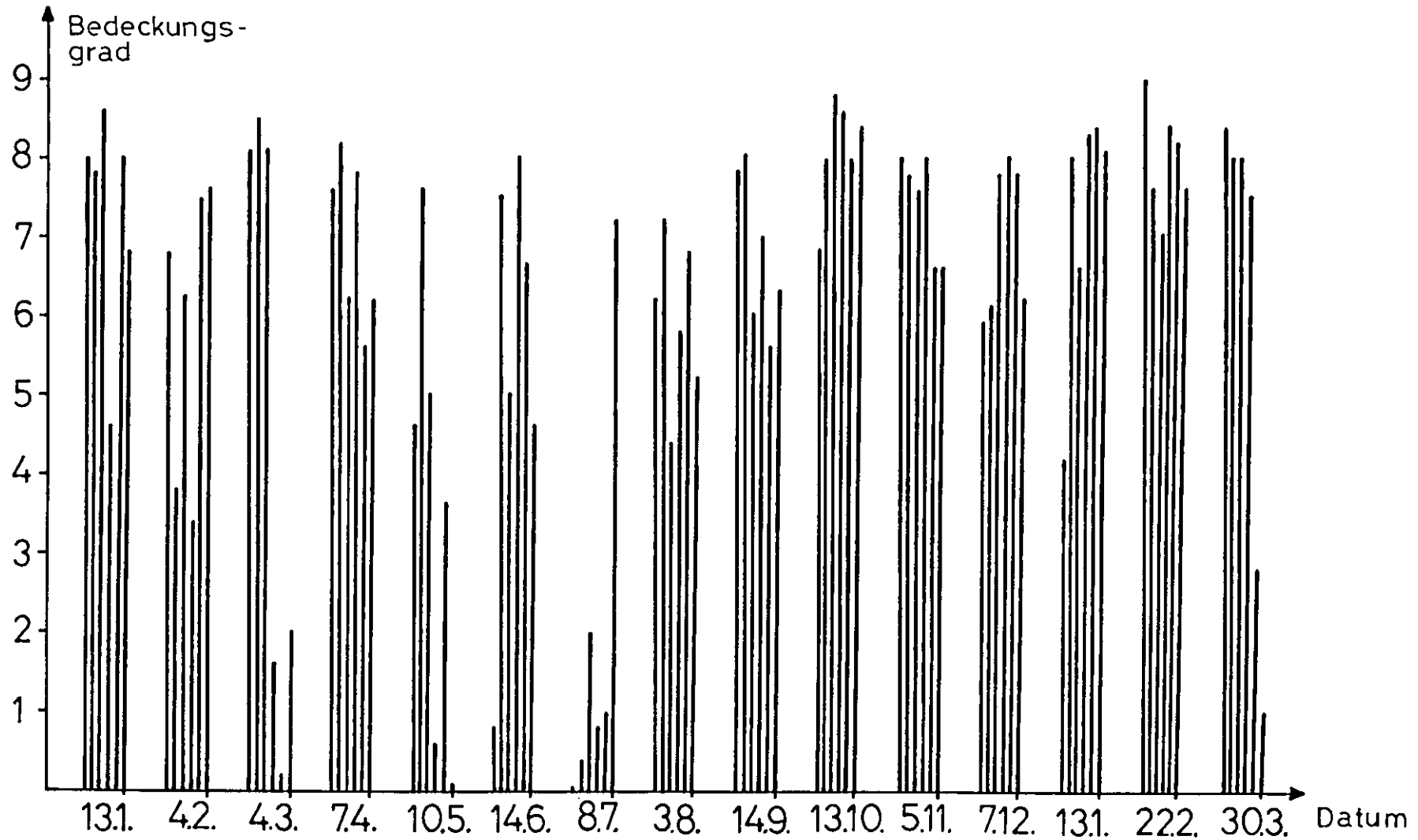


Abb. 8: Bedeckungsgrad im Untersuchungsgebiet am Versuchstage (Datum angegeben) und an den jeweils fünf vorangegangenen Tagen

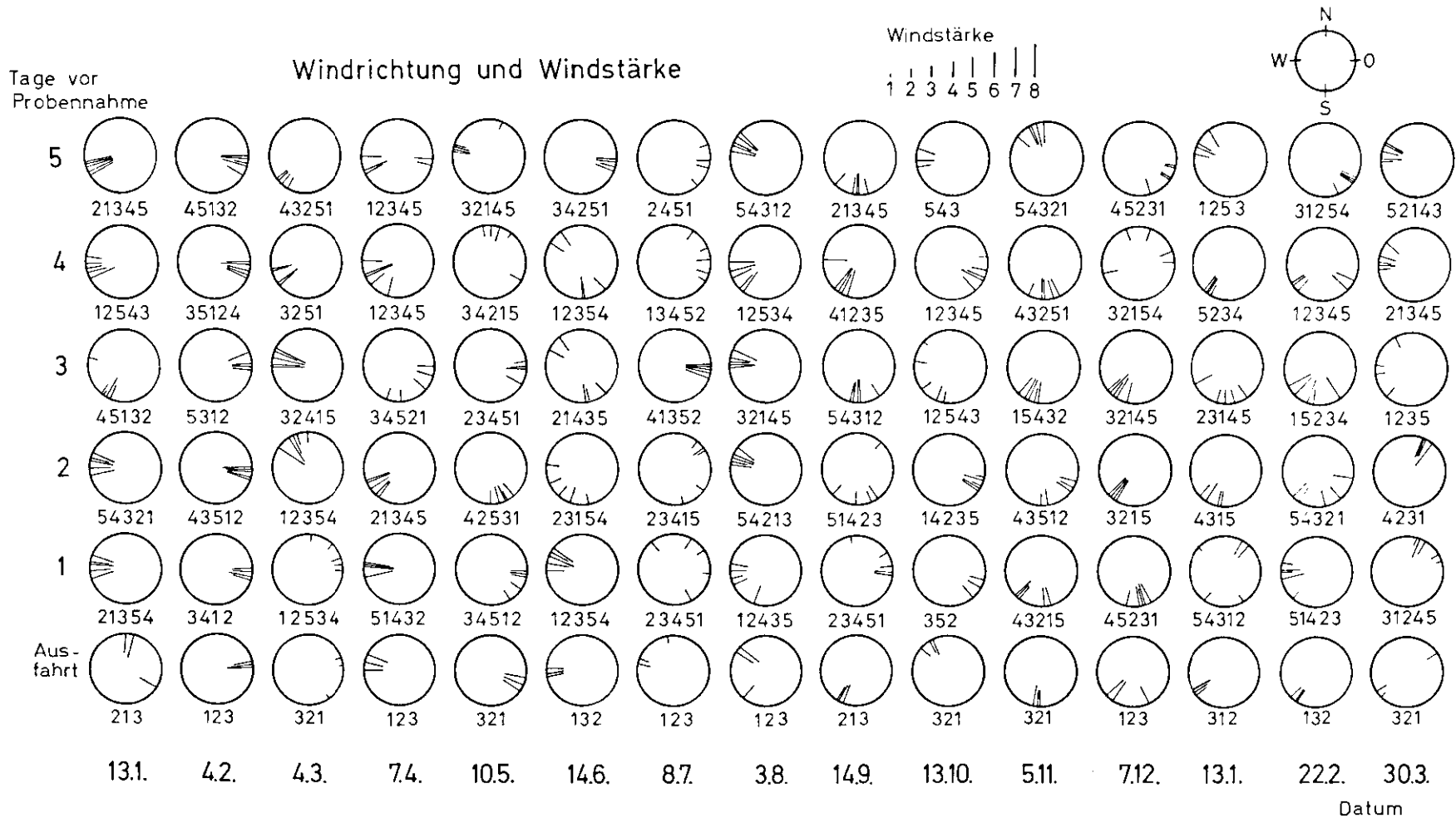
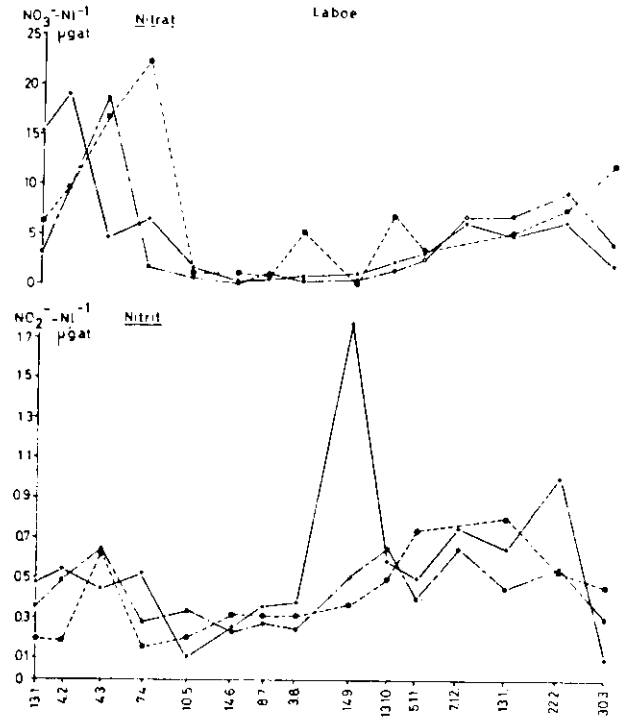
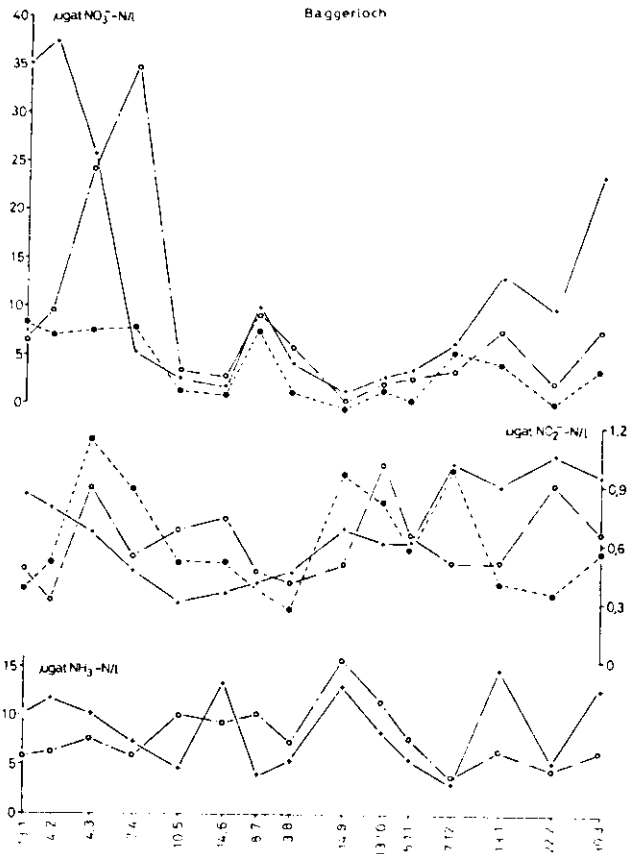


Abb. 9: Windrichtung und Windstärke im Untersuchungsgebiet am Versuchstage (Datum angegeben) und an den jeweils fünf vorangegangenen Tagen. Die Windstärke kann aus der Länge der Linien ermittelt werden (Maßstab oben), die Windrichtung aus der Windrose. Der Zahlencode unter dem jeweiligen Kreis gibt an, im Uhrzeigersinn, zu welchen Zeiten die Messungen stattfanden: 1 = 6⁰⁰, 2 = 9⁰⁰, 3 = 12⁰⁰, 4 = 15⁰⁰, 5 = 18⁰⁰

Versuchstage, an denen die Windverhältnisse genau umgekehrt zur vorherigen Situation sind (13. 1., 8. 7.) und andere, an denen sie repräsentativ für die ganze Periode sind (4. 2., 3. 8., 5. 11.). Die längerfristige Beobachtung gibt auch Aufschlüsse über die Salinität bzw. die Entstehung der am Versuchstage eingetretenen Situation. So führen z.B. die anhaltend östlichen Winde im Februar zu einem relativ niedrigen Salzgehalt im Oberflächenwasser, die westlichen Winde im April dagegen verursachen auf Grund der Strömungsverhältnisse in der Kieler Förde einen Anstieg der Salinität des Oberflächenwassers. Es kann davon ausgegangen werden, daß wechselnde Windverhältnisse zu bestimmten Zeiten, z.B. dem Beginn der Frühljahrsblüte des Phytoplanktons, stets biologisch unterschiedliche Wassermassen an die Probenstation führen, während zu anderen Zeiten eine relative Homogenität des gesamten Wasserkörpers besteht. Entsprechend ändert sich auch die Repräsentativität der Einzelmessungen für die Kieler Förde in dem betreffenden Zeitraum.

4.1.1.4 Nährsalze

Die anorganischen Nährsalze können für das Wachstum der Phytoplanktonalgen limitierend sein, sie haben aber auch eine wichtige Funktion bei der Entwicklung von Bakterien (RHEE 1972), so daß es unter bestimmten Voraussetzungen zu einer Konkurrenz um die anorganischen Nährstoffe kommen kann. Von größtem Interesse sind die stickstoffhaltigen Nährsalze Ammoniak, Nitrit und Nitrat, die teilweise als Exkretionsprodukte des Zooplanktons andererseits aber durch bakterielle Nitratammonifikation, Nitrifikation und Nitratation sowie Eiweißfäulnis im Remineralisierungsprozeß gebildet werden oder allochthonen Ursprungs sein können. Von den stickstoffhaltigen Nährsalzen liegen nur Nitrat und Ammoniak in höheren Konzentrationen (über 10 ugat N l^{-1}) vor, während die Nitritkonzentration fast immer unter 1 ugat N l^{-1} beträgt. Trotz hoher Nitritproduktion auf dem Wege der bakteriellen Nitrifikation kommt es zu keiner Akkumulation



b)

Abb. 10 a, b: Jahreszeitlicher Verlauf der Konzentration stickstoffhaltiger Nährsalze in der Kieler Förde (Stationen Baggerloch und Laboe), Wassertiefen: +——+ 1 m, o— —o 10 m, ● - - - - ● 2 m über Grund

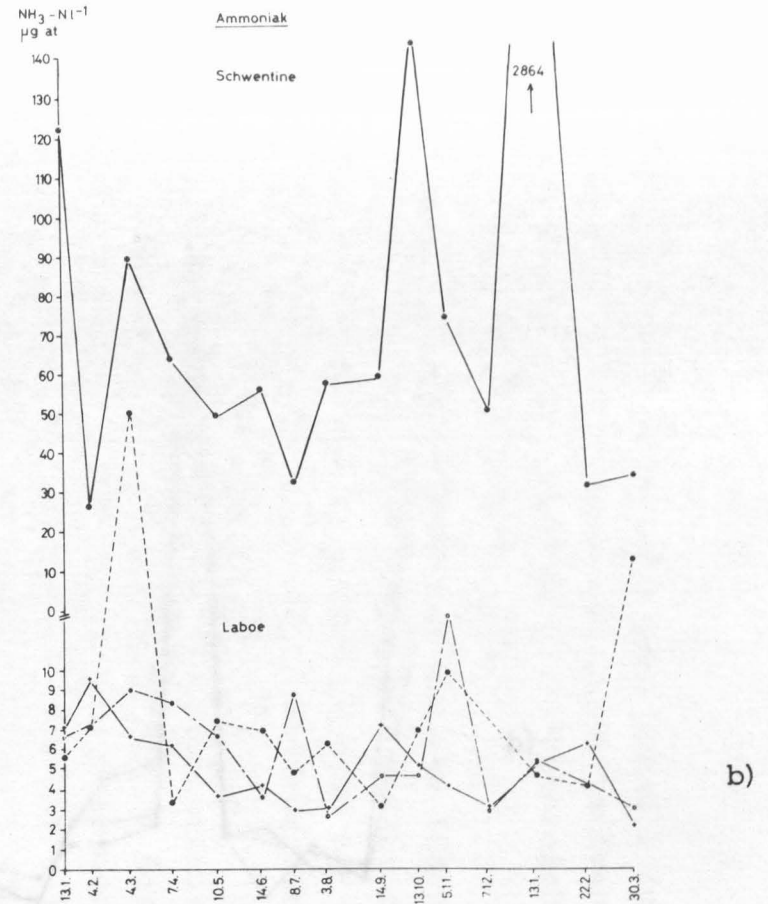
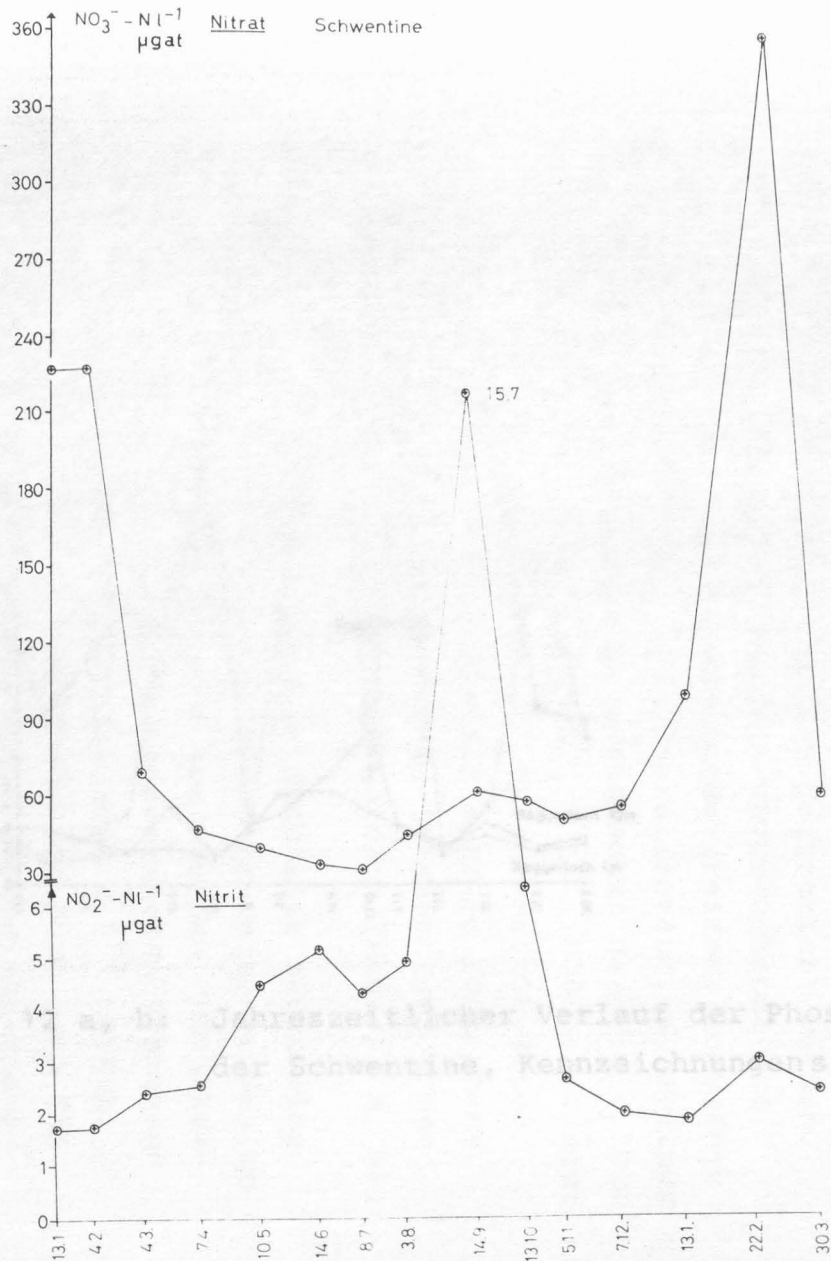


Abb. 11 a, b: Jahreszeitlicher Verlauf der Konzentration stickstoffhaltiger Nährsalze in der Schwentine und in der Kieler Förde (Laboe). Kennzeichnungen entsprechend Abb. 10. Schwentine Oberfläche (⊕ — ⊕)

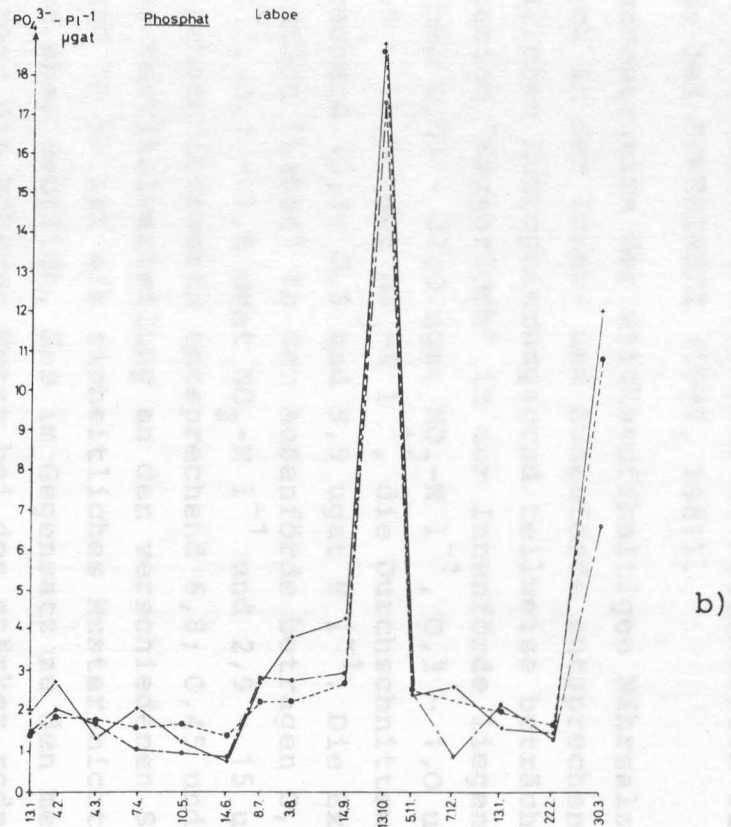
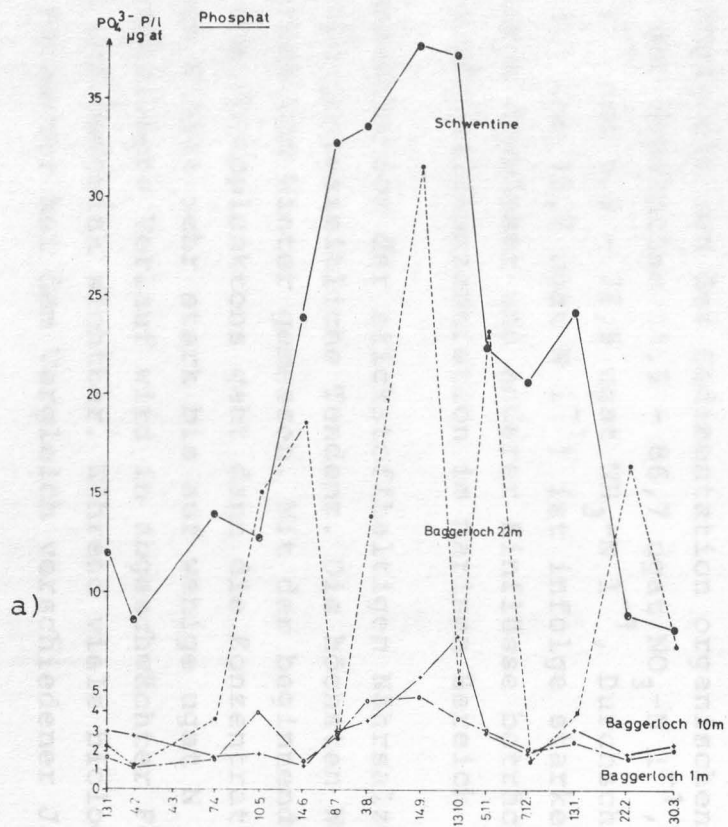


Abb. 12 a, b: Jahreszeitlicher Verlauf der Phosphat-Konzentration in der Förde und in der Schwentine, Kennzeichnungen s. Abb. 10. Schwentine Oberfläche (⊕ — ⊕)

dieses Salzes, sondern es wird sehr schnell durch die Nitratbakterien oxidiert. Über die quantitativen Aspekte dieser mikrobiologischen Prozesse im Fördebereich finden sich Angaben bei SZWERINSKI (1977, 1981).

Die Konzentration der stickstoffhaltigen Nährsalze unterscheidet sich in der Innen- und Außenförde entsprechend dem unterschiedlichen Eutrophierungsgrad teilweise beträchtlich. An der Station "Baggerloch" in der Innenförde liegen die Extremwerte bei 0,03 - 37,0 $\mu\text{gat NO}_3\text{-N l}^{-1}$, 0,3 - 1,0 $\mu\text{gat NO}_2\text{-N l}^{-1}$ und 3,9 - 15,0 $\mu\text{gat NH}_3\text{-N l}^{-1}$, die Durchschnittswerte betragen entsprechend 10,1; 0,5 und 9,9 $\mu\text{gat N l}^{-1}$. Die Extremwerte für die Station "Laboe" in der Außenförde betragen 0,02 - 22,0 $\mu\text{gat NO}_3\text{-N l}^{-1}$, 0,1 - 1,8 $\mu\text{gat NO}_2\text{-N l}^{-1}$ und 2,9 - 15 $\mu\text{gat NH}_3\text{-N l}^{-1}$, die Durchschnittswerte entsprechend 6,8; 0,45 und 7,3 $\mu\text{gat N l}^{-1}$. Aus der Vertikalverteilung an den verschiedenen Stationen (Abb. 10 a und 10 b) ist ein einheitliches Muster nicht zu erkennen. Es wird aber deutlich, daß im Gegensatz zu den meisten anderen Parametern die höheren Werte bei den stärker reduzierten Verbindungen oftmals bei den Tiefenwasserproben registriert wurden. Während in der euphotischen Zone Nährsalz-verbrauchende und -freisetzende biologische Prozesse ineinandergreifen, überwiegt in den tieferen Wasserschichten die Remineralisation, allerdings in Abhängigkeit von der Sedimentation organischen Materials. Die Fracht der Schwentine (1,5 - 86,7 $\mu\text{gat NO}_3\text{-N l}^{-1}$, 0,6 - 1,5 $\mu\text{gat NO}_2\text{-N l}^{-1}$ und 5,9 - 75,9 $\mu\text{gat NH}_3\text{-N l}^{-1}$, Durchschnittswerte 18,9; 1,1 und 15,7 $\mu\text{gat N l}^{-1}$) ist infolge starker Eutrophierung durch Abwässer und anderer Einflüsse beträchtlich höher als die Nährsalzkonzentration im marinen Bereich (Abb. 11 a, b).

Die Konzentration der stickstoffhaltigen Nährsalze zeigt eine deutliche jahreszeitliche Tendenz. Die höchsten Werte werden im Spätherbst und Winter gemessen. Mit der beginnenden Frühjahrsblüte des Phytoplanktons geht dann die Konzentration insbesondere von Nitrat sehr stark bis auf wenige $\mu\text{gat N l}^{-1}$ zurück. Der beschriebene Verlauf wird in abgeschwächter Form auch für Nitrit und Ammoniak sichtbar. Während viele biologisch-chemischen Parameter bei dem Vergleich verschiedener Jahressgänge

Tabelle 4: Anteil der einzelnen stickstoffhaltigen Nährsalze (%) an der Gesamtmenge der Stickstoffsalze (Station Baggerloch, Innenförde, 1 m)

	13.1.	4.2	4.3.	7.4	10.5	14.6.	8.7.	3.8.	14.9.	13.10.	5.11.	7.12.	13.1.	22.2.	30.3.
NO_3^- -N	75,8	75,0	70,2	40,7	33,5	10,0	70,0	41,2	8,9	25,3	37,5	61,5	46,5	60,7	63,4
NO_2^- -N	1,8	1,5	1,6	3,5	3,7	2,2	2,7	4,4	4,5	5,0	6,1	9,6	3,1	6,5	2,5
NH_3 -N	22,4	23,4	28,0	55,8	62,9	87,8	27,3	54,4	86,6	69,7	56,4	28,9	50,5	32,8	34,1

oftmals keine oder nur geringe Übereinstimmungen zeigen, scheint der Jahresgang der Nährsalze relativ konstant wiederzukehren. Die hier beschriebenen Vorgänge bestätigen frühere Messungen von RHEINHEIMER (1977 d) aus demselben Meeresgebiet. Der unterschiedliche Anteil der drei Salze an der Gesamtmenge der organischen Stickstoffverbindungen am Beispiel der Station "Baggerloch" wird aus Tabelle 4 ersichtlich.

Die Konzentrationen des Orthophosphats im Seewasser liegen bei 1,0 - 6,8 $\mu\text{gat PO}_4^{3-}\text{-P l}^{-1}$, im Durchschnitt 2,8 $\mu\text{g PO}_4^{3-}\text{-P l}^{-1}$ für die Innenförde und 0,6 - 12,4 $\mu\text{gat PO}_4^{3-}\text{-P l}^{-1}$, im Durchschnitt 2,7 $\mu\text{gat PO}_4^{3-}\text{-P l}^{-1}$ in der Außenförde. Demgegenüber betragen die Konzentrationen in der Schwentine 8,6 - 37,7 $\mu\text{gat PO}_4^{3-}\text{-P l}^{-1}$, im Durchschnitt 23,6 $\mu\text{gat PO}_4^{3-}\text{-P l}^{-1}$. Für diese Berechnung wurden die extremen Werte (13. 10. Laboe, 4. 3. und 14. 9. Baggerloch) weggelassen. Ein deutlicher jahreszeitlicher Trend für die Phosphat-Konzentration ist nicht zu erkennen (Abb. 12 a, b). An allen Stationen tritt aber ein Maximum in der Sommer- und Herbstzeit auf. Dies könnte teilweise damit zusammenhängen, daß in der sommerlichen Stagnationsperiode im Oberflächenbereich der Sedimente und dem darüberstehenden Wasser häufig anaerobe Zonen entstehen, die auf Grund ihres negativen Redoxpotentials zu einer Lösung des Phosphats beitragen. Diese Erscheinung zeigt sich sehr deutlich in der Tiefenstation des "Baggerloches" in dem im August und September Schwefelwasserstoff nachgewiesen wurde (s. auch BANSEMIR und RHEINHEIMER 1974) Die Wasserproben aus dieser Zeit waren auch sehr stark mit gelöstem Phosphat angereichert. Bei Luftzutritt zu diesen Wasserproben tritt durch Ausfällung kolloidalen Schwefels und wasserlöslicher Phosphate eine milchige Trübung auf.

4.1.2 Jahresgänge und Analysen mikrobiologischer Parameter

4.1.2.1 Gesamtbakterienzahl und Bakterienbiomasse

4.1.2.1.1 Kieler Innenförde

Der jahreszeitliche Verlauf der Gesamtbakterienzahl, die im untersuchten Brackwasser ganz überwiegend von heterotrophen Bakterien gebildet wird, ist in Abb. 13 dargestellt. Die Gesamtzahl variiert zwischen $908 \cdot 10^3 \text{ ml}^{-1}$ (Januar) und $4662 \cdot 10^3 \text{ ml}^{-1}$ (Juni), der arithmetische Mittelwert beträgt $2035 \cdot 10^3 \text{ ml}^{-1}$. Während der Wintermonate ist die Zahl relativ niedrig, ein ausgeprägtes Maximum ist im Frühsommer zu beobachten. Ein Einfluß der in diesem Gebiet üblichen Frühjahrs- und Herbstblüte des Phytoplanktons ist nicht deutlich zu erkennen. Das Sommermaximum koinzidiert aber mit einer sehr starken Blaualgenentwicklung. Diese 1976 - 77 aufgenommene Kurve der Gesamtbakterienzahl zeigt große Ähnlichkeit mit den Zählungen von ZIMMERMANN (1977), die in dem gleichen Gebiet 1975 - 76 durchgeführt wurden. Bei ZIMMERMANN beginnt der Anstieg der Bakterienzahl schon im April. Dies mag mit dem starken Temperaturanstieg von März bis April (1975) von $4,2 \text{ }^\circ\text{C}$ zusammenhängen. Während der Untersuchungsperiode dieser Arbeit blieben die winterlichen Wassertemperaturen dagegen noch über einen Monat länger bestehen. In beiden Untersuchungen spielt auch die Massenentwicklung von Blaualgen während der Sommermonate eine große Rolle. Während dieser Perioden befindet sich ein großer Teil der Bakterien an Partikeln angeheftet, während sie sonst überwiegend freilebend vorkommen.

Einige Untersuchungen im Meerwasser haben gezeigt, daß die bakterielle Biomasse im Jahresgang mit geringen Abweichungen parallel zur Gesamtbakterienzahl verläuft (ZIMMERMANN 1977, GOCKE 1977 a). Während der Untersuchungsperiode wurde eine deutliche Ausnahme von dieser Regel festgestellt. In den Monaten Mai und Juni bleibt die bakterielle Biomasse hinter der Entwicklung der Bakterienzahl zurück. Für diese Beobachtungen können zwei Erklärungen zutreffen: 1. es trat ein Populationswechsel zwischen kleinen und großen Bakterien ein, 2. ursprünglich kleine Bakterien wuchsen auf Grund eines hohen Nährstoffangebotes zu größeren Formen heran.

Baggerloch 1m

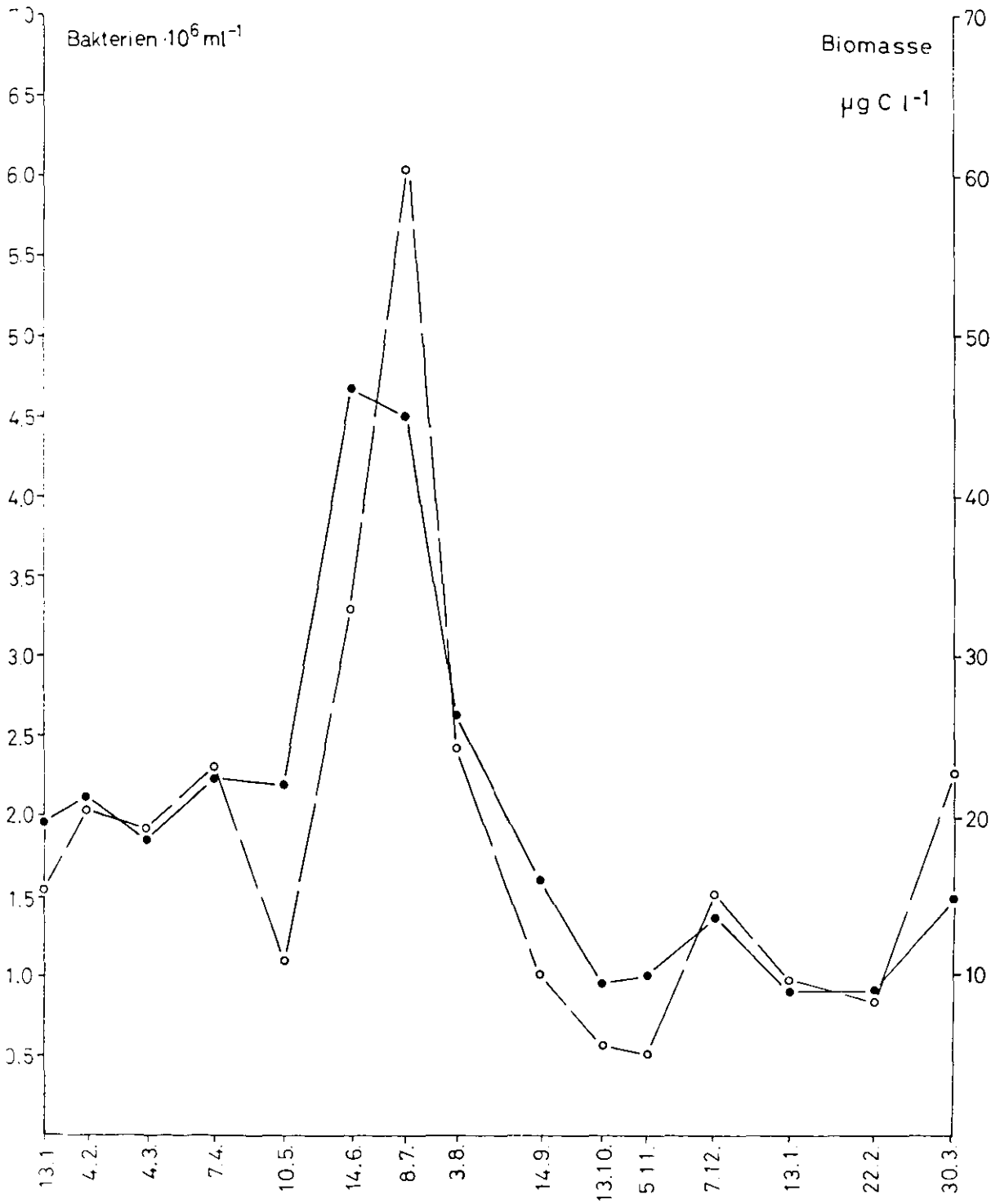


Abb. 13: Gesamtbakterienzahl (—•—) und Bakterienbiomasse (o — — o) in der Kieler Innenförde, Station Baggerloch, 1 m

größeren Formen heran.

In diesem Fall könnte mit der Massenentwicklung von Blaualgen im Juli eine Änderung der Bakterienpopulation eingetreten sein. Es ist bekannt, daß Blaualgen in ihrer Schleimhülle von bestimmten Bakterien besiedelt werden (RIEPER 1976, HERBST und OVERBECK 1978, PAERL und KELLAR 1978), mit denen sie in symbioseartigen Verhältnissen leben. Während der übrigen Jahreszeiten bleibt jedoch die Relation zwischen Bakterienzahl und Biomasse erhalten.

Die bakterielle Biomasse erreicht Werte zwischen 5,0 (November) und 60,0 $\mu\text{g C l}^{-1}$ (Juli), der arithmetische Mittelwert liegt bei 19,3 $\mu\text{g C l}^{-1}$. Das durchschnittliche Volumen eines Bakteriums wurde mit 0,09 μm^3 berechnet. In Erweiterung einer Tabelle von ZIMMERMANN (1977) ergibt sich folgende Übersicht bisher ermittelter durchschnittlicher Bakteriengrößen (die angewendeten Methoden sind teilweise verschieden, besonders die bei den älteren Untersuchungen benutzten Methoden können heute als überholt angesehen werden): Tabelle 5

	μm^3	
Seewasser	0,2	ZOBELL (1963)
Zentraler Pacific	0,15	SOROKIN (1964)
Amur Bay	0,4 - 0,7	KONOVALOWA (1973)
Küstengewässer	0,09	FERGUSON und RUBLEE (1976)
Kieler Förde und Kieler Bucht	0,06	ZIMMERMANN (1975)
Kieler Innenförde	0,09	
Kieler Außenförde	0,08	
Schwentine	0,1	

Die Differenz zu den Werten ZIMMERMANN'S ist wohl dadurch zu erklären, daß in dieser Untersuchung die Werte nur von Bakterien aus dem verunreinigten Fördegebiet berechnet wurden. Außerdem tragen die sehr großen Bakterien zur Zeit der Blaualgenblüte zur Erhöhung des Durchschnittwertes der Bakteriengröße bei. Unter Einbeziehung der Werte für partikulären Kohlenstoff von LENZ (1977 b) ergibt sich ein Anteil der bakteriellen Biomasse

an der Gesamtfraktion des partikulären Kohlenstoffs im inneren Teil der Förde von ca. 2 %. Von diesem Wert kann abgeleitet werden, daß die Bewuchsdichte organischer Partikel mit Bakterien nur gering sein kann. Diese Feststellung wurde auch durch mikroskopische Untersuchungen belegt. Die Beobachtungen legen den Schluß nahe, daß der Einbeziehung der Bakterien in die pelagische Nahrungskette enge Grenzen gesetzt sind, wenn angeheftete Bakterien von Zooplanktern besser aufgenommen werden können als freilebende. Ob Amöben, Ciliaten und andere Mikrozooplankton-Organismen unter natürlichen Bedingungen die sehr kleinen freilebenden Bakterien fressen können, ist noch weitgehend unbekannt und wird allenfalls für sehr dichte Bakterienpopulationen angenommen (FENCHEL 1980).

4.1.2.1.2 Kieler Außenförde

In der Kieler Außenförde (Station Laboe) liegt die Gesamtzahl der Bakterien etwas niedriger als im inneren Bereich. Dieses steht im Einklang mit der etwas geringeren Verschmutzung und der stärkeren Durchmischung dieser Station am Ausgang der Förde. Die Extremwerte liegen bei $586 \cdot 10^3$ und $4044 \cdot 10^3$ Bakterien pro ml (Juni), der arithmetische Durchschnittswert liegt bei $1900 \cdot 10^3$ Bakterien ml^{-1} . Das Minimum der Bakterienzahl tritt im Winter auf. Die Auswirkungen der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons sind im äußeren Fördebereich noch weniger deutlich sichtbar als in der Innenförde. Das Maximum der Bakterienzahlen fällt in den Zeitraum von Frühsommer bis zum beginnenden Herbst. Es werden im Sommer nicht so hohe Bakterienzahlen erreicht wie in der Innenförde, dies mag mit der viel geringeren Dichte der Blaualgenblüte in diesem Bereich zusammenhängen. Allerdings erstreckt sich das Maximum über einen etwas längeren Zeitraum. Hier könnte auch die in der Förde häufig auftretende Verdriftung des Oberflächenwassers in Richtung auf die offene See eine Rolle spielen, durch die dann bisweilen sogar eine höhere Bakterienzahl am Ausgang der Kieler Förde als in der Innenförde hervorgerufen wird.

Laboe

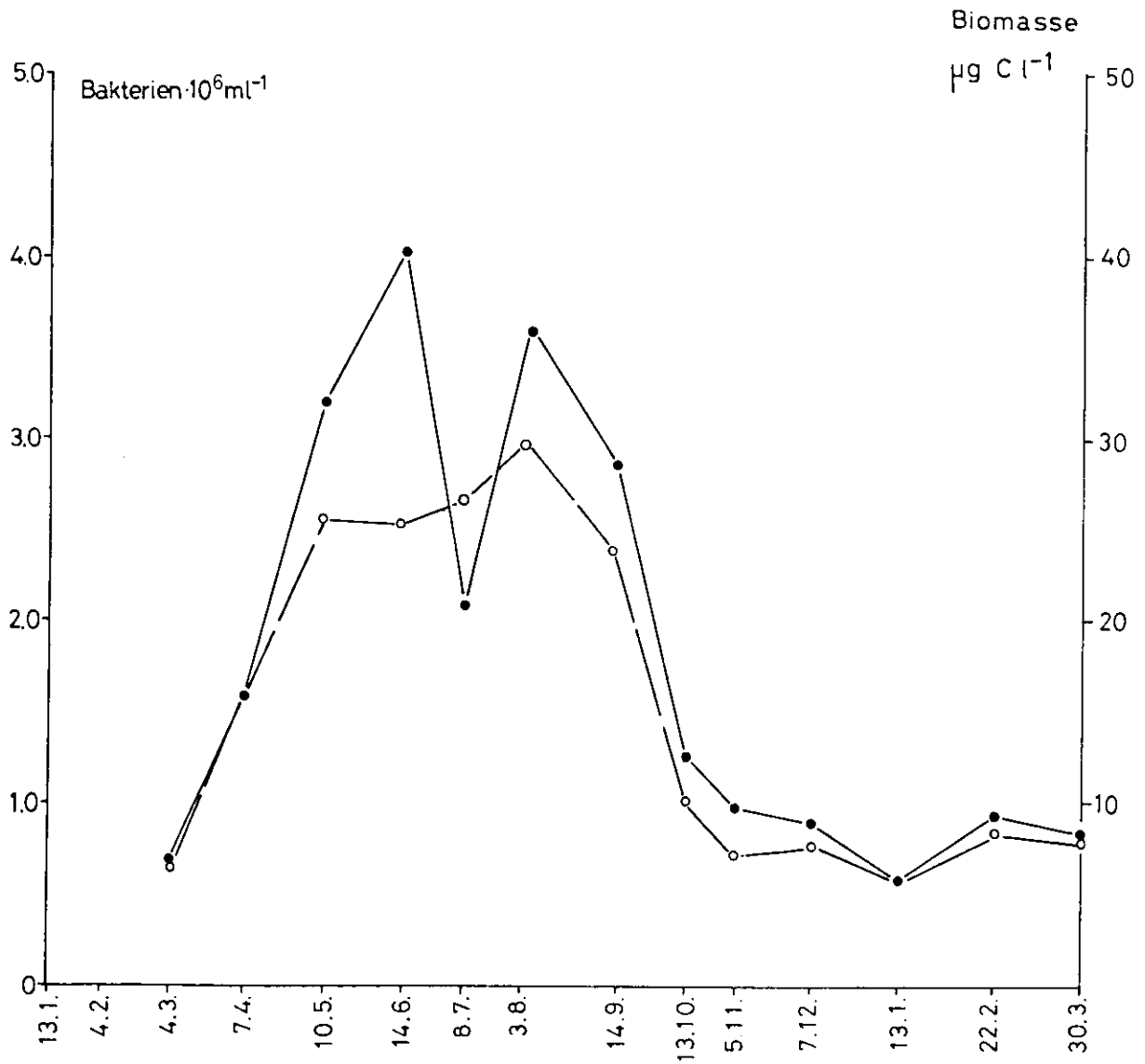


Abb. 14: Gesamtbakterienzahl (● — ●) und Bakterienbiomasse (○ — — ○) in der Außenförde (Station Laboe, 1 m)

Die Relation zwischen Bakterienzahl und Biomasse ist auch im äußeren Fördebereich ziemlich konstant. Es zeigt sich wie in der Innenförde, daß die Bakterien während des Sommers, zur Zeit einer dominierenden Cyanophyceenblüte, relativ größer waren als zu der übrigen Zeit. Die Extremwerte für die Bakterienbiomasse liegen für die Station Laboe bei 5,90 (Januar) und 29,16 $\mu\text{g C l}^{-1}$ (August) das arithmetische Mittel über einen Jahresgang beträgt 15,96 $\mu\text{g C l}^{-1}$. Die durchschnittliche Zellgröße wurde mit ca. 0,08 μm^3 berechnet. Es zeigt sich also eine geringe Abnahme der bakteriellen Biomasse mit zunehmender Küstenentfernung. Dies läßt jedoch keine Schlüsse auf die bakterielle Produktion zu, die im inneren Fördebereich bei starkem Nährstoffeintrag viel größer sein könnte als in der offenen See. Im stärker eutrophierten Bereich erfährt die Bakterienbiomasse eine stärkere Reduzierung und Limitierung durch Organismen, zu deren Nahrung Bakterien gehören. MORITA (1979) hat hervorgehoben, daß z.B. Methionin für viele Meeresorganismen eine essenzielle Aminosäure ist, die sie für die Übersetzung der DNS benötigen. Bakterien können Methionin selbst synthetisieren und sind daher für viele Organismen sehr wichtige Nahrungsbestandteile. Um eine Freßaktivität der Zooplankter hervorzurufen, ist jedoch nach JÖRGENSEN (1966) eine minimale Konzentration von 70 $\mu\text{g l}^{-1}$ partikuläre organische Substanz erforderlich, die von Bakterien allein nur in verschmutzten Meeresgebieten erreicht wird.

4.1.2.1.3 Die Schwentine

Die Gesamtbakterienzahl liegt in der Schwentine wesentlich höher als in dem Brackwasserbereich der Kieler Innenförde, in die sie über eine Staustufe einmündet. Die niedrigsten Gesamtbakterienzahlen wurden in der Schwentine im März mit $2152 \cdot 10^3$ pro ml die höchste mit $12910 \cdot 10^3$ pro ml im Mai ermittelt, der arithmetische Mittelwert über ein Jahr betrug $8238 \cdot 10^3$ pro ml. Um einen Vergleich über die mikrobiologische Wasserqualität dieses Flusses zu geben, sind in der folgenden Tabelle (6) die Bakterienzahlen einiger anderer Schleswig-Holsteinischer

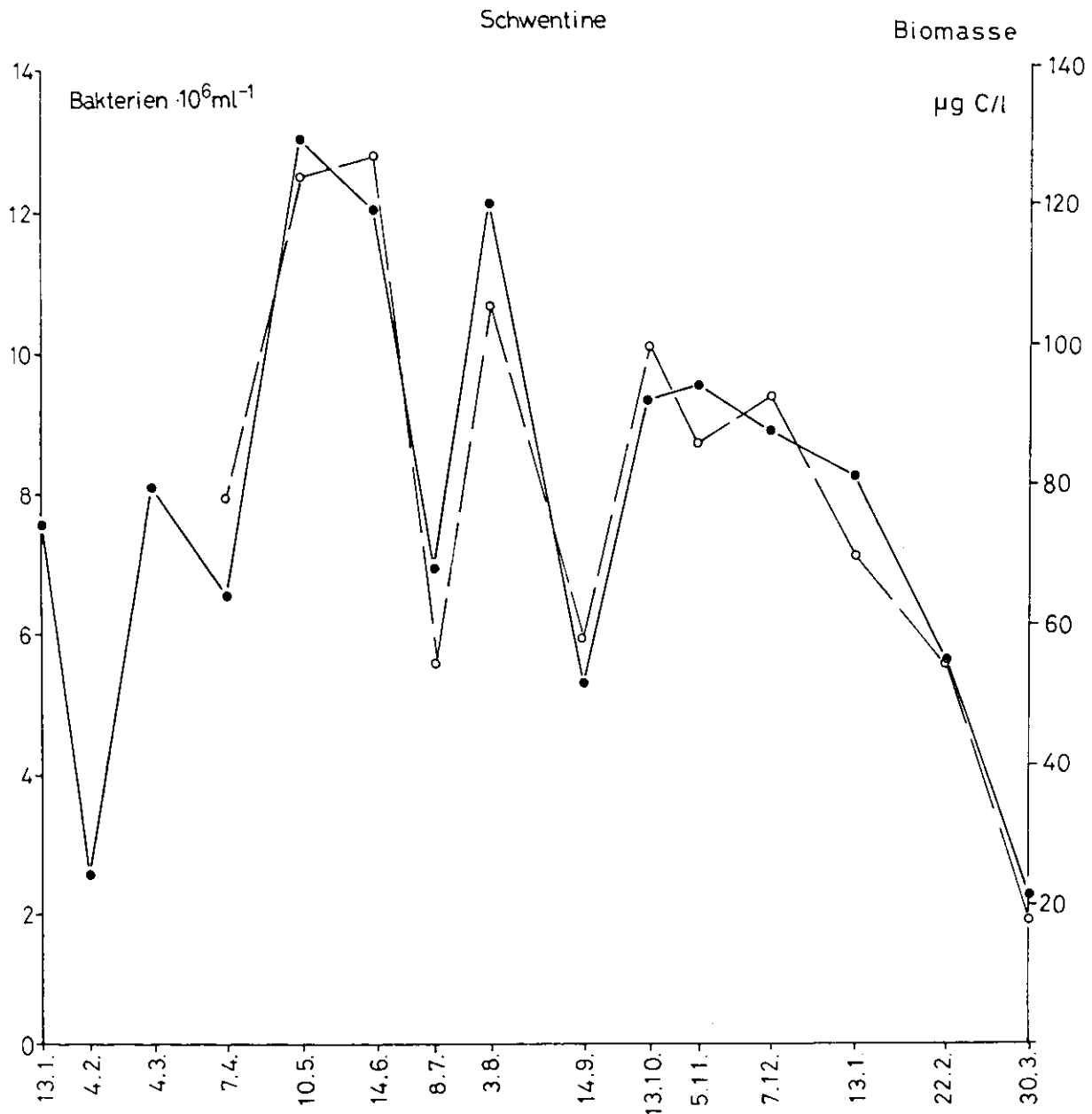


Abb. 15: Gesamtbakterienzahl (.—.) und Bakterienbiomasse (o—o) in der Schwentine



Flüsse aus der Literatur zusammengestellt:

Tabelle 6: Gesamtbakterien- und Saprophytenzahl pro ml und Bakterienbiomasse (ug C pro l) einiger Flüsse in Schleswig-Holstein

	Gesamtbakterienzahl	Saprophytenzahl	Bakt. Biom.	Referenz
Schwentine	$13,2 \cdot 10^6$	$96 \cdot 10^3$	184,0	RHEINHEI-
Stör	$5,0 \cdot 10^6$	$83 \cdot 10^3$	64,6	MER (1977
Elbe	$4,9 \cdot 10^6$	$127 \cdot 10^3$	66,8	a, b)
Trave	$5,9 \cdot 10^6$	$132 \cdot 10^3$	70,9	LOY und
Alster				RHEINHEI-
(Quelle)	$0,5 \cdot 10^6$	$0,5 \cdot 10^3$	5,0	MER (1980)

Nach dieser Darstellung einschließlich der eigenen Ermittlungen kann die Schwentine als ein Fließgewässer mit relativ hoher Bakterienzahl und Biomasse angesehen werden, die durch die zahlreichen Einflüsse der natürlichen und anthropogenen Verunreinigungen mit organischem Material mit hervorgerufen wird. Bedingt durch die Unregelmäßigkeit dieser Einflüsse ist auch ein klarer Jahresrhythmus dieses Parameters nicht zu erkennen. Selbst zur Winterzeit, während der die Eutrophierung durch anorganische Nährstoffe keine bedeutsame Rolle spielt, sind die Bakterienzahlen sehr hoch. Es kann also davon ausgegangen werden, daß die Bakterienzahl in diesem Fluß hauptsächlich durch den Eintrag allochthoner organischer Substanz und Bakterien verursacht wird. Hier liegt, wie bereits angedeutet, ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Fluß und den untersuchten Brackwassergebieten, wobei in den letzteren die antochthonen Prozesse von größerer Bedeutung sind (Abb. 15).

Die bakterielle Biomasse der Schwentine liegt ebenfalls erheblich höher als die der untersuchten Brackwassergebiete. Die gemessenen Extremwerte betragen $17,4$ bzw. $126,3 \text{ ug C l}^{-1}$, der Durchschnittswert $86,1 \text{ ug C l}^{-1}$. Damit liegt die Bakterienzahl

ca. 4,1 mal, die bakterielle Biomasse ca. 4,5 mal höher als im Brackwasser der Innenförde. Es ist zu bedenken, daß die Ermittlung der Bakterienzahl und Biomasse mit der Epifluoreszenzmethode in einem detritusreichen Gewässer, wie es die Schwentine darstellt, nur als Minimumbetrag angesehen werden kann. Es zeigt sich bei dieser Gegenüberstellung, daß die Bakterien des Flusses im Durchschnitt etwas größer sind als die des Brackwassers der Förde. Auch für die bakterielle Biomasse gilt, daß sie in ihrem Jahresgang nicht allein durch autochthone biologische Vorgänge zu erklären ist. Die Gesamtbiomasse der Bakterien entwickelt sich weitgehend parallel zu der Gesamtbakterienzahl, Abweichungen können wohl mit der starken Variabilität der Bakterienpopulationen in einem Gewässer mit wechselnder Abwasserbelastung erklärt werden. Die mikroskopischen Beobachtungen zeigen, daß die Bakterien des Fließgewässers sehr häufig mit den zahlreichen organischen Detritus-Partikeln assoziiert vorkommen. Der Anteil der bakteriellen Biomasse an der gesamten partikulären organischen Fraktion beträgt aber nur ca. 2 %, wenn nach LOY (1978) ein Wert von $4,04 \text{ mg C l}^{-1}$ für letztere zugrunde gelegt wird; er entspricht damit genau dem in der Innenförde gefundenen. Es wird eine erheblich höhere partikuläre Biomasse durch die Einflüsse der Verunreinigung nachgeliefert, als in der relativ kurzen Flußstrecke und bei geringer Sedimentationsrate von den Bakterien zersetzt werden kann, so daß es in einem begrenzten Gebiet im Mündungsbereich des Flusses auch im Brackwasser zu einer Anreicherung partikulären Materials kommt, dessen Abbau dann überwiegend durch halophile und halotolerante Bakterien übernommen wird.

4.1.2.2 Aktiv metabolisierende Bakterien und deren Biomasse

4.1.2.2.1 Kieler Innenförde

Der jahreszeitliche Verlauf der Zahl der aktiven Bakterien, die mit der Mikroautoradiographie-Methode ermittelt wurde, zeigt

große Ähnlichkeit zu dem der Gesamtbakterienzahl (Abb. 16). Ein kleiner Unterschied besteht darin, daß sich das Maximum über 3 - 4 Monate erstreckt und damit mehr Ähnlichkeit mit der Temperaturkurve des Wassers hat. Ein weiterer wesentlicher Unterschied läßt sich aus der folgenden Tabelle ablesen:

Tabelle 7: Jahresgang der Gesamtbakterienzahl und der aktiven Bakterien (Bakterien $\times 10^3 \text{ ml}^{-1}$) sowie deren Relation zueinander (in %)

Datum	<u>7.4</u>	<u>10.5</u>	<u>14.6</u>	<u>8.7</u>	<u>3.8.</u>	<u>14.9.</u>	<u>13.10.</u>
Gesamtbakterienzahl (GBZ)	2241	2193	4662	4490	2615	1599	956
aktive Bakterien	282	1154	2602	2050	1628	360	364
% aktive Bakterien von der GBZ	13	53	56	46	62	23	38
	<u>5.11.</u>	<u>7.12.</u>	<u>13.1.</u>	<u>22.2.</u>	<u>30.3.</u>		
	1011	1367	908	907	1487		
	335	111	252	243	673		
	33	8	28	27	45		

Er besteht darin, daß der Prozentsatz der aktiven Bakterien von der Gesamtkeimzahl im Sommer höher liegt als während der kalten Jahreszeit. Diese Beobachtung findet eine Entsprechung in den Messungen der heterotrophen Potenz, sie werden in dem Kapitel 4.1.2.7 näher besprochen. Das arithmetische Mittel der Zahl der aktiven Bakterien beträgt $969,6 \cdot 10^3$ Bakterien ml^{-1} , das sind ca. 47,7 % der mittleren Gesamtbakterienzahl. Etwa die Hälfte der vorhandenen Bakterien verharret also über lange Zeitperioden in einem Zustand äußerst geringer Aktivität oder ist z.T. bereits abgestorben. Dieser Zustand ist kennzeichnend für das Brackwasser des Untersuchungsgebietes, das, wie in Kapitel 4.1.1 angedeutet, oft starken Änderungen der Umweltfaktoren unterworfen ist und deshalb nur jeweils einem wechselnden Teil der Bakterienpopulation günstige Bedingungen bietet.

Baggerloch 1m

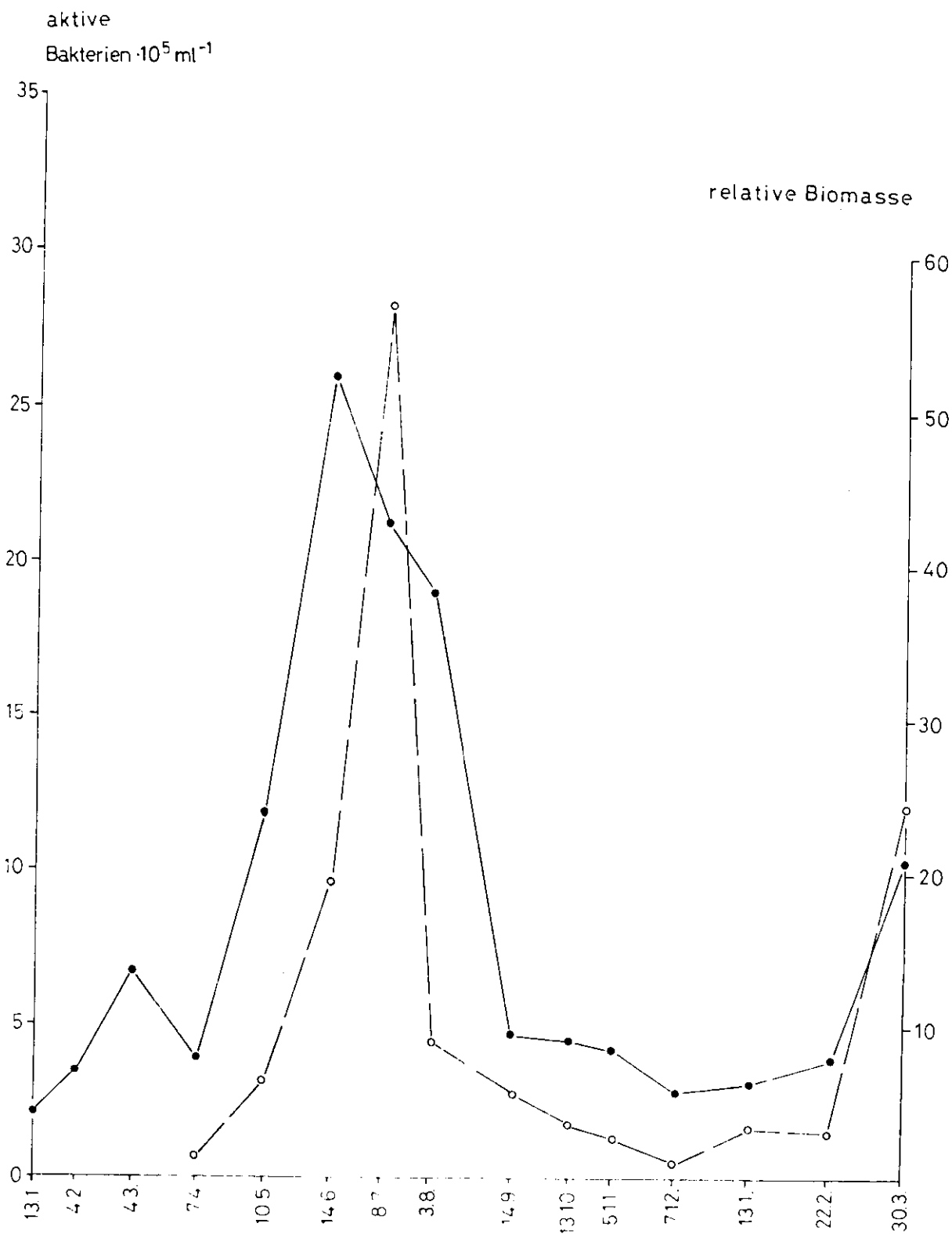


Abb. 16: Zahl der aktiven Bakterien (. —.) und deren relative Biomasse (o — — o) in der Kieler Förde, Station Baggerloch 1 m. Die relative Biomasse wurde nach der 'spot'-Fläche berechnet, die nach Erweiterung des Rechnerprogrammes zur Berechnung der Biomasse der aktiven Bakterien benutzt wurde; sie entspricht daher in ihrem Kurvenverlauf weitgehend der Biomasse.

Die Biomasse der aktiven Bakterien befindet sich in guter Übereinstimmung mit der gesamten Biomasse aller Bakterien. Auch hier zeigt sich der Wechsel der Bakteriengröße zwischen Juni und Juli 1976 deutlich. Die Biomasse der aktiven Bakterien, deren Berechnung auf Grund der automatischen Bildanalyse in Kapitel 3.3.1 beschrieben wird, variiert zwischen 0,3 und 65,3 $\mu\text{g C l}^{-1}$, das arithmetische Mittel eines Jahres beträgt 12,62 $\mu\text{g C l}^{-1}$, das sind ca. 65,3 % von der Gesamtbiomasse der Bakterien. Weil nur ca. 48 % der Gesamtbakterienzahl als aktive Bakterien registriert werden konnten, würde der etwas höhere Biomasseanteil bedeuten, daß in der Innenförde vor allem die etwas größeren Bakterien aktiv sind. Mikroskopische Beobachtungen zeigen jedoch, daß auch sehr kleine Bakterien eine hohe Aktivität aufweisen können, so daß diese Feststellung sicher verallgemeinert werden soll.

4.1.2.2.2 Kieler Außenförde

Die Zahl der aktiven Bakterien variiert jahreszeitlich in der Kieler Außenförde zwischen $118 \cdot 10^3$ und $1989 \cdot 10^3$ pro ml, der Jahresdurchschnitt beträgt $738 \cdot 10^3$ pro ml, das sind 76,2 % von der Zahl der aktiven Bakterien der Innenförde (Abb. 17). Der Verlauf der Entwicklung der aktiven Bakterien ist in beiden Fördeabschnitten sehr ähnlich, das Minimum wird im Winter, das Maximum der Bakterienzahl während des Sommers gefunden. Ein quantitativer Unterschied zwischen beiden Stationen besteht darin, daß das Bakterien-Maximum der Innenförde relativ stärker ausgeprägt ist, während im Winter die Bakterienzahl innen wie außen etwa gleich hoch ist. Im Gegensatz zu den Flußwasserproben macht sich hier deutlich der Einfluß der Eutrophierung und Verschmutzung bemerkbar, der in der inneren Förde stärker ist als außen und besonders während der warmen und hellen Jahreszeit wirksam wird. Natürlich kann zeitweilig auch die Hydrographie eine Rolle spielen; während zur Zeit der sommerlichen Stagnationsperiode die Wasserkörper weitgehend eine getrennte Entwicklung erfahren können, kommt es im Herbst und Frühjahr

Laboe

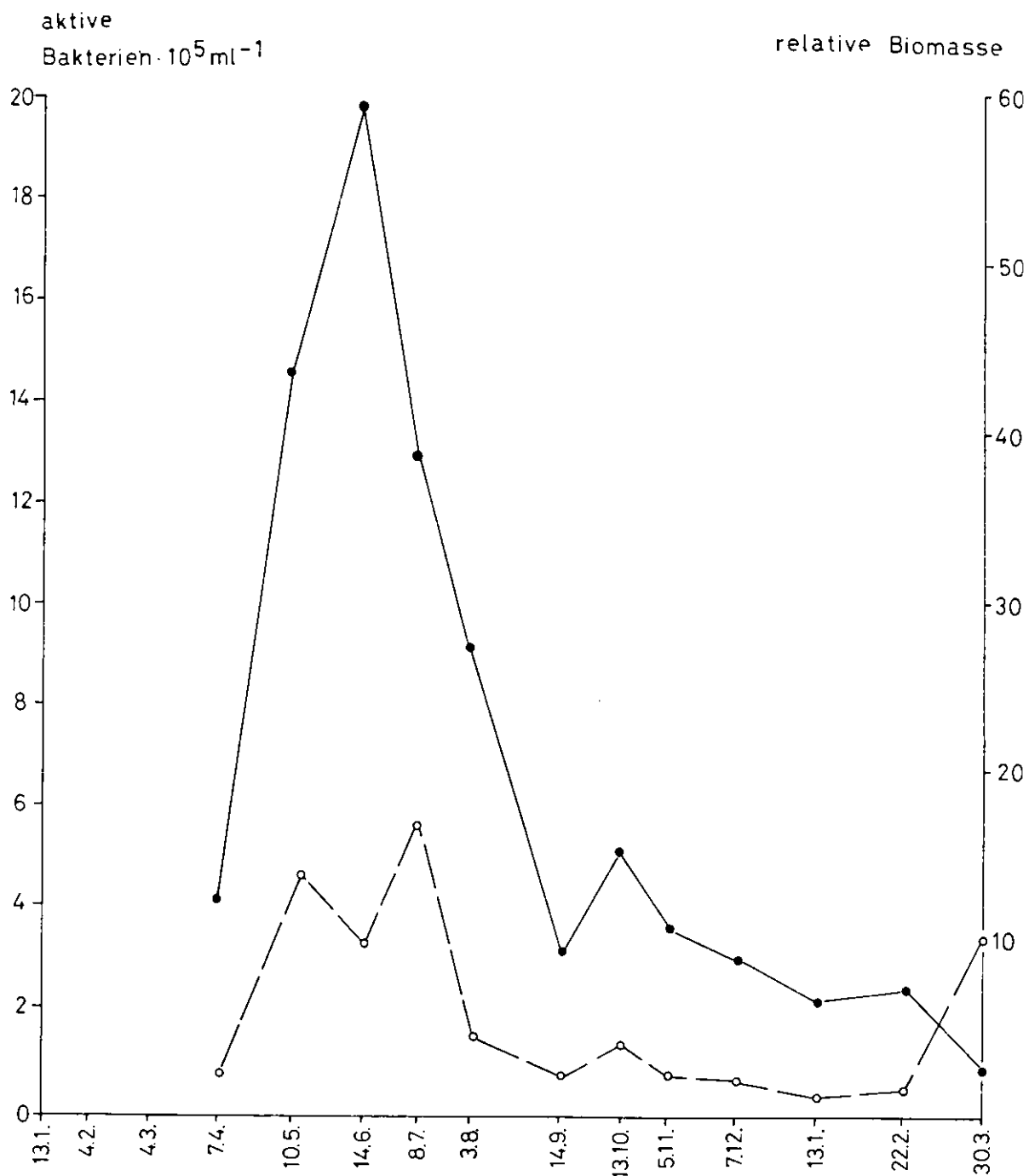


Abb. 17: Zahl der aktiven Bakterien (. —.) und relative Biomasse (o — —o) der aktiven Bakterien in der Außenförde, Station Laboe 1 m.

häufig zu einer Durchmischung sowohl der ganzen Wassersäule als auch des gesamten Fördewassers mit dem angrenzenden Ostseewasser. In bezug zur Gesamtbakterienzahl beträgt die Zahl der aktiven Bakterien in der Außenförde 39 %. Sie geht damit noch um ca. 9 % gegenüber der Relation der Innenförde zurück, d.h. die Zahl der sehr wenig aktiven (toten) Zellen steigt mit zunehmender Küstenentfernung etwas an. Es mag aber auch daran liegen, daß die autoradiographische Methode, so wie sie hier angewendet wurde, etwas besser für Bakterien mit höheren Nährstoffansprüchen geeignet erscheint als für "oligocarbophile" Bakterien küstenferner Gebiete. Um eine bessere Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu erzielen, wurde jedoch auf eine spezielle Adaptation der Methode an besondere Nährstoffverhältnisse der Stationen verzichtet. Die Biomasse der aktiven Bakterien beträgt im Durchschnitt $7,5 \text{ ug C l}^{-1}$, sie schwankt zwischen $0,8 \text{ ug C l}^{-1}$ im Januar und $28,9 \text{ ug C l}^{-1}$ im Juli. Die Relation der aktiven Bakterienbiomasse zwischen Innen- und Außenförde beträgt damit 1 : 0,59, d.h., sie ist wesentlich niedriger als entsprechende Werte für die Zahl der aktiven Bakterien und die Zahl und Biomasse der Gesamtbakterien. Es deutet sich hier ein Wechsel der aktiven Bakterienpopulation von den relativ großen Bakterien der Innenförde zu den kleinen überwiegend autochthonen Bakterien im Vermischungsgebiet mit dem Ostseewasser an.

4.1.2.2.3 Die Schwentine

Die höchsten Zahlen an aktiven Bakterien von den drei untersuchten Gewässern wurden in der Schwentine ermittelt, die Zahl der aktiven Bakterien lag dort zwischen $36 \cdot 10^3$ und $7803 \cdot 10^3$ pro ml, der Mittelwert über ein Jahr betrug $3684 \cdot 10^3$ pro ml, das sind 44,7 % von der Gesamtbakterienzahl. Die jahreszeitliche Verteilung der aktiven Bakterien weicht etwas von der Gesamtbakterienzahl und der Saprophytenzahl ab. Die wesentlichen Maxima dieser Bakterien sind jedoch auch bei der Zahl der aktiven Bakterien zu finden. Ein bedeutsamer Unterschied

Schwentine

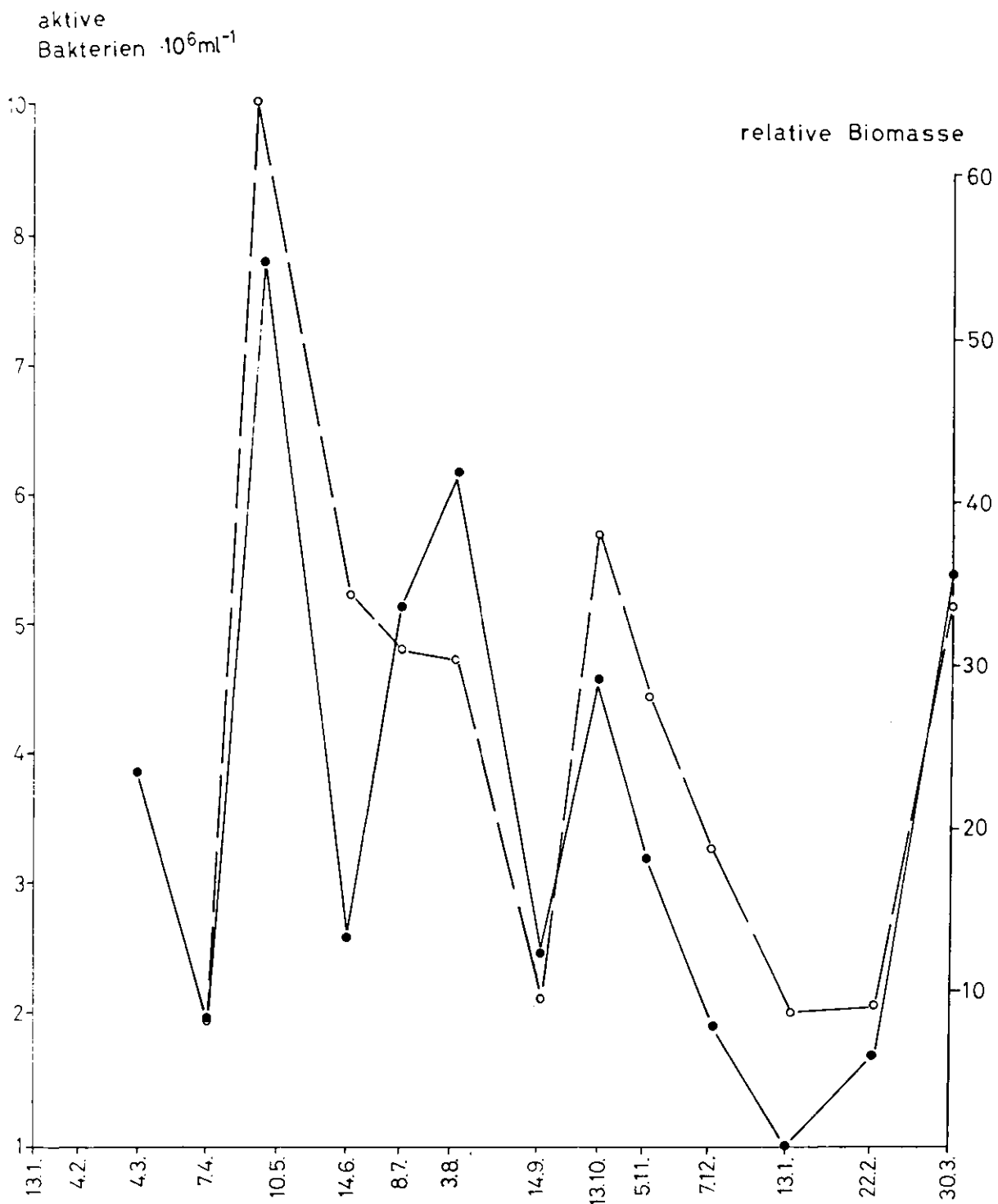


Abb. 18: Zahl der aktiven Bakterien (. —.) und relative Biomasse der aktiven Bakterien (o — o) in der Schwentine (berechnet nach der 'spot'-Fläche).

besteht darin, daß der Anteil der aktiven Bakterien an der Gesamtpopulation während der Wintermonate stark zurückgeht. Diese Feststellung wurde auch für die beiden Brackwasserbiotop dieser Untersuchung getroffen; im Frühjahr dagegen werden fast nur aktive Bakterien nachgewiesen. Insgesamt liegt der Anteil der aktiven Bakterien an der Gesamtbakterienzahl mit 44,7 % im Jahresdurchschnitt ähnlich hoch wie in der Innenförde (47,7 %) und der Außenförde (38,9 %). Im Gegensatz zu den Verhältnissen in der Förde sind Chlorophyll a-Maxima häufig mit Minima der aktiven Bakterienzahl gekoppelt. Hier zeigt sich wieder, daß die Eutrophierung in einem Gewässer mit reicher Versorgung an organischen Nährstoffen keinen sichtbar fördernden Einfluß hat. Es sieht eher so aus, als würde durch die hohe Dichte der Phytoplanktonalgen eine Hemmung der Bakterieneintreten. Die mikroskopischen Beobachtungen der Röntgenfilme zeigten, daß die Bakterien des Flußwassers viel häufiger als im Brackwasser als Aufwuchs auf Partikeln vorkamen; es muß dabei aber gesehen werden, daß die Partikeldichte hier auch viel größer ist und daß die Sedimentationsrate der Partikel geringer ist.

4.1.2.3 Saprophyten

4.1.2.3.1 Kieler Innenförde

Die Saprophytenzahlen der Kieler Innenförde sind auf der Abbildung 19 dargestellt. Der Verlauf der Saprophyten-Kurve findet kaum Entsprechungen bei den anderen biologischen Parametern. Das Maximum mit 67 000 Bakterien pro ml wird im Herbst erreicht und fällt in eine Periode relativ geringen Salzgehaltes und hoher Wassertemperatur. Auch in einigen Wintermonaten kommt es zu einer geringfügigen Erhöhung der Saprophytenzahl. Diese Erscheinung spricht für das Vorhandensein von allochthonen Bakterien, die auf Grund der herabgesetzten bacteriziden Wirkung des Seewassers bei niedrigen Temperaturen eine längere Überlebensdauer haben (RHEINHEIMER 1965). Bemerkenswert erscheint

Saprophyten $\cdot 10^3 \text{ ml}^{-1}$ (Baggerloch 1m)

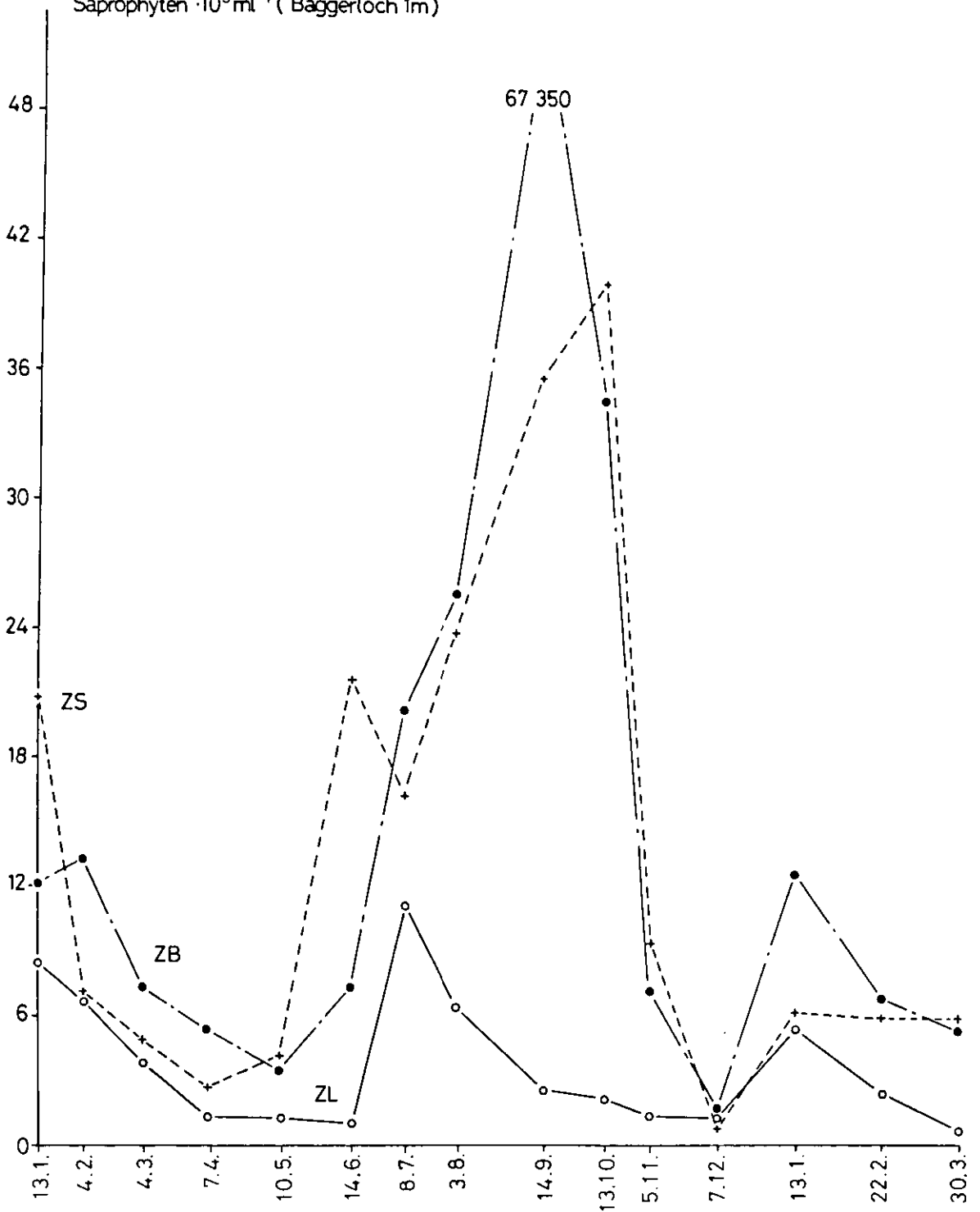


Abb. 19: Saprophytenzahlen der Innenförde, Station Baggerloch 1 m, auf den drei Nährböden ZL (○—○, ZoBell Agar mit Leitungswasser, 0 % S), ZB (●—.—●, ZoBell Agar mit 8 % S) und ZS (+ --- +, ZoBell Agar mit 24 % S).

das Maximum der "Süßwasserbakterien", die auf einem ZoBell-Agar auf Süßwasserbasis wachsen, im Juli während einer Periode mit relativ niedrigem Salzgehalt des Wassers. Dieses deutet auf eine zeitweilig starke Kontamination vom Lande oder limnischen Bereichen hin, die auch mit einer deutlichen Erhöhung des Nitrat-Gehaltes einhergeht. Insgesamt betragen die Jahresmittelwerte für die Saprophyten auf den verschiedenen Nährmedien in den 1 m Proben: 16482 ml⁻¹ (ZB) 14421 ml⁻¹ (ZS) und 3061 ml⁻¹ (ZL). Gemessen an der Gesamtbakterienzahl mit einem Mittelwert von 2035 · 10³ Bakterien ml⁻¹ kann ein Anteil der Brackwassersaprophyten von 0,81 % errechnet werden. Die Relation der Bakterienzahlen auf den drei Nährböden zeigt, daß der Bereich der Kieler Innenförde trotz des dreiseitigen Landeinschlusses und zahlreicher Kontaminationsmöglichkeiten überwiegend von Bakterienpopulationen besiedelt wird, die an die gegebenen Salzgehaltsverhältnisse adaptiert sind. Die eingetragenen Süßwasserbakterien werden, wie Untersuchungen von GOCKE (1974 b) und HOPPE (1976) gezeigt haben, relativ schnell inaktiviert, es sei denn, sie konnten auf Grund ihrer Osmotoleranz, die in a. bei Hefen öfter beobachtet wurde, eine längere Zeit überleben. Ähnliche Ergebnisse, die ein Maximum der Saprophyten im August zeigen, fand GOCKE (1978) in dem gleichen Meeresgebiet. GUNKEL (1963) stellte fest, daß die Saprophytenzahlen in dem stark von Strömungen abhängigen Gebiet der Helgoländer Station "Kabeltonne" von Tag zu Tag starken Schwankungen unterworfen sind, so daß sie bei nur einmaliger Bestimmung im Monat hauptsächlich als "Trend" zu werten sind.

4.1.2.3.2 Kieler Außenförde

Die Saprophytenzahl hat in der Kieler Außenförde einen ähnlichen jahreszeitlichen Verlauf wie in der Innenförde. Die Saprophytenzahlen bewegen sich zwischen 840 und 13940 pro ml mit einem Jahresmittelwert von 4389 Saprophyten pro ml. Die Saprophytenzahl nimmt also mit zunehmender Küstenentfernung um etwa 76 %

Saprophyten 10^3 ml^{-1}

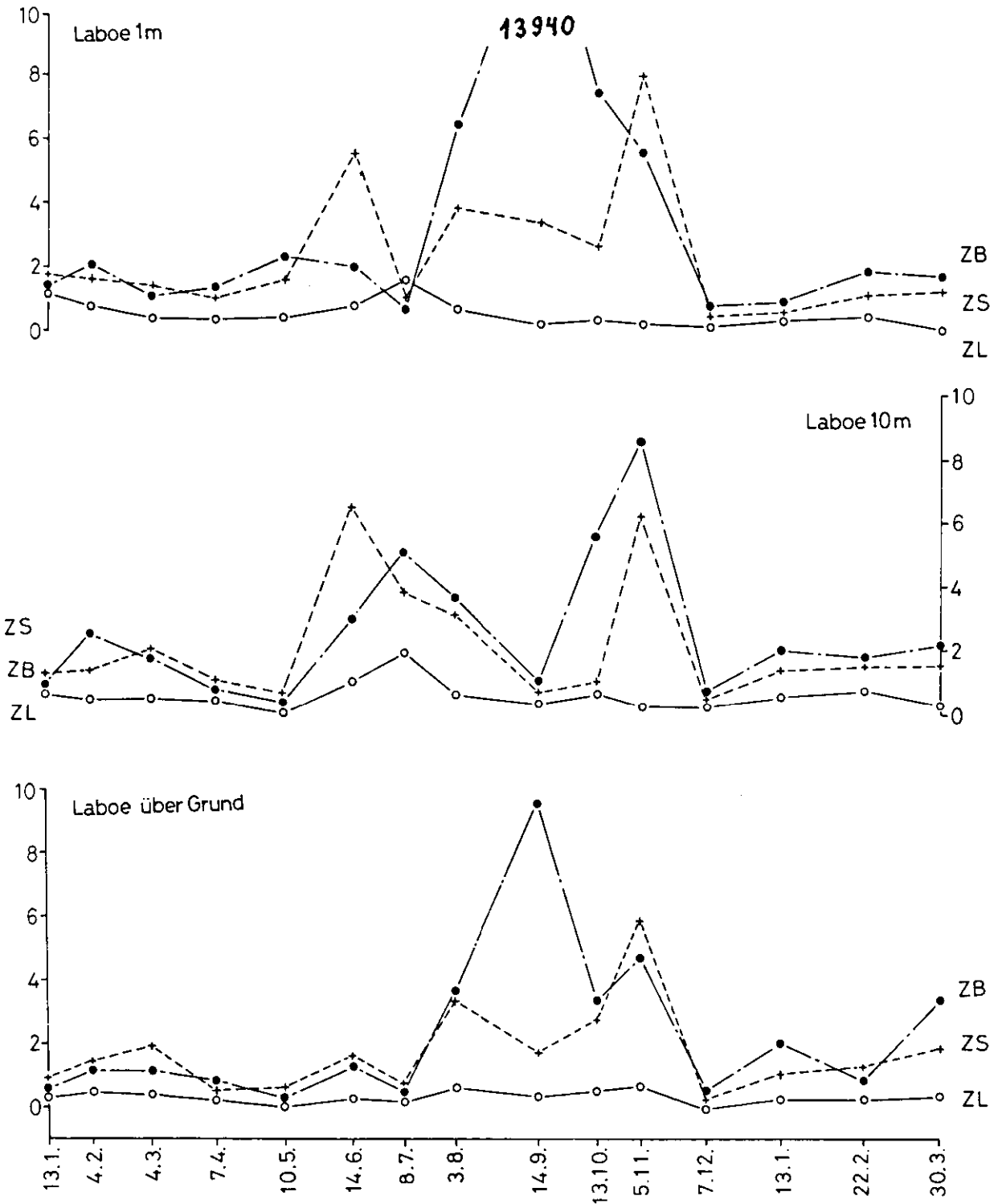


Abb. 20: Saprophytenzahlen der Außenförde, Station Laboe 1 m, 16 m und 18 m Wassertiefe, auf den drei Agar-Medien ZL, ZB und ZS.

ab, während für die Gesamtbakterienzahl eine Abnahme von nur ca. 8 % festgestellt wurde. In dem stärkeren Rückgang der Saprophyten kommt der geringere Grad der Verunreinigung bei abnehmendem Landeinfluß zum Ausdruck. Der Jahresgang der Saprophytenzahl entspricht etwa dem, der in der inneren Förde gefunden wurde, die Unterschiede zwischen den Durchschnittswerten der Saprophytenzahlen sind auf den verschiedenen verwendeten Agarmedien (ZL, ZB, ZS) außen jedoch etwas geringer.

4.1.2.3.3 Die Schwentine

In der Schwentine wurden Saprophytenzahlen zwischen 46000 und 464667 pro ml gefunden, der Durchschnittswert betrug 258722 Saprophyten pro ml. In diesem Fluß sind die Saprophyten zahlenmäßig stärker an der Gesamtbakterienzahl beteiligt. Ihr Anteil liegt, berechnet nach den Jahresmittelwerten bei 3,14 %, (Extremwerte 0,8 und 4,1 %), während ihr Anteil in der inneren Förde 1 % (Extremwerte 0,11 und 4,17 %) und in der Außenförde 0,23 % (Extremwerte 0,07 und 0,82 %) beträgt. Gegenüber der Zahl der aktiven Bakterien macht die Saprophytenzahl in der Schwentine sogar 7 % aus, während die entsprechende Relation in der Innenförde 1,9 % und in der Außenförde nur 0,59 % beträgt. Der Jahresgang der Saprophytenzahl (ZB) in der Schwentine zeigt eine sehr große Ähnlichkeit zu dem der Gesamtbakterienzahl (s. Kap. 4.1.2.1.3). Dieser starke Zusammenhang zwischen Gesamtbakterienzahl und der Saprophytenzahl ist in einem Fluß bisher kaum beobachtet worden. Weil die Eutrophierung durch anorganische Nährstoffe für die Saprophytenzahl wie für die Gesamtbakterienzahl keine große Bedeutung zu haben scheint, müßte hier die anthropogene Verunreinigung und der Landeinfluß der wesentliche Faktor sein. Der gefundene Zusammenhang zwischen beiden Bakterienparametern wird in der abschließenden Diskussion (s. Kap. 4.2.3) weiter behandelt und hypothetisch erklärt. Auf jeden Fall scheint in bestimmten Fließgewässern die Saprophytenzahl ein gutes relatives Maß für die Gesamtbakterienzahl zu sein, was ihre große Bedeutung für die mikrobiologisch-hygienische Beurteilung verunreinigter Gewässer unterstreicht.

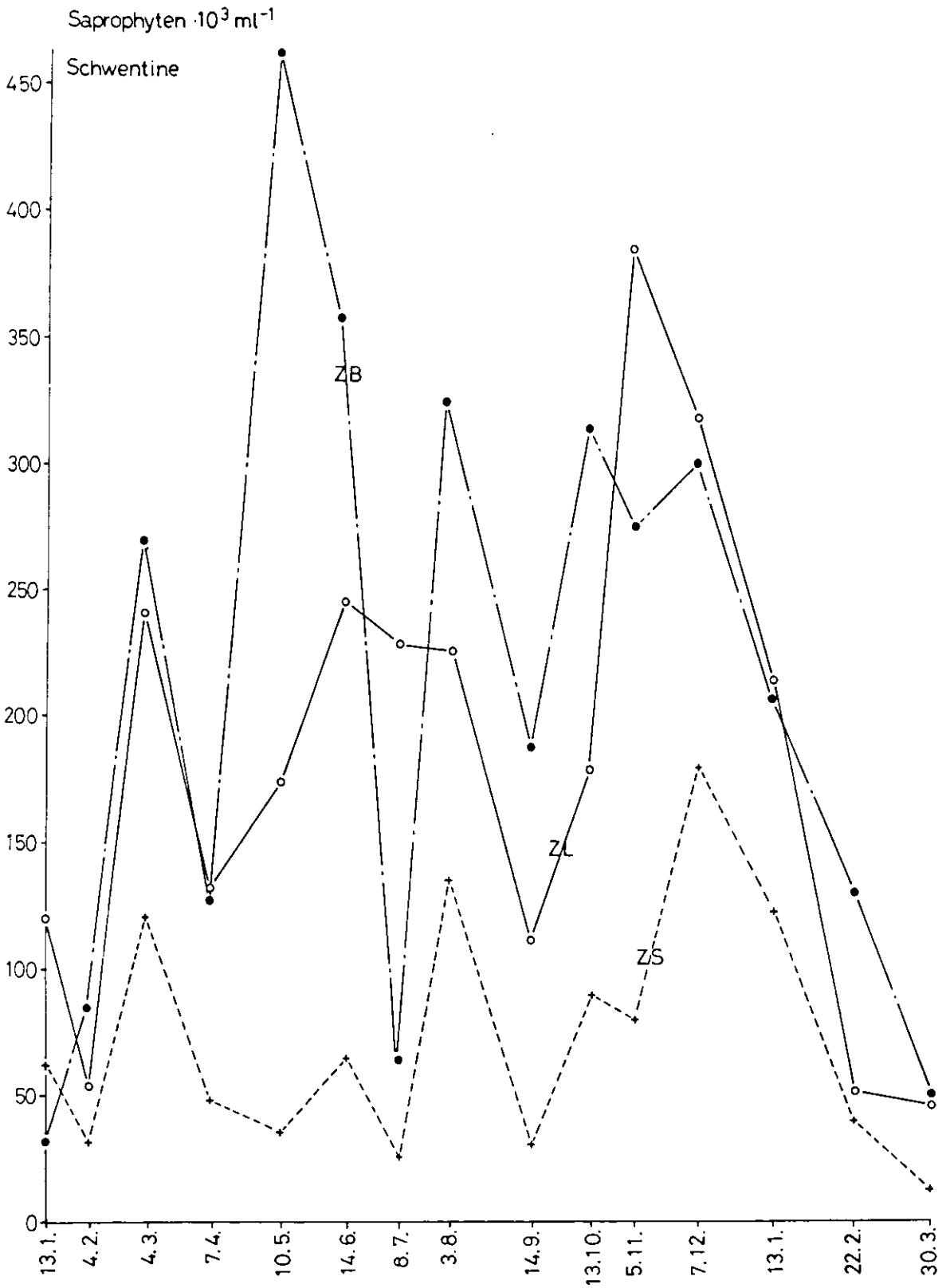


Abb. 21: Saprophytenzahl in der Schwentine auf den drei Agar-Medien ZL, ZB und ZS.

4.1.2.4 Vertikalverteilung der Bakterien

Die Vertikalverteilung der Bakterien ist in der Kieler Bucht wesentlich von den Strömungsverhältnissen und von der Verteilung der Primärproduzenten in der Wassersäule abhängig. Auch die Verteilung des Detritus kann zeitweilig von Bedeutung sein, wenn es sich um stark mit Bakterien bewachsene Detrituspartikel handelt. In Bodennähe spielt häufig auch die Aufwirbelung von Schlicksediment eine Rolle, die stets zu einer beträchtlichen Erhöhung der Bakterienzahl führt. Neben diesen hydrographischen und ökologischen Ursachen kann die Vertikalverteilung stellenweise und temporär aber auch durch Faktoren der Verunreinigung (Schifffahrt, Abwassereinleitungen) beeinflusst werden. Die Vertikalverteilung der Saprophyten, die auf verschiedenen Nährböden wachsen, ist in der folgenden Tabelle (8) dargestellt:

Tabelle 8: Verteilung der Saprophyten auf den Nährböden ZL (ZoBell-Agar mit Leitungswasser), ZB (ZoBell-Agar mit Brackwasser), ZS (ZoBell-Agar mit Seewasser) in 10 m Tiefe und 2 m über Grund in % von der Oberflächenprobe

Monat	Station											
	Baggerloch						Laboe					
	ZL		ZB		ZS		ZL		ZB		ZS	
	10 m	Grund	10 m	Grund	10 m	Grund	10 m	Grund	10 m	Grund	10 m	Grund
4	135	35	107	174	88	113	86	93	56	58	83	60
5	68	96	55	316	89	191	12	17	6	9	9	32
6	62	48	41	98	64	53	111	36	139	68	115	30
7	8	4	13	8	16	8	111	13	697	69	329	41
8	23	11	37	25	43	25	71	84	55	56	77	90
9	14	6	61	5	77	9	72	122	6	67	17	55
10	105	198	150	114	85	83	128	123	74	46	36	103
11	89	32	125	42	174	53	62	229	149	85	76	74
12	17	39	77	52	68	82	67	19	60	50	66	45
1	50	13	75	(829)	64	(1419)	96	65	211	227	158	126
2	115	44	54	98	52	88	102	43	70	45	110	93
3	9	9	79	226	47	131	93	207	110	179	101	129

Von diesen Berechnungen ausgehend können hauptsächlich folgende Feststellungen getroffen werden: Bei den meisten Wasserproben nimmt die Saprophytenzahl mit der Tiefe mehr oder weniger stark ab, jedoch ist sie bei knapp einem Drittel aller Proben in der Tiefe höher als im Oberflächenwasser. In Proben aus der Innenförde nimmt die Zahl der auf Leitungswasseragar wachsenden Saprophyten in der Regel mit der Tiefe viel stärker ab als die Zahl der Bakterien, die auf Brackwasser- oder Seewasseragar wachsen. In Wasserproben aus der stark vom Ostseewasser beeinflussten Außenförde ist diese Tendenz dagegen nicht deutlich erkennbar. Dieser Unterschied könnte dadurch erklärt werden, daß in der Innenförde größtenteils echte "Süßwasserbakterien" auf dem Leitungswasseragar erfaßt werden, die nur eine geringe Überlebensdauer im Seewasser haben und deshalb überwiegend nur im küstennahen Oberflächenwasser angetroffen werden, während in größerer Küstenentfernung überwiegend halotolerante und osmophile Mikroorganismen auf dem Leitungswasseragar wachsen; die rein terrestrischen oder limnischen Bakterien sind dann bereits teilweise eliminiert. Vergleiche mit der Salinität des Wassers zeigen, daß die auf Leitungswasser wachsenden Bakterien bei starker Schichtung der Wassersäule in der Tiefe stark zurückgehen; die Zahl der Brackwasserbakterien und der marinen Bakterien werden dadurch weniger beeinflusst.

Hinsichtlich der Vertikalverteilung der Gesamtbakterienzahl und der aktiven Bakterien, sei an die Beobachtung bei der Horizontalverteilung dieser Bakterienparameter erinnert, bei der im Gegensatz zu den Saprophyten nur eine relativ geringe Abnahme mit zunehmender Küstenentfernung zu verzeichnen ist. Dies wird mit der Annahme begründet, daß die weitaus meisten der nachgewiesenen Bakterien als autochthone Meeres- oder Brackwasserbakterien mit relativ geringen Nährstoffansprüchen angesehen werden können, die in fast allen Bereichen mariner Gewässer wachsen können. Demzufolge sollte auch die Vertikalverteilung der Gesamtbakterienzahl und der aktiven Bakterien geringere vertikale Unterschiede aufweisen als die Saprophyten.

Tabelle 9: Vertikalverteilung der Gesamtbakterienzahl und der aktiven Bakterien in der Kieler Förde in % von den Zahlen, die im Oberflächenwasser gefunden wurden.

Monat	Gesamtbakterienzahl		aktive Bakterien	
	10 m	über Grund	10 m	über Grund
4	126	116	168	96
5	32	63	68	55
6	-	-	49	17
7	47	45	36	31
8	72	62	69	51
9	136	184	-	694
10	128	103	88	197
11	134	198	94	75
12	67	89	61	101
1	179	165	114	139
2	114	250	70	90
3	58	46	72	21

Aus der Tabelle geht hervor, daß die Gesamtbakterienzahl im Vergleich zu den Saprophyten tatsächlich meist eine geringere Abnahme mit der Wassertiefe zeigten. Insbesondere fehlen die manchmal extrem niedrigen Werte der Saprophyten. Die Gesamtzahlen der Bakterien und der aktiven Bakterien scheinen also weniger stark durch Eutrophierungsvorgänge und organische Verschmutzung beeinflusst zu werden als die Saprophytenzahl, weil diese Einflüsse ja überwiegend primär im Oberflächenwasser wirksam werden. Es sind hier vielmehr die hydrographischen Gegebenheiten für die Verteilung verantwortlich. Demnach hat sowohl die Horizontalverteilung - als auch die Vertikalverteilung der Gesamtbakterienzahl und der aktiven Bakterien die gleiche Ursache; dies gilt in geringerem Maße auch für die Saprophyten, jedoch ist die Hauptursache bei diesen mehr in der

Nährstoffverteilung zu sehen, deren Wirkung bei den autochthonen Bakterien weniger deutlich in Erscheinung tritt.

Eine vergleichbare Untersuchung führte GÖCKE (1977 a) in den tiefen Becken der Ostsee durch. Seine Ergebnisse sind den hier dargestellten sehr ähnlich mit Ausnahme einer extremen Situation im Danziger Tief, bei der alle bakteriologischen Parameter im Oberflächenwasser sehr viel höher als im Tiefenwasser waren. Die Ursache kann in der Trennung von zwei sehr unterschiedlichen Wasserkörpern durch eine Temperatursprungschicht gesehen werden. Derartige Sprungschichten führen auch in Seen zu Bakterienmaxima (OVERBECK 1972). Nach WANGERSKY (1977) ist die Verteilung der Bakterien eine Funktion der Partikelkonzentration in der Wassersäule. Diese Beobachtung konnte wegen des sehr unterschiedlichen Bakterienbewuchses der Partikel für das Areal der Untersuchung nicht bestätigt werden. Der Sedimentation organischer Partikel kommt in dem Flachwassergebiet der Kieler Förde und Kieler Bucht nur relativ geringe Bedeutung für die Vertikalverteilung der Bakterien zu, weil die Partikel relativ schnell sedimentieren und der mikrobielle Abbau der festen Substanz dann hauptsächlich am Boden erfolgt (MEYER-REIL 1981).

4.1.2.5 Analyse der aktiven Bakterienpopulation

Für den Nachweis der "aktiv metabolisierenden Bakterien" (so bezeichnet nach der üblichen englischen Bezeichnung: "actively metabolizing bacteria") wurden vier Tritium-markierte organische Substrate verwendet. Bei der Analyse der aktiven Bakterienpopulation geht es darum, festzustellen, wie die Relationen zwischen den Bakteriengruppen, die jeweils ein Substrat aufgenommen haben, sind, und wie sich diese Relationen im Jahresgang ändern. Es muß bei dieser Untersuchung darauf hingewiesen werden, daß die meisten der autoradiographisch nachgewiesenen Bakterien nicht auf den üblichen Bakteriennährböden

wachsen. Es liegen daher bis jetzt auch keine Angaben über ihre Nährstoffansprüche vor. Die Autoradiographie bietet die Möglichkeit, die Gesamtpopulation der aktiven Bakterien nach Gruppen aufzuschlüsseln, die jeweils eines oder mehrere der angebotenen Substrate aufnehmen. Von Interesse ist es auch, ob die angebotenen Konzentrationen eine wichtige Rolle bei der Substrataufnahme der Bakterien spielen, d.h., ob die mit einer relativ hohen Standardkonzentration von 300 ug C/l ermittelte Gesamtzahl der aktiven Bakterien wirklich der unter in situ-Bedingungen aktiven Bakterienpopulation entspricht. Es wurde deswegen ein entsprechender Vorversuch mit abgestuften Nährstoffkonzentrationen durchgeführt. Das Ergebnis ist in der nachfolgenden Tabelle (10) kurz zusammengefaßt.

Tabelle 10: Zahl der markierten Bakterien einer Wasserprobe bei verschiedenen Zugaben von ³H-markierten Substanzen (ASM = Aminosäuregemisch, Ac = Acetat, Leu = Leucin)

Substrat	Konzentration		aktive Bakte- rienzahl	% (von der Nor- malkonzentration)
	uCi/ml,	(ug C/l)		
ASM	10	(300)	835048	100
ASM	1	(30)	748410	90
ASM	0,1	(3)	528411	63
Ac	10	(40)	346088	100
Ac	1	(4)	360422	104
Ac	0,1	(0,4)	352101	101
Leu	10	(7)	962933	100
Leu	0,5	(0,4)	994904	103

Aus dieser Tabelle geht hervor, daß bei einer Verminderung des zugefügten Substrates auf ein Zehntel der Normalkonzentration kaum eine Abnahme der Zahl der aktiven Bakterien festgestellt wurde. Wird das zugesetzte Substrat auf ein Hundertstel reduziert, kann bereits - insbesondere für ASM - ein Rückgang der

markierten Bakterien eintreten. Bei der Deutung dieser Ergebnisse muß die fehlende Information über die natürlich vorhandenen Konzentrationen der Substrate in der Wasserprobe bedacht werden. Die Konzentration des zugesetzten Substrates ist aber so gering gehalten, daß sie nur eine minimale Ergänzung des natürlich vorhandenen Substrates darstellt. In oligotrophen Meeresgebieten mit sehr niedrigen Nährstoffkonzentrationen könnten die zugesetzten Substrate jedoch zu einer relativ starken Erhöhung des Nährstoffangebotes und damit zu einer induzierten Stoffaufnahme führen, die mit den in situ-Verhältnissen nicht übereinstimmt. Für die eutrophierten und verunreinigten Küstengewässer, in denen diese Untersuchung durchgeführt wurde, können aber die Bedingungen der Stoffaufnahme als den natürlichen Gegebenheiten weitgehend entsprechend angesehen werden. Natürlich unterliegt auch die Mikroautoradiographie jenen Einschränkungen, z.B. durch die Inkubation kleiner Wasserproben in Glasgefäßen, die bei fast allen Untersuchungen unter in situ-Bedingungen auftreten, es wurde jedoch versucht, die artifiziellen Faktoren zu verringern oder in ihrer Wirkung abzuschätzen.

Die Analyse der aktiven Bakterienpopulationen bezüglich der Stoffaufnahme verschiedener Substrate wurde an ausgewählten Stationen und jeweils einem Monat einer Jahreszeit vorgenommen. Die Ergebnisse sind in der folgenden Tabelle 11 dargestellt.

Frühere autoradiographische Untersuchungen an koloniebildenden Bakterien (Saprophyten) hatten ergeben, daß in der Regel alle Kolonien, die von Bakterien aus Fördewasserproben gebildet wurden, in der Lage waren Aminosäuren, Glukose und zum großen Teil auch Acetat aufzunehmen (HOPPE 1976). Es besteht hier eine starke Abweichung gegenüber Ergebnissen, die mit anderen Tests (Säurebildung, Auxanogramm) gewonnen werden. Die Feststellung der Säurebildung bzw. des Wachstums mit bestimmten Substraten mag in der Taxonomie und bei Arbeiten mit Reinkulturen von Bedeutung sein, für ökologische Untersuchungen sind diese Tests jedoch weniger bedeutsam, weil unter relativ natürlichen Bedingungen häufig nur ein sehr langsames Wachstum bzw. eine

Tabelle 11: Größe der Bakterienpopulation, die ein bestimmtes Substrat aufgenommen hat in % von der jeweils größten aktiven Bakterienpopulation (= 100 %) (Substratbezeichnungen wie bei Tab. 10, Glu = Glukose)

Substrat	Station	Anteil in % an der Gesamtpopulation im			
		Juli	Oktober	Januar	März
ASM	Baggerloch 1 m	93	67	63	88
Glu	"	66	51	56	69
Leu	"	100	100	100	100
Ac	"	30	33	22	35
ASM	Laboe 1 m	64	59	84	91
Glu	"	59	62	69	80
Leu	"	100	100	100	100
Ac	"	16	12	10	14
ASM	Schwentine Oberfläche	93	92	81	83
Glu	"	83	75	62	67
Leu	"	100	100	100	100
Ac	"	18	45	22	49
ASM	Laboe 10 m	69	76	79	-
Glu	"	46	76	50	-
Leu	"	100	100	100	-
Ac	"	19	21	21	-

sehr geringe Säurebildung eintritt. Der autoradiographische Nachweis der Substrataufnahme in kleinsten Mengen wird daher als sehr geeignet für ökologische Arbeiten angesehen.

Betrachtet man die Gesamtzahlen der aktiv metabolisierenden Bakterien, treffen die für die Saprophyten geltenden Feststellungen nicht mehr zu. Der größte Teil der aktiven Population ist zur Aufnahme von Aminosäuregemisch oder einzelner Aminosäuren befähigt. Ein deutlich geringerer Teil der aktiven Population kann Glukose aufnehmen (ca. 60 %), während Acetat von weniger als 1/3 der aktiven Bakterien aufgenommen wird. Nach dieser allgemeinen Darstellung können aus dem Datenmaterial noch einige Besonderheiten abgeleitet werden, die allerdings statistisch nicht belegbar sind und daher nur als vorläufige Beobachtungen bewertet werden sollen. Relativ deutlich sind die Unterschiede, die bezüglich der Bakterien, die Acetat verwerten, an den Stationen gefunden wurden. Der Anteil dieser Bakterien an der gesamten Population ist im Süßwasser der Schwentine zeitweise viel höher als im Brackwasser. In der Innenförde wiederum ist der Anteil höher als in der Außenförde. Diese Feststellung steht in Übereinstimmung mit den quantitativen Messungen der Acetataufnahme (s. Kap. 4.1.2.7.1), die auch eine unproportionale Zunahme der Acetataufnahme im Süßwasser zeigte. Der Grund dafür kann nach diesen Analysebefunden wenigstens zum Teil in dem hohen Anteil der acetataufnehmenden Bakterien im Süßwasser gesehen werden. Damit wäre ein weiterer wichtiger Vorteil der autoradiographischen Methode sichtbar geworden: Sie ist dazu geeignet, die Ursachen für die quantitativen Aktivitätsmessungen zu erklären. Im Vergleich mit den Brackwasserstationen scheint auch der Anteil der Bakterien, die Glukose oder das Aminosäuregemisch aufnehmen, in der Schwentine geringfügig größer zu sein. Die von ZOBELL (1946) beschriebenen überwiegend proteolytischen Eigenschaften der marinen Bakterien kommen in dieser Untersuchung nicht zum Ausdruck. Die Bakterienpopulation in der verunreinigten Förde kann aber auch nicht als typisch marin bezeichnet werden.

Die Anteile der verschiedenen "physiologischen Gruppen" an der Gesamtpopulation ändern sich mit der Jahreszeit. Aus den wenigen vorliegenden Daten können jedoch keine Gesetzmäßigkeiten abgeleitet werden. Andererseits ist die Schwankungsbreite für die meisten Substrate nicht sehr groß, so daß doch von einer gewissen Stabilität der physiologischen Eigenschaften der Bakterienpopulation gesprochen werden kann, zumindest was die geprüften leicht abbaubaren Substrate betrifft.

Analysen über physiologische Gruppen bei kultivierbaren Bakterien wurden von SIEBURTH (1971), (lipolytische, proteolytische, amylolytische Bakterien), STEINMANN (1976, Harnstoff- und Harnsäureabbauer), HOPPE (1974, verschiedene leicht und schwerabbaubare Substrate) und KJELLEBERG und HÄKANSSON (1977, lipolytische, proteolytische, amylolytische Bakterien) vorgelegt.

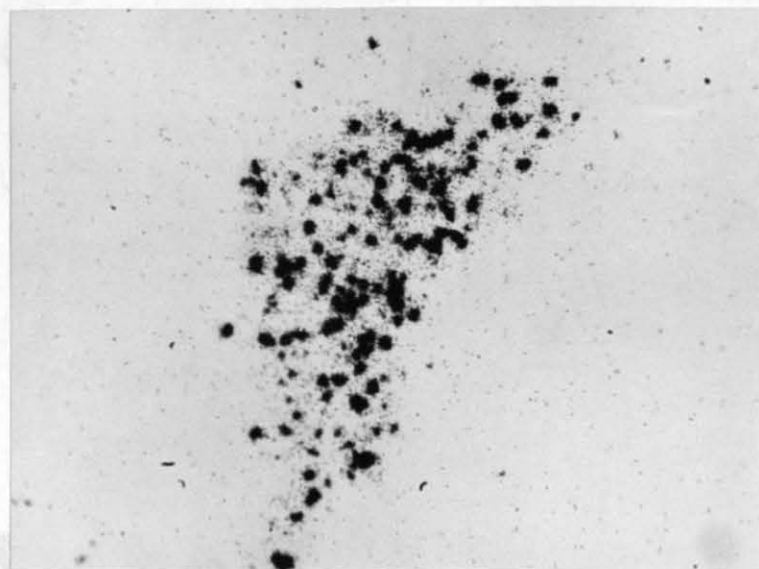
4.1.2.6 Mikroskopische Beobachtungen zur Bakterienbesiedlung von Detritus und Phytoplankton

Die meisten Beobachtungen dieser Arbeit und anderer Autoren (z.B. ZIMMERMANN 1977) deuten darauf hin, daß der größte Teil der Bakterienpopulation in der Ostsee zu allen Jahreszeiten freilebend ist. In der Schwentine dagegen sind wesentlich mehr Bakterien an Partikeln angeheftet. Die Situation entspricht dort etwa den Verhältnissen in der Unterelbe, die nach RHEINHEIMER (1981) einen Prozentsatz der Aufwuchsbakterien von der Gesamtbakterienzahl von über 50 aufweist. Es kann aber davon ausgegangen werden, daß viele dieser Partikel schon mit bakteriellem Bewuchs in das Flußwasser gelangt sind. In den Förden kann der Anteil der angehefteten Bakterien besonders bei dem Absterben von Phytoplanktonblüten stark ansteigen. Daneben findet man Bakterien aber auch an membranartigem Detritus, dessen Herkunft nicht mehr zu erkennen ist. Während bewachsene Stadien von den vorherrschenden Diatomeen und Dinoflagellaten sehr selten zu beobachten sind, treten von Bakterien befallene Blaualgenfilamente häufig in Erscheinung. Dieses führt dann zu einem starken Anstieg der bakteriellen Aktivität und Biomasse (s. Kap. 4.1.2.7).

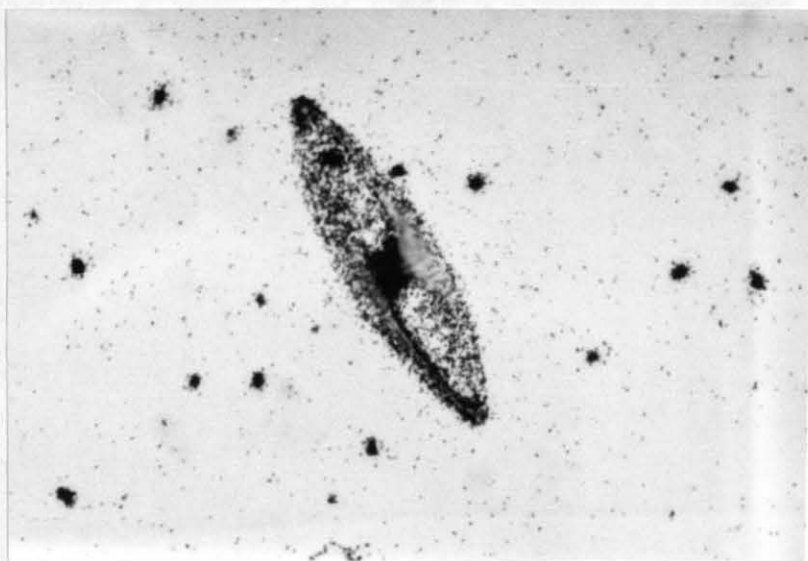
Zum Studium des Bewuchses von Blaualgen mit Bakterien wurden deshalb in schwedischen Fjorden einige ergänzende Untersuchungen gemacht, weil bestimmte Cyanophyceen-Arten dort Massenvorkommen bilden, die es erlauben, die Entwicklung der Blaualgen-Bakterien Interaktion genau zu verfolgen. Einige Ergebnisse dieser Untersuchungen werden zum besseren Verständnis dieses Phänomens auch in der Kieler Förde in diese Arbeit mit aufgenommen. Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß in dieser Untersuchung häufig noch die Bezeichnung Blaualgen an Stelle von Cyanophyceen gebraucht wird, weil dieser Ausdruck in der ökologischen Literatur und im englischen Sprachgebrauch noch überwiegend Verwendung findet.

Für Untersuchungen fand die Rasterelektronenmikroskopie, die Mikroautoradiographie-Methode und die INT-Vitalfärbung Anwendung, die Ergebnisse werden an einigen ausgewählten Bildern dargestellt (s. Abb. 22 - 24). In der autoradiographischen Darstellung sind Detrituspartikel durch eine größere Dichte der Silberkörner im Vergleich zu dem natürlichen "Background" des Röntgenfilms gekennzeichnet. Diese Erscheinung ist auf Adsorption des radioaktiven Materials oder durch kapillar gebundenes Porenwasser innerhalb der Partikel zurückzuführen. Es kommt jedoch nicht zu einer Konzentration der Silberkörner in Form eines "spots". Diese "spots" entstehen bei der Anreicherung des Tracers durch aktive Stoffaufnahme der Mikroorganismen. Die autoradiographische Aufnahme eines mit aktiven Bakterien besiedelten Detrituspartikels ist in Abb. 22 a dargestellt. Auch Phytoplanktonalgen zeigen bei der gewählten Substratkonzentration eine Aufnahme des Tracers, d.h. sie erweisen sich partiell als heterotroph. Autoradiographische Abbildungen von in der Förde vorkommenden Algen sind in den Abbildungen 22 a - f dargestellt. Bei niedrigen Tracerkonzentrationen ($3 - 30 \text{ ug C l}^{-1}$) konnte jedoch nur eine der Adsorption ähnliche Markierung der Organismen festgestellt werden, so daß unter ökologischen Gesichtspunkten die heterotrophe Substrataufnahme bei Phytoplanktonalgen wohl nur in Meeresgebieten mit starker organischer Verschmutzung eine Rolle spielen dürfte. Während bei den meisten

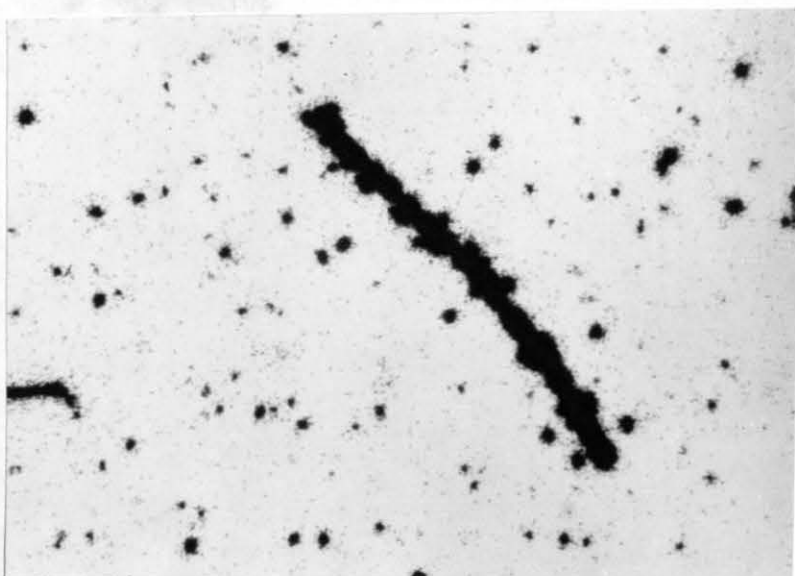
a)



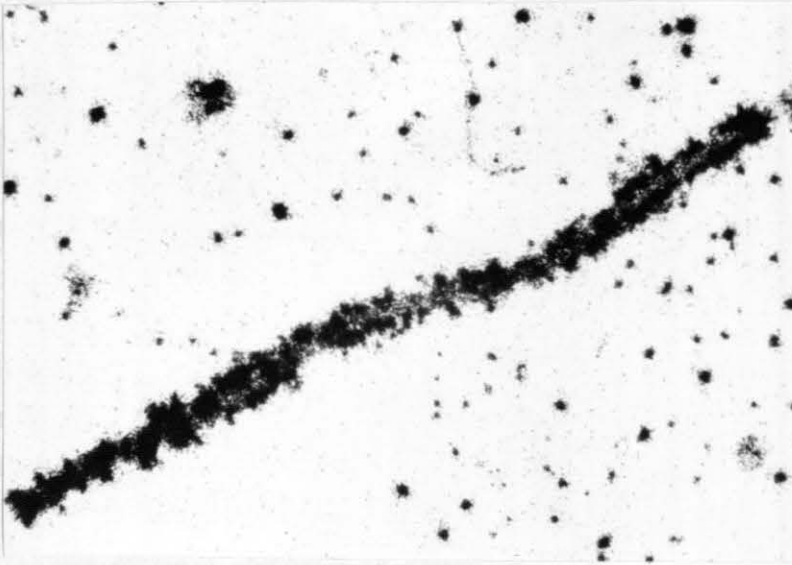
b)



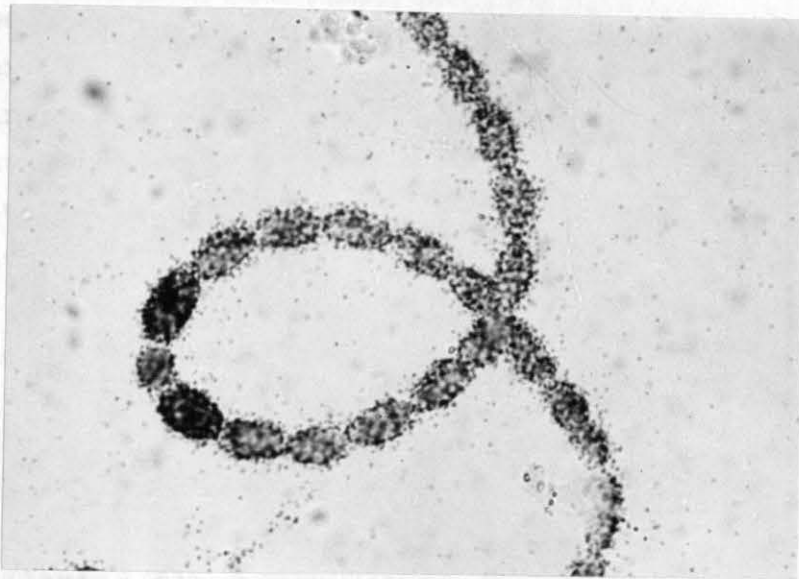
c)



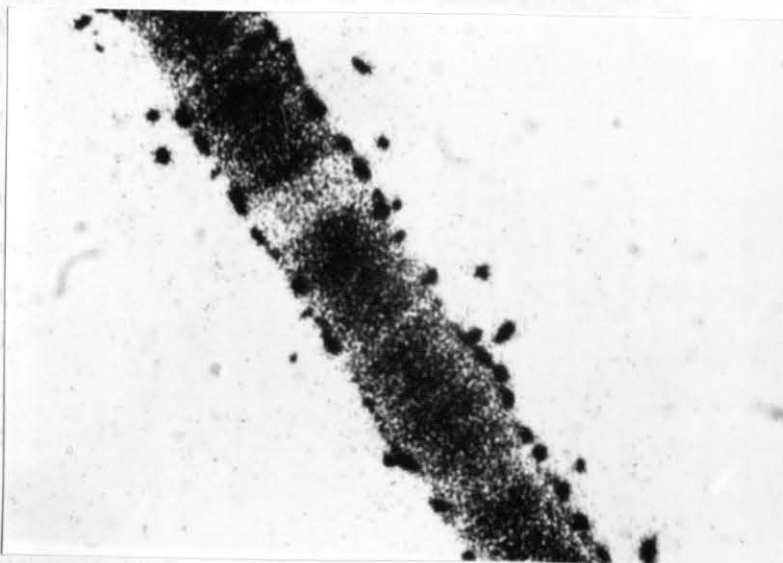
d)



e)



f)



van Bak-
stürlichen
Amino-Säure-
...
ituspartikel
aktive
es Par-
n. Daneben
e vom an-
ins stammen,
hen.

sit 3'-5'-ADM
le Raphe
geschützt
nische Sub-
interessante
kann anhand
Neben der
Vergrö-

er natür-
ertes Blau-
... markierte
Bei den Auf-
Aufwuchs-

ark zer-
ung und zahl-
vierung
Abwarer
Vergröße-

Legenden zu den Abbildungen 22 a - f

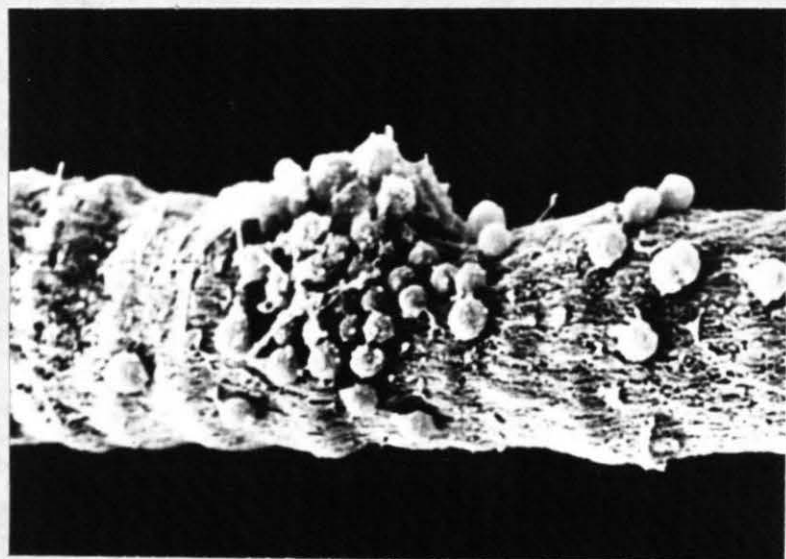
- a) Mikroautoradiographische Aufnahme eines mit aktiven Bakterien bewachsenen Detrituspartikels aus einer natürlichen Wasserprobe der Kieler Förde. Markierung mit ^3H -Amino-Säure-Gemisch (^3H -ASM). Vergrößerung ca. 800 x.
Auf dem durch Adsorption schwach markierten Detrituspartikel sitzen zahlreiche als Silber-"spots" abgebildete aktive Bakterien verschiedener Größe. In der Umgebung des Partikels befinden sich einige freilebende Bakterien. Daneben gleichmäßig verteilt einzelne Silberkörnchen, die vom natürlichen "background" des verwendeten Röntgenfilms stammen, jedoch bei der Auswertung keine Störung verursachen.
- b) Eine pennate Diatomee vom Navicula-Typ, schwach mit ^3H -ASM markiert. Eine starke Markierung weist dagegen die Raphe auf, in deren Bereich Zellsubstanz und Schleim ungeschützt nach außen tritt. Ob die hier angereicherte organische Substanz von der Alge auch genutzt wird, wäre eine interessante Fragestellung für spezielle Untersuchungen, sie kann anhand dieser Autoradiographie nicht beantwortet werden. Neben der Diatomee verschiedene markierte freie Bakterien. Vergrößerung ca. 800 x.
- c) ^3H -ASM markierte Mikroorganismenpopulationen einer natürlichen Brackwasserprobe. Zentral ein stark markiertes Blaualgenfilament mit angehefteten Bakterien, daneben markierte freilebende Bakterien. Vergrößerung ca. 600 x. Bei dem Auftreten von Cyanophyceenblüten ist der Anteil der Aufwuchsbakterien an der Gesamtbakterienzahl stets erhöht.
- d) Mikroautoradiographische Aufnahme eines schon stark zersetzten Blaualgenfilaments mit geringer Markierung und zahlreichen stark markierten Bakterien. Die Identifizierung morphologisch in der Autoradiographie nicht bestimmbarer Organismen erfolgt im Epifluoreszenzmikroskop. Vergrößerung ca. 350 x.

- e) ^3H -Leucin-Autoradiographie eines *Anabaena spec.* Filaments. Vegetative Zellen und Heterozyste schwach markiert, die beiden Zellen neben der Heterozyste sind vergrößert und zeigen eine starke Substrataufnahme, sie können Vorstufen bei der Akineten-Bildung sein oder bei der Ernährung der Heterozyste eine Rolle spielen. Vergrößerung ca. 350 x.
- f) Mit ^3H -ASM markiertes Filament von *Nodularia spumigena* aus einer Phytoplanktonblüte in schwedischen Fjorden. Die vegetativen Zellen sind relativ stark markiert, die Heterozysten dagegen nicht. Die stärkste Akkumulation weisen aber die angehefteten und freilebenden Bakterien auf, die auch in Wasserproben mit starkem Cyanophyceen-Vorkommen den größten Teil des heterotrophen Potentials ausmachen. Vergrößerung ca. 900 x.

a)



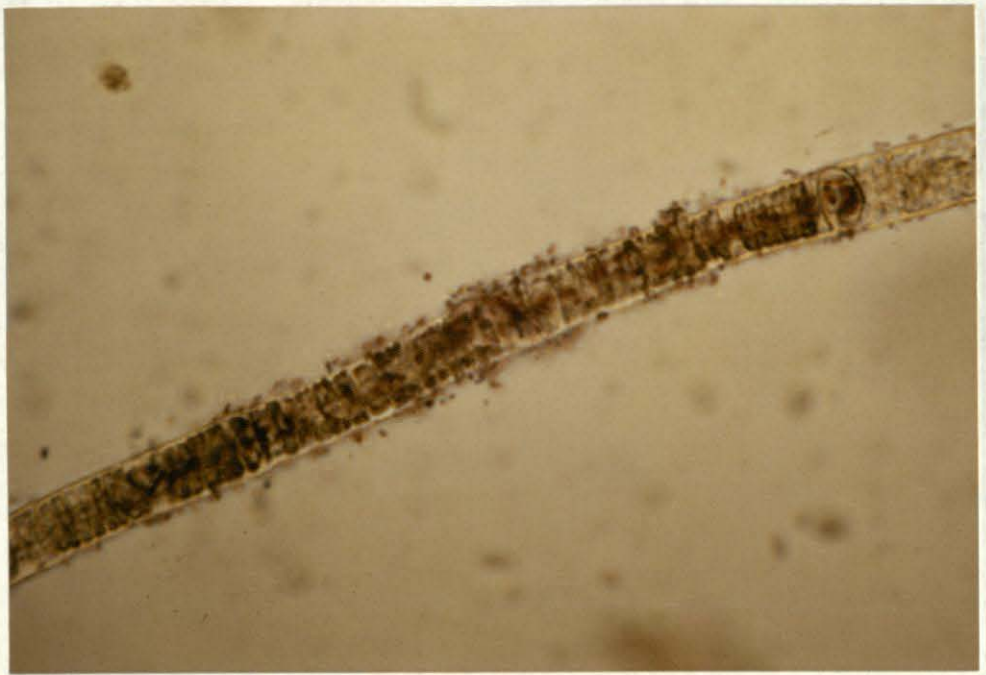
b)



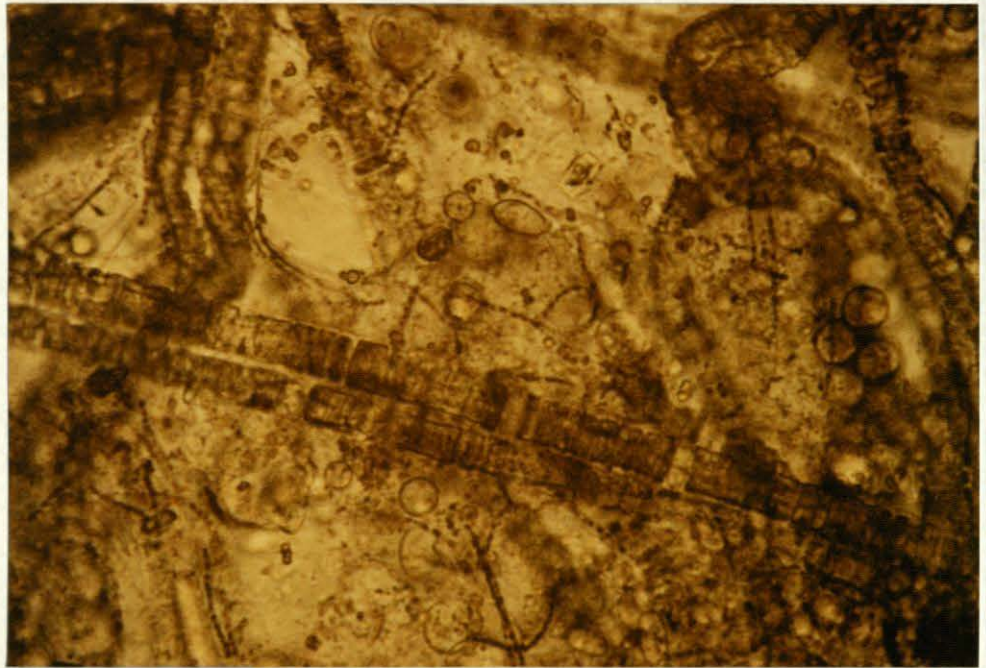
c)



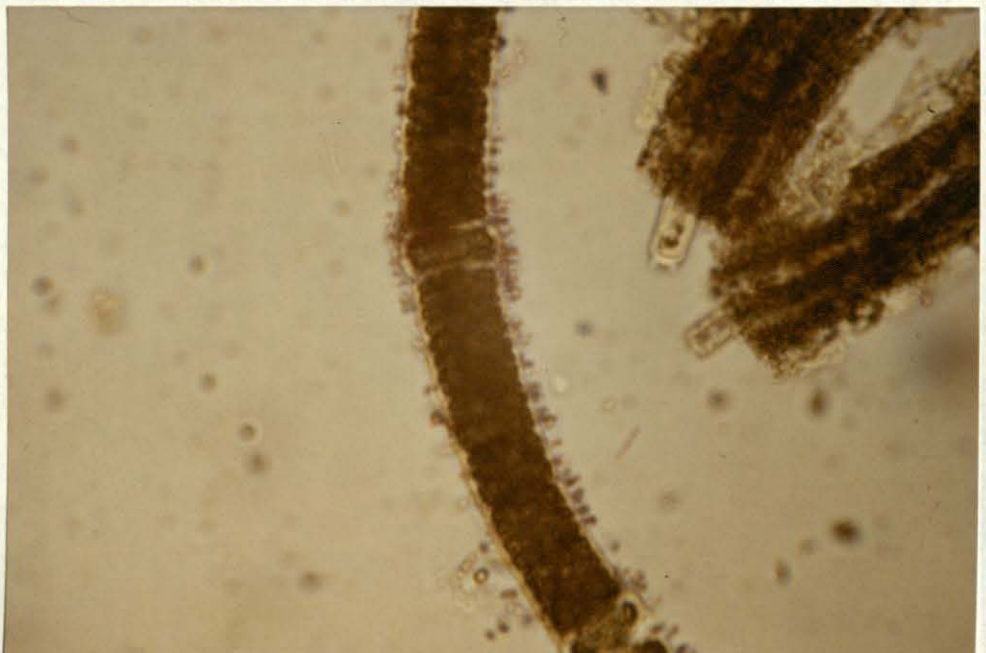
a)



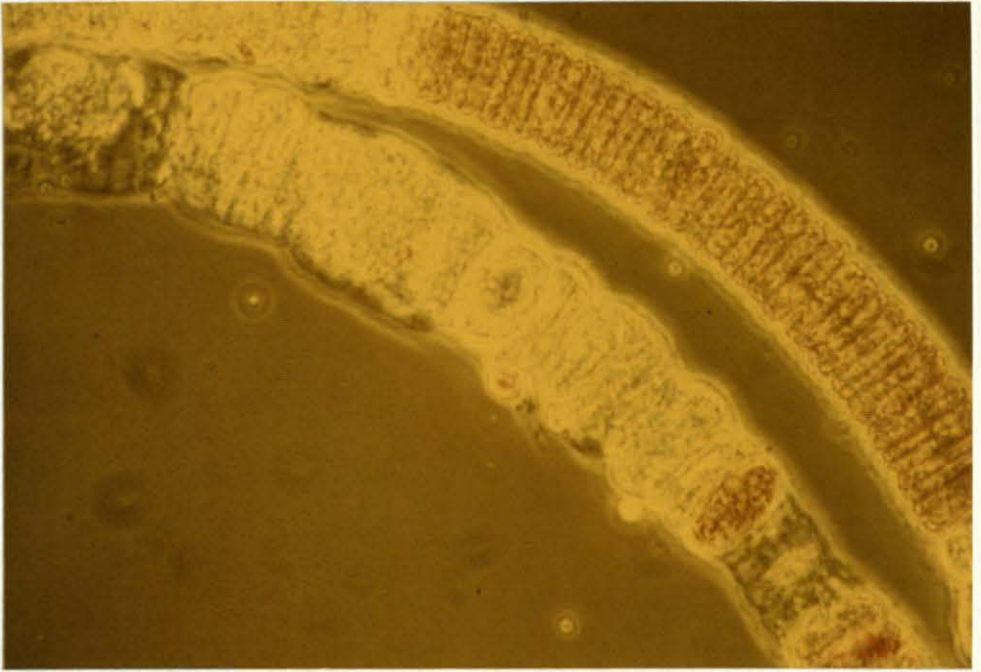
b)



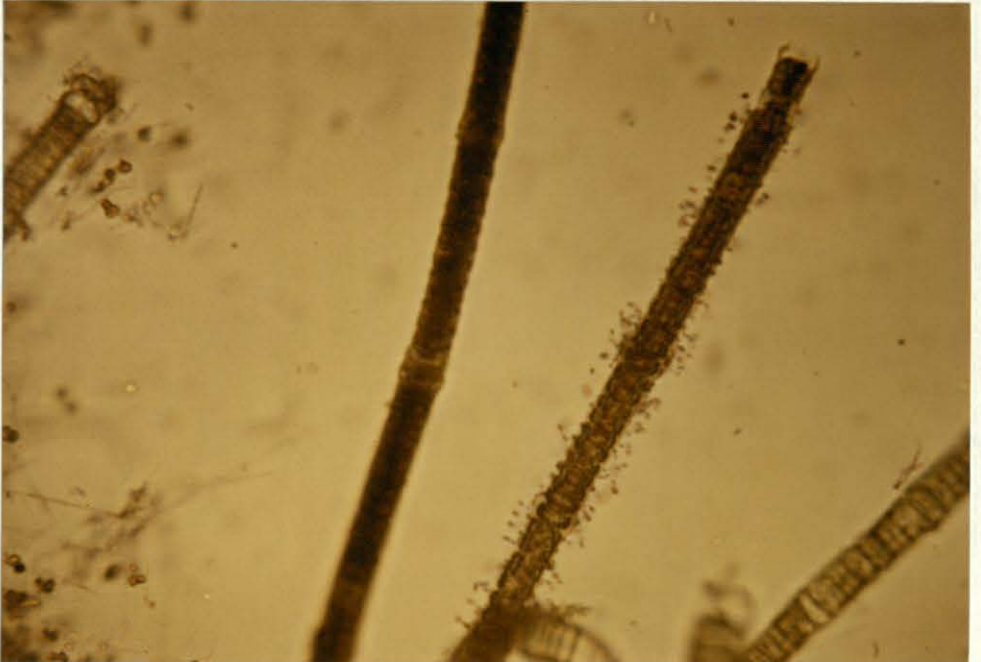
c)



d)



e)



f)

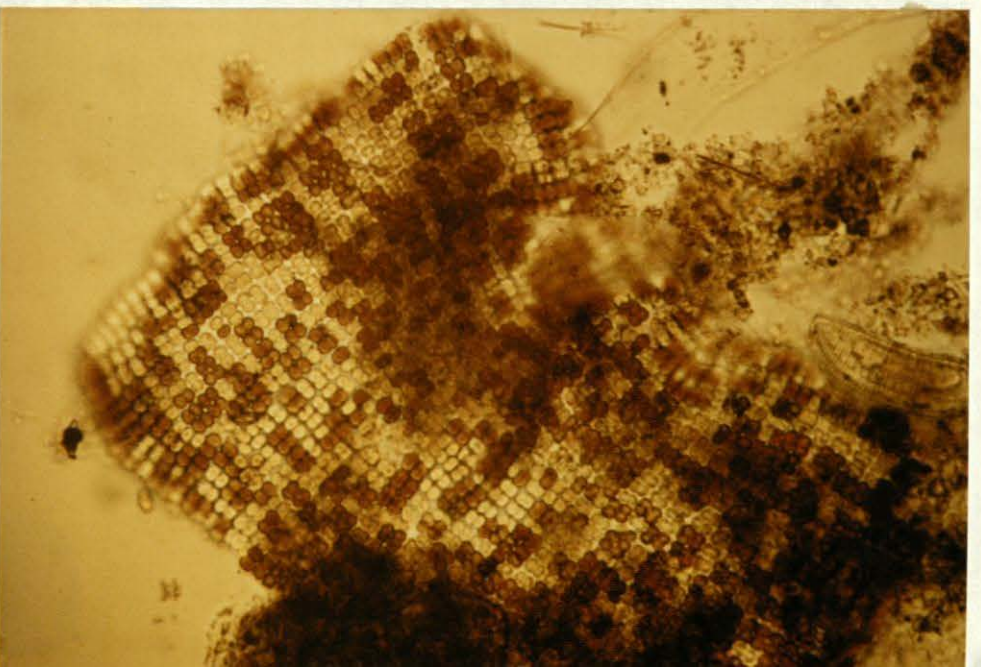
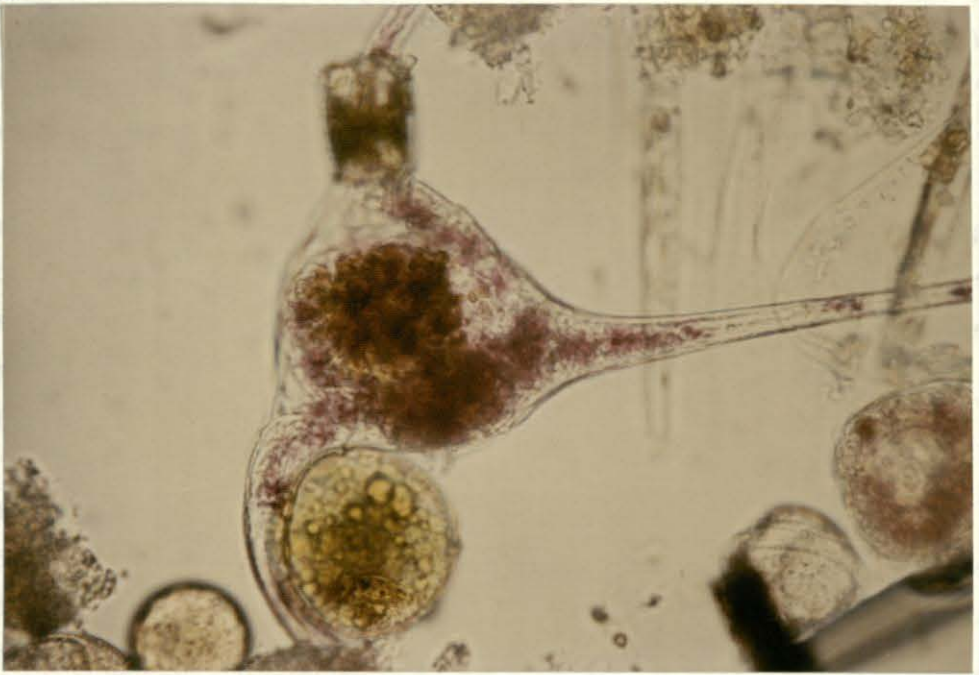
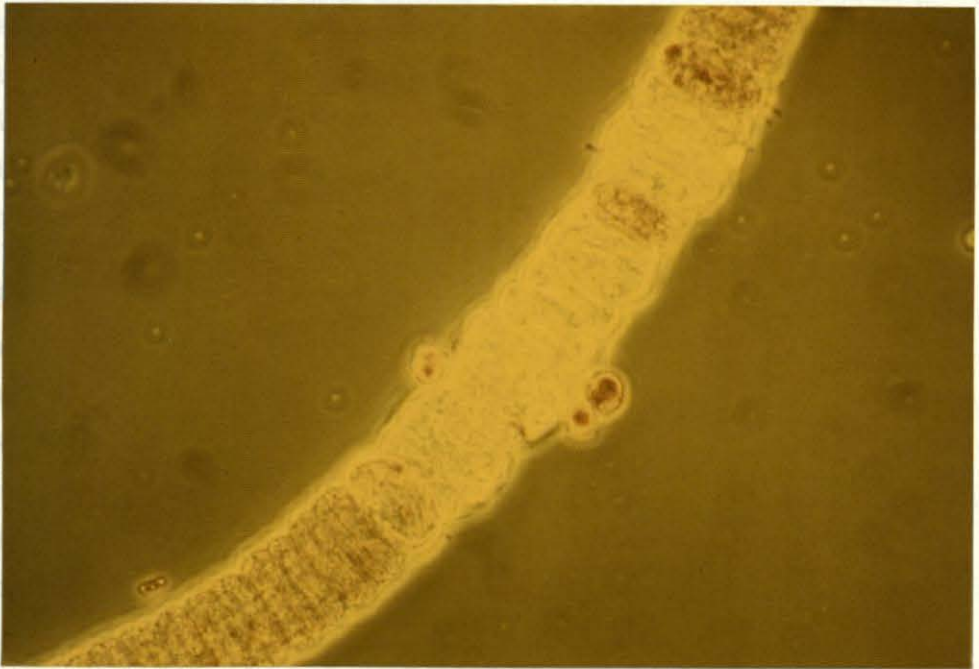


Abbildung 24

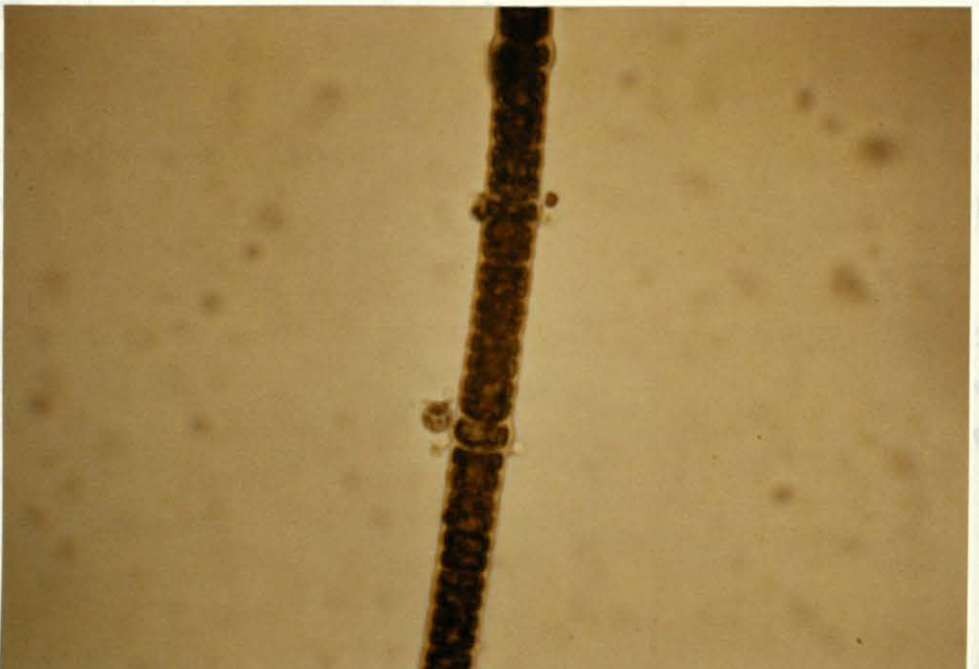
g)



h)



i)



- 23 a) Rasterelektronenmikroskopische (REM) Aufnahme eines Abschnittes aus einem *Nodularia spumigena* Filament mit Bakterienbewuchs. Die länglichen Bakterienzellen treten oftmals erst nach dem Befall mit Kokken auf. Im Bereich der Bakterien ist die oberste Hülle der Cyanophyceen aufgelöst. Dies kann eine Folge der bakteriellen Abbauaktivität sein, andererseits aber auch als Artefakt gedeutet werden, der bei der Präparation entstanden ist. Vergrößerung ca. 1650 x.
- b) REM-Aufnahme eines *Nodularia spumigena* Filaments mit einer Mikrokolonie kokkenförmiger Bakterien, von denen sich einzelne Zellen im Teilungsstadium befinden. Solche vermehrungsaktiven Zellen werden im freien Wasser selten gefunden, sie deuten drauf hin, daß die Bakterien an dem Filament unter günstigen Substratbedingungen leben. Die Oberflächenstruktur des *Nodularia*-Fadens kann durch die Bedingungen der Präparation artifiziell verändert sein. Vergrößerung ca. 1550 x .
- c) REM-Aufnahme von Aphanizomenon-Filamenten, von denen das untere eine mit einer Schleimhülle versehene Heterozyste zeigt, die stark mit verschiedenen Bakterien bewachsen ist. Der Bakterien-Bewuchs der Heterozyste wird von PAERL und KELLAR (1978) als förderlich für den anaeroben Prozeß der Stickstoff-Fixierung angesehen. Vergrößerung ca. 1900 x.
- 24 a) INT-Vitalfärbung eines *Nodularia spumigena* Filaments aus einer natürlichen Wasserprobe. Es sind Zellsegmente mit respiratorischer Aktivität (dunkelbraun) und ohne Atmungsaktivität zu erkennen. Die angehefteten kleinen Kokken sind alle atmungsaktiv (rosa-dunkelbraun gefärbt). Vergrößerung ca. 480 x.
- b) Ausschnitt aus einem *Nodularia*-Agglomerat im Spätstadium. Neben den überwiegend nichtaktiven *Nodularia*-Filamenten und zahlreichen anderen Einschlüssen sind aktive lange Fäden von Bakterien zu erkennen, die dem *Nocardia*-Typ zugerechnet werden können. Vergrößerung ca. 300 x.

- c) INT-Vitalfärbung eines atmungsaktiven *Nodularia-Filamentes* mit angehefteten stäbchenförmigen Bakterien. Im Bereich der unteren Heterozyste ist auch hier (vergl. Abb. 23 c) eine Anhäufung der Bakterien zu beobachten. Vergrößerung ca. 550 x.
- d) INT-Vitalfärbung von zwei *Nodularia spumigena*-Filamenten. Das obere ist atmungsinaktiv und morphologisch deformiert. Einzelne eleptische aktive Zellen innerhalb des Fadens können als Frühstadien von Akineten angesehen werden. Der untere Faden zeigt überwiegend gesunde atmungsaktive Zellen ohne Bakterienbewuchs. Vergrößerung ca. 650 x.
- e) Das *Nodularia*-Filament zur linken Seite ist atmungsaktiv und ohne Bakterienbewuchs. Das Filament zur rechten Seite ist morphologisch ähnlich, jedoch auf Grund der INT-Vitalfärbung, als überwiegend atmungsinaktiv zu bezeichnen. Hier befinden sich zahlreiche aktive gestielte Bakterien. Vergrößerung ca. 230 x.
- f) INT-Vitalfärbung von *Merismopedia spec.* aus einer natürlichen Brackwasserprobe. Bei gleichem morphologischem Aussehen offenbaren hier nur einige Zellen Atmungsaktivität unter den Bedingungen der Färbung. Vergrößerung ca. 300 x.
- g) Atmungsaktive Zelle von *Ceratium spec.* aus Phytoplanktonnetz-Material als Beispiel für die allgemeine Anwendbarkeit der INT-Vitalfärbung auf andere Phytoplankter. Vergrößerung ca. 150 x.
- h) *Nodularia*-Filament mit aktiven und inaktiven Zellsegmenten. Es sind neben einigen wenigen Bakterien drei Organismen zu erkennen, die Ähnlichkeit mit den frühen Stadien von Sporangien niederer Gewässerpilze haben, diese Organismen gehören zu der Primärbesiedlung dieser Cyanophyceen. Vergrößerung ca. 6250 x.
- i) "Gesundes" *Nodularia*-Filament mit einem pilzähnlichen Organismus, der in der Nähe einer Heterozyste liegt. Vergrößerung ca. 2850 x.

der im Untersuchungsgebiet vorkommenden Algen, so lange sie ihre morphologische Struktur beibehalten hatten, kein Bewuchs mit aktiven Bakterien beobachtet wurde, zeigten besonders die fädigen Cyanophyceen häufig einen starken Befall mit aktiven Bakterien (Abb. 22 c, d, f). Die Heterozysten der stickstoff-fixierenden Arten haben bezeichnenderweise keine nachweisbare Aufnahme organischer Substrate, und sie sind auch am Photosyntheseprozess nicht beteiligt (s. Abb. 22 f). Dagegen zeigen aber die Nachbarzellen der Heterozysten von *Anabaena spec.* eine starke Markierung durch das ^3H -markierte Aminosäuregemisch (Abb. 22 e). Es besteht die Möglichkeit, daß diese Zellen durch ihre starken heterotrophen Eigenschaften zur Versorgung der Heterozysten beitragen. Andererseits könnten diese Zellen aber auch organisches Material speichern, bevor sie zu Dauerstadien (Akineten) werden. Die Vergrößerung der Zellen gegenüber den übrigen vegetativen Zellen könnte darauf hindeuten.

Rasterelektronenmikroskopische Abbildungen von Blaualgenfilamenten (*Nodularia spumigena*) aus "gesunden" Vorkommen weisen keine Bakterienbesiedlung auf (Abb. 23 a). "Gesund" bedeutet in diesem Zusammenhang, daß die Fäden noch ausgestreckt und nicht spiralisiert oder zu Agglomeraten verfilzt, vorliegen. Der später auftretende Befall mit Bakterien könnte mit der zunehmenden Schleimproduktion dieser Cyanophyceen-Art zusammenhängen. Die Schleimbildung tritt häufig zuerst im Bereich der Heterozysten auf, dort findet man gelegentlich eine Anhäufung von Bakterien (s. Abb. 23 c). Nach den Befunden von PAERL and KELLAR (1978) sollen diese Bakterien durch ihre Sauerstoffzehrung zur Aufrechterhaltung anaerober Verhältnisse im Bereich der Heterozysten beitragen und so eine Erhöhung der Stickstoff-Fixierung herbeiführen. Weil aber viele Blaualgenfilamente durchgehend mit Bakterien bewachsen waren (Abb. 23 a), kann diese Beobachtung für das vorliegende Untersuchungsmaterial nicht verallgemeinert werden. Der erste Bakterienbewuchs der Cyanophyceen ist durch 2 Bakterientypen charakterisiert. Zunächst treten in relativ gleichbleibenden Abständen gestielte Bakterien und dann in Mikrokolonien angeordnete Kokken auf (s. Abb. 23 b, 24 a, c, e), die eine große Ähnlichkeit mit Infektionsherden haben.

Es war natürlich von Interesse, etwas über den Zusammenhang zwischen dem physiologischen Zustand der Blaualgenfäden und dem Bakterienbewuchs zu erfahren. Es wurde deshalb sowohl die Photosyntheseaktivität als auch die Respiration der Algen im Verlauf einer Blaualgenblüte untersucht. Dabei ergab sich, daß die Zellen "junger" Blaualgenfäden ausnahmslos eine starke Photosynthese und im Dunkeln ein hohes respiratorisches Potential besaßen. Auch in relativ "älteren" Blaualgenansammlungen und den typischen Agglomeraten von *Nodularia spumigena* finden sich einzelne Fäden, die ihre volle Aktivität offenbar noch beibehalten haben. Während die einzeln vorkommenden Fäden keine Bakterienbesiedlung aufweisen, können innerhalb von Agglomeraten auch die aktiven Blaualgenfäden mit Bakterien besiedelt sein. Es wurden an aktiven Zellfäden auch vereinzelt Strukturen beobachtet, die große Ähnlichkeit mit den Sporangien von niederen aquatischen Pilzen (z.B. *Thraustochytrium spec.*) haben. Dann waren aber meist keine Bakterien anwesend. Es ist nicht auszuschließen, daß diese Pilze zur Primärbesiedlung der Blaualgenfäden gehören (s. Abb. 24 h, i). Mit zunehmendem Alter der Zellverbände treten jedoch innerhalb der Fäden Zellbezirke auf, die weder eine Photosyntheseaktivität noch ein respiratorisches Potential zeigen. Diese Erscheinung ist häufig mit einer morphologischen Deformation der Zellen verbunden (Abb. 24 d, i). Mitunter treten inmitten inaktiver Abschnitte auch einzelne aktive Zellen auf. Diese Zellen haben meistens eine abgerundete Form, so daß sie an Akineten im Stadium der Entstehung erinnern. Das Verteilungsmuster der respiratorisch aktiven bzw. inaktiven Zellen innerhalb eines Algenfadens entspricht dem der photosynthetisch aktiven bzw. inaktiven Zellen. Dies kann als indirekter Beweis dafür gewertet werden, daß die INT-Färbemethode, über deren ökologischen Aussagewert bisher wenig bekannt ist, tatsächlich einen Bezug zur Aktivität der Blaualgenzellen hat. Es sei außerdem darauf hingewiesen, daß die Ergebnisse der INT-Färbung ein Überdenken der bisherigen Praxis der Biomassebestimmung des Phytoplanktons nahelegen. Unter Berücksichtigung des aktiven Teils der Phytoplanktonpopulation könnte man eine bessere Korrelation zwischen Phyto-

planktonbestand und den Aktivitätsparametern des Phytoplanktons erhalten. Die gute Anwendbarkeit der Methode auf andere Phytoplankter wird durch die Abbildung 24 f und g belegt.

Ein direkter Bezug zwischen dem physiologischen Zustand der Zellen und dem Bakterienbewuchs konnte nicht immer eindeutig festgestellt werden. Auch unter den inaktiven Zellen gibt es solche, die nicht bewachsen sind. Das Kriterium für den Bewuchs scheint eher die Zusammenballung organischer Substanz zu sein, die ein günstiges Mikrobiotop für die Entwicklung bestimmter Bakterien darstellt. Dies wird besonders deutlich in den flockenartigen, mit bloßem Auge gut wahrnehmbaren, Agglomeraten von fädigen Blaualgen, in die häufig Detrituspartikel und u-Flagellaten eingeschlossen sind. Bei diesen Agglomeraten spielt der direkte Aufwuchs der Bakterien keine Rolle mehr, vielmehr ist die ganze heterogene Struktur von sehr langen Bakterienketten durchwachsen, die stets eine starke respiratorische Aktivität zeigen (s. Abb. 24 b). Es sei noch eine Beobachtung angeführt, die zum Verständnis der beobachteten sehr langen Verweildauer der Blaualgenflocken selbst in relativ inaktivem Zustand beitragen könnte. Die Blaualgenfäden bilden in diesem Stadium häufig eine sehr dicke Zellwand aus, dabei ist zwischen eigentlicher Zellwand und eventuell abgelagerten Schleimschichten lichtmikroskopisch nicht mehr zu unterscheiden - die selbst bei der Beschädigung der Zellfäden als "Exuvie" zurückbleiben, häufig mit ihrem Bakterienbesatz. Es kann also daran gedacht werden, daß der Algenfaden in eine Art Dauerorgan umgewandelt wird, das relativ beständig gegen den bakteriellen Abbau ist.

Das komplexe Mikrobiotop eines Nodularia-Agglomerates besteht also stets aus Zellsegmenten innerhalb der Filamente, die eine Photosyntheseaktivität zeigen und solchen, die weder ein respiratorisches Potential noch Photosynthese aufweisen. Exsudationsmessungen haben eine relativ hohe Abgabe organischer Substanz in gealterten Nodularia-Flocken ergeben (HOPPE 1981), die als Nährstoffgrundlage für die Entstehung und Erhaltung der großen Bakterienbiomasse dient, die ihrerseits am Anfang

einer kurzen Nahrungskette steht, die aus Ciliaten, Flagellaten und Rotatorien gebildet wird.

4.1.2.7 Die heterotrophe Aktivität der Bakterien

Nach der methodischen Darstellung der Tracertechnik (Kap. 3.2.4) werden hier der Analyse der Ergebnisse einige Erläuterungen vorangestellt, die die Nützlichkeit der Anwendung dieser Methodik für die vorliegende Arbeit begründen sollen.

Die Messung der heterotrophen Aktivität - gemeint ist hier die Aufnahme leicht abbaubarer Substrate pro Zeiteinheit - schließt die Aktivität der Bakterien der Phytoplanktonalgen und anderer Organismen sowie die Adsorption an Partikeln ein. Nach den eigenen Untersuchungen und den Messungen von GOCKE (1975 a) ist jedoch in den meisten Fällen ca. 90 % der gemessenen Aktivität auf die Tätigkeit der Bakterien zurückzuführen, die Adsorption ist, wie Blindproben zeigen, meist vernachlässigbar klein. Für die Messung der heterotrophen Aktivität in Gewässern mit relativ niedriger Stoffaufnahme stehen nur wenige Methoden zur Verfügung (Tracermethode, ETS-Methode, O₂-Verbrauchsmessung). In marinen und limnischen Gewässern hat sich die Tracermethode mit ihren verschiedenen Variationen weitgehend durchgesetzt; sie wurde deshalb auch für die vorliegende Untersuchung angewendet. Ein nicht zu unterschätzender Vorteil der Methode liegt darin, daß sie von verschiedenen Autoren unter nahezu standardisierten Bedingungen eingesetzt wurde, so daß zum Vergleich mit den eigenen Meßwerten sehr viele Daten aus anderen Gewässerbiotopen zur Verfügung stehen (VACCARO und JANNASCH 1966, HOBBIE und CRAWFORD 1969, CRAWFORD et al. 1973, SEKI et al. 1975, CAHET und JAUQUES 1976, GOCKE 1977 a, c). Viele Ergebnisse aus der Literatur beruhen jedoch nur auf einmaligen Untersuchungen an einem bestimmten Gewässerbiotop. Hier wird ein ganzer Jahreszyklus der heterotrophen Aktivität vorgestellt, an dem die große Schwankungsbreite dieses Parameters sichtbar wird. Außerdem wird die heterotrophe Aktivität in einem Fließgewässer (Schwentine) mit dem unmittelbar angrenzenden Brackwasser

(Baggerloch) verglichen. Über die Faktoren, die die Aktivität der Bakterien beeinflussen, ist ebenfalls wenig bekannt. Es wurde deshalb stets eine Anzahl anderer Parameter aus den gleichen Wasserproben gemessen, die einen Einfluß auf die Aktivität haben könnten. Über die gefundenen Zusammenhänge wird detailliert in den Analyse-Kapiteln (4.2) und in der Diskussion (Kap. 6) eingegangen.

Um einen Überblick über das umfangreiche Datenmaterial zu gewährleisten, werden die Tabellen der Extrem- und Durchschnittswerte für die verschiedenen Parameter (V_m , T_t , $K_t + S_n$), die mit der Tracermethode an den 3 Stationen gemessen wurden, vorangestellt.

Die Tabelle der Aufnahmegeschwindigkeit (V_m) (12) zeigt nur relativ geringe Abweichungen der Mittelwerte für die innere und äußere Fördestation. Lediglich für das Substrat Acetat geht die Aktivität draußen stark zurück. In der Schwentine dagegen ist die Aufnahmegeschwindigkeit im Vergleich mit den 1 m-Proben des Fördewassers 8,5 (Glu), 31 (Ac), 5,7 (Leu) und 5,1 (ASM) mal größer. Auch hier nimmt das Substrat Acetat eine Sonderstellung ein; im Flußwasser steht also ein wesentlich höheres Abbaupotential für Acetat zur Verfügung als im Brackwasser. Andererseits wird sichtbar, daß Aminosäuren im Brackwasser relativ besser aufgenommen werden als zum Beispiel Hexosen, wenn man die Verhältnisse im Süßwasser als Vergleichsmaßstab wählt. Die Aufnahmegeschwindigkeit für Leucin und ASM steht etwa im Verhältnis 1 : 10. Wenn man bedenkt, daß in dem Aminosäurengemisch (ASM) 15 Aminosäuren enthalten sind, würde dies nur eine geringe Beeinflussung der Aufnahme einer Säure durch die anderen Komponenten bedeuten. Außerdem kann man davon ausgehen, daß die Aufnahmegeschwindigkeiten für die verschiedenen Aminosäuren keine großen Unterschiede aufweisen, wenn Literaturdaten von V_m für andere Aminosäuren (GOCKE 1978) hinzugenommen werden.

Bei der "turnover time" ist die Aussage weniger einheitlich (Tab. 13). Für alle Substrate ist die T_t im Oberflächenwasser in der Außenförde erheblich länger als in der Innenförde. In den tieferen Wasserschichten dagegen ist die T_t außen oft sogar

Tabelle 12: Extrem- und Durchschnittswerte von V_m (Maximale Aufnahmegeschwindigkeit), T_t (turnover time) und $K_t + S_n$ (Transportkonstante + Konzentration des natürlichen Substrates) für die 4 verwendeten Substrate Glu (Glukose), Ac (Acetat), Leu (Leucin) und ASM (Aminosäuregemisch) an den 3 Stationen der Untersuchung. (Bezüglich der Werte für T_t und $K_t + S_n$ s. Tab. 13 und 14)

V_m ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$)		Baggerloch Innenförde			Schwentine	Laboe Außenförde		
		1 m	10 m	22 m	Oberfläche	1 m	10 m	18 m
Glu	Minimum	0,0072	0,0112	0,0110	0,2200	0,0132	0,0140	0,0078
	Maximum	0,5510	0,0800	0,1410	1,9350	0,5450	0,2110	0,0930
	Mittelwert	0,1074	0,378	0,0358	0,9089	0,1134	0,0582	0,0349
Ac	Minimum	0,0110	0,0045	0,0061	0,0390	0,0200	0,0150	0,0140
	Maximum	0,8200	1,5650	2,800	13,6800	0,3630	0,1620	0,1250
	Mittelwert	0,1723	0,2409	0,7294	5,2633	0,1081	0,0549	0,0406
Leu	Minimum	0,0072	0,0056	0,0034	0,0534	0,0049	0,0028	0,0024
	Maximum	0,1410	0,780	0,1160	0,8280	0,1550	0,1000	0,0980
	Mittelwert	0,0500	0,0247	0,0275	0,2857	0,0388	0,0256	0,0219
ASM	Minimum	0,0380	0,0554	0,0402	0,2964	0,0350	0,0350	0,0266
	Maximum	2,3770	0,3460	1,5260	6,7740	1,9260	1,3080	0,4470
	Mittelwert	0,4511	0,1824	0,3495	2,2837	0,4310	0,2672	0,1763

Tabelle 13: (Legende s. Tab. 12)

T _t (Std.)		Baggerloch (Innenförde)			Schwentine		Laboe (Außenförde)	
		1 m	10 m	22 m	Oberfläche	1 m	10 m	18 m
Glu	Minimum	10,8	12,6	15,2	9,8	10,4	10,6	10,7
	Maximum	68,9	173,1	62,2	137,7	154,2	68,9	125,6
	Mittelwert	24,8	42,5	42,5	27,7	43,1	32,9	42,7
Ac	Minimum	32,9	74,6	17,4	10,0	35,6	109,0	209,9
	Maximum	630,6	3244,5	1385,5	370,2	1431,4	892,3	5864,1
	Mittelwert	141,8	445,6	289,9	71,4	324,8	389,7	1024,0
Leu	Minimum	3,0	7,9	5,3	3,2	5,6	6,0	7,0
	Maximum	166,3	160,9	376,9	123,9	389,9	108,3	190,1
	Mittelwert	37,1	45,2	85,6	26,6	63,5	44,8	75,2
ASM	Minimum	6,6	9,8	13,3	7,1	3,9	5,6	9,2
	Maximum	147,2	151,7	206,6	79,4	256,0	195,6	273,1
	Mittelwert	37,3	51,8	62,5	25,2	61,6	47,1	90,2

Tabelle 14: (Legende s. Tab. 12)

$K_t + S_n$ (ug C l ⁻¹)		Baggerloch (Innenförde)			Schwentine	Laboe (Außenförde)		
		1 m	10 m	22 m	Oberfläche	1 m	10 m	18 m
Glu	Minimum	0,29	0,29	0,21	5,03	0,70	0,28	0,17
	Maximum	6,75	2,64	5,00	39,72	5,69	2,60	1,42
	Mittelwert	1,65	1,06	1,37	18,18	2,22	1,10	0,84
Ac	Minimum	3,26	2,69	0,91	5,50	5,30	6,40	6,90
	Maximum	39,96	250,99	356,70	414,17	42,99	41,13	99,90
	Mittelwert	11,61	34,67	55,84	288,38	13,62	18,56	30,54
Leu	Minimum	0,20	0,20	0,18	2,00	0,18	0,15	0,23
	Maximum	1,28	4,16	9,44	6,62	1,91	1,10	1,98
	Mittelwert	0,63	0,78	1,51	3,31	0,59	0,48	0,67
ASM	Minimum	0,80	2,90	2,07	2,68	1,89	2,28	2,97
	Maximum	15,69	15,57	43,75	75,12	11,86	8,27	36,50
	Mittelwert	5,51	6,47	16,60	32,70	6,58	4,76	8,19

etwas kürzer. Eine Ausnahme bildet wieder Acetat, das in der Tiefenprobe (Laboe) eine sehr lange T_t aufweist. Im Süßwasser (Schwentine) ist die T_t stets ähnlich oder kürzer als im Brackwasser der Förde. Insbesondere Acetat wird viel schneller umgesetzt. Diese Feststellung steht im Einklang mit der relativ hohen V_m für Acetat in der Schwentine. Die T_t für das Aminosäurengemisch (ASM) unterscheidet sich nur unwesentlich von der T_t für die einzelne Aminosäure Leucin. Das bedeutet, daß der gesamte Aminosäurenpool für die Bakterien offenbar ein ähnlich gutes Substrat darstellt wie Leucin. Die jahreszeitlichen Unterschiede sind u.a. von der Temperatur und den Nährstoffverhältnissen abhängig, sie werden im anschließenden Kapitel über den Jahresgang der heterotrophen Aktivität diskutiert. Auffällig ist, daß die Extremwerte für Glukose näher beieinander liegen als für die übrigen Substrate, insbesondere die Aminosäuren. Als Grund für diese Feststellung könnten die unterschiedlichen Konzentrationen dieser Verbindung im Seewasser angesehen werden. Nach einer unveröffentlichten Mitteilung von DAWSON, BÖLTER und PALMGREN (1979) schwankt die Glukosekonzentration im Jahresgang in der Kieler Förde etwa um den Faktor 5, während die Aminosäuren um den Faktor 8 variieren. Natürlich könnte auch die kontinuierliche Nachlieferung der Substrate eine Rolle spielen und für Glukose gleichmäßiger als für die Aminosäuren sein.

Der Faktor $K_t + S_n$ (Tab. 14) stellt bei relativ gleicher Transportkonstante K_t ein ungefähres Maß für die natürliche Konzentration des Substrates in einer Wasserprobe dar. Die gefundenen Werte für $K_t + S_n$ zeigen nur geringe Unterschiede zwischen der Innenförde und der zum offenen Meer orientierten Station Laboe. In der Schwentine dagegen sind die Konzentrationen 11 (Glu), 25 (Ac), 5 (Leu) und 6 (ASM) mal höher als im Brackwasser der Kieler Förde. Die untersuchten Substrate zeigen also ein recht unterschiedliches Verteilungsmuster in den beiden Biotopen. Die relativ hohen Werte für Glukose und Acetat in der Schwentine mögen für eine starke Nachlieferung dieser Substrate und damit für die beobachtete hohe Aufnahmegeschwindigkeit (V_m) sprechen, während die Werte für die Aminosäuren dagegen im Brackwasser

der Förde relativ hoch liegen und damit zur Erklärung der hohen V_m -Werte für diese Substrate beitragen mögen. Im Vergleich mit der Literatur sind die gefundenen Werte für $K_t + S_n$ als sehr niedrig zu bezeichnen, während die V_m -Werte zu den höchsten gehören. Dies führt zu sehr hohen Umsatzraten (T_t), die für das untersuchte Meeresgebiet charakteristisch sind.

Der jahreszeitliche Verlauf der heterotrophen Aktivität an den 3 Stationen ist in den Abbildungen 25, 26, 27 dargestellt. Die wichtigsten Feststellungen, die man bei dem Vergleich dieser Kurven treffen kann, sind:

- a) Der Jahreszeitliche Verlauf der heterotrophen Aktivität ist in der inneren und äußeren Förde sehr ähnlich.
- b) Im Süßwasser (Schwentine) ist der Verlauf der heterotrophen Aktivität wesentlich anders als im benachbarten Brackwasser.
- c) Während im Brackwasser die Kurven für die vier getesteten Substrate sehr gut miteinander korrelieren, haben sie im Süßwasser alle einen individuellen Verlauf.

4.1.2.7.1 Aufnahmegeschwindigkeit (V_m)

In der Kieler Förde ist die Aufnahmegeschwindigkeit zur Zeit der ersten Phytoplanktonfrühjahrsblüte etwas erhöht, das gleiche gilt für die Herbstblüte. Herausragend ist jedoch ein Maximum zur Zeit der sommerlichen Phytoplanktonblüte, die vorwiegend aus *Skeletonema costatum* und verschiedenen fädigen Blaualgen bestand. Die mikroskopischen Beobachtungen zeigten, daß sich die Algenblüte auf ihrem Höhepunkt befand, obwohl ein großer Teil der Zellen aber schon einen schlechten physiologischen Zustand aufwies. Insbesondere die Blaualgen hatten reichlich Lipopolysaccharidschleim gebildet, der stark mit großen Bakterien bewachsen war. Es ist nicht auszuschließen, daß während der Frühjahrsblüte eine ähnlich starke bakterielle Aktivität bestand, infolge der großen zeitlichen Abstände zwischen den Ausfahrten konnte jedoch eine entsprechende Koinzidenz zwischen

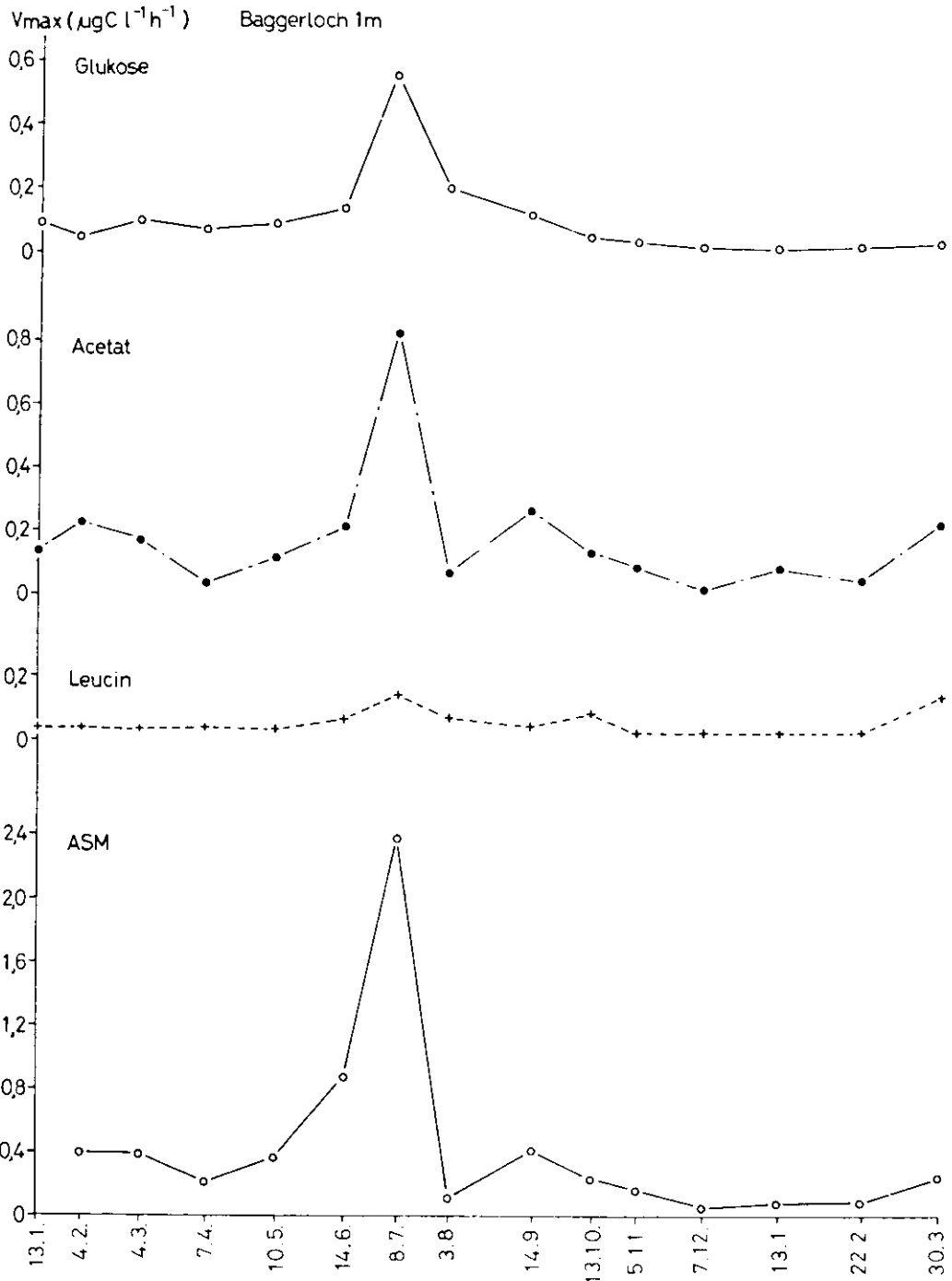


Abb. 25: Die heterotrophe Potenz (V_m) für vier Substrate (ASM = Aminosäurengemisch) in der Kieler Innenförde, Station Baggerloch 1 m, im Jahresgang.

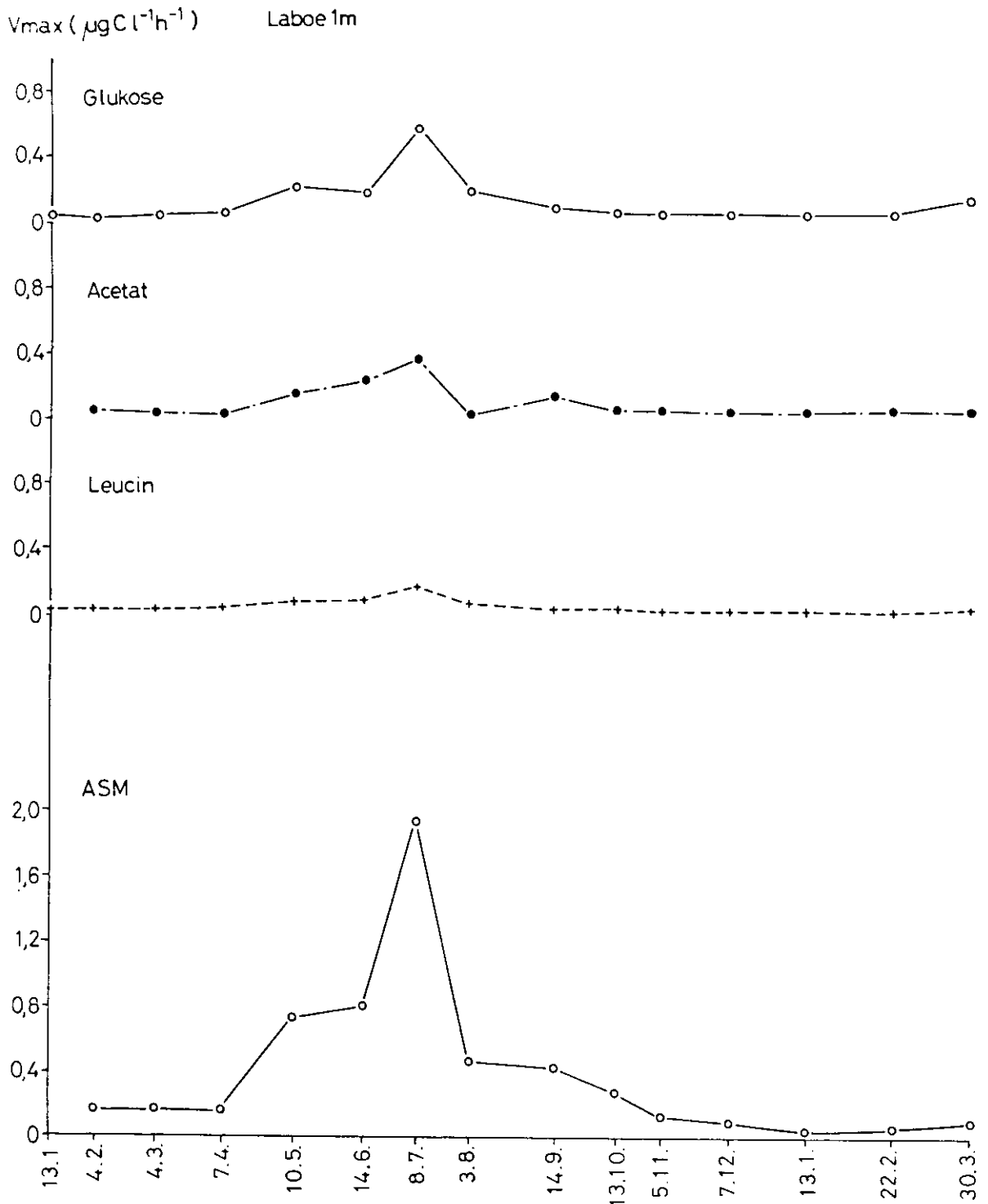


Abb. 26: Die heterotrophe Potenz (V_m) für vier Substrate in der Kieler Außenförde, Station Laboe 1 m, im Jahresgang.

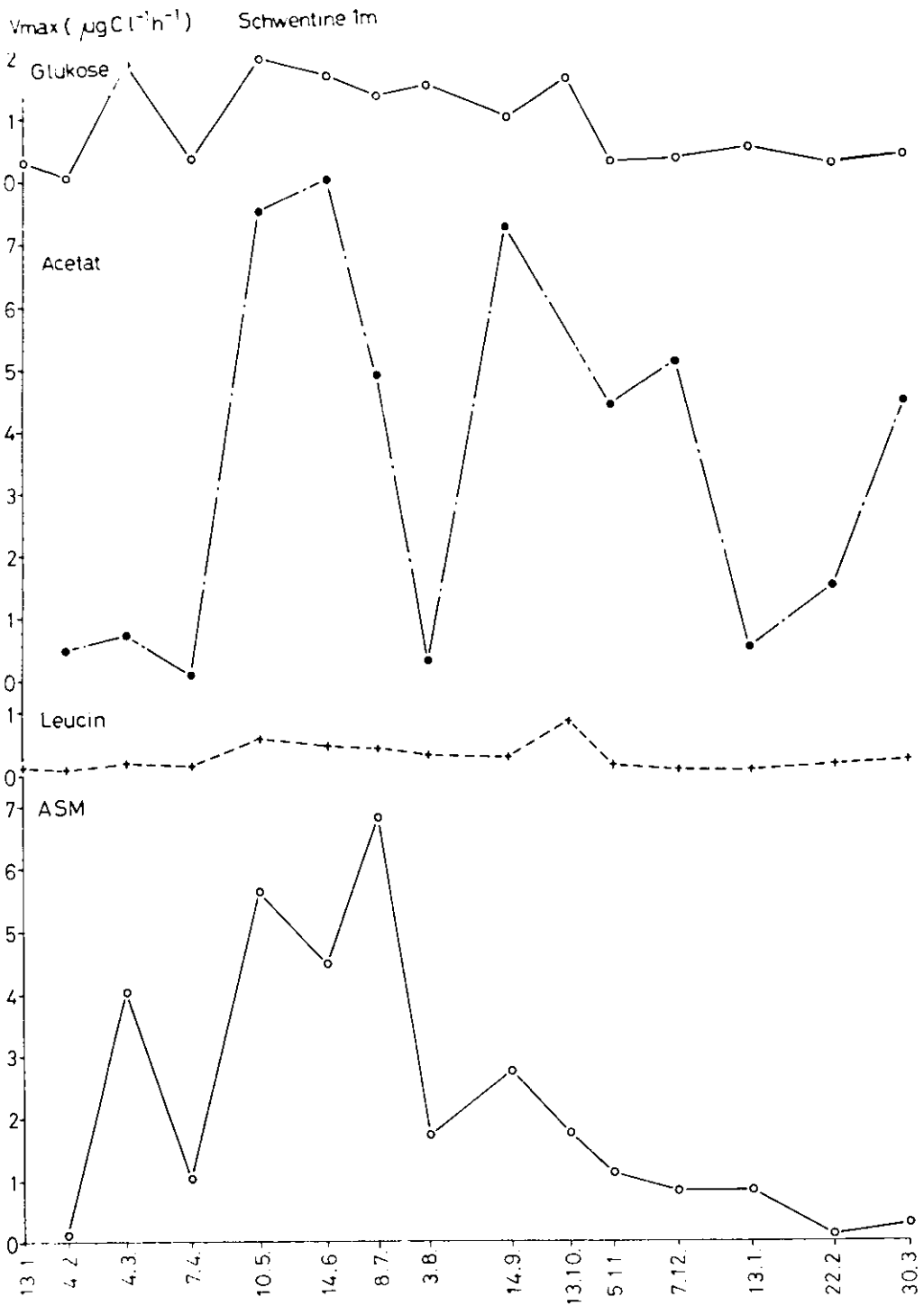


Abb. 27: Die heterotrophe Potenz (V_m) für vier Substrate in der Schwentine, im Jahresgang.

Algenblüte und bakterieller Aktivität zu dieser Zeit nicht nachgewiesen werden. Auf jeden Fall muß der besondere Effekt der Blaualgen auf die heterotrophe Aktivität hervorgehoben werden. Die Besiedlung der Blaualgen mit bestimmten Bakterien soll nach den Untersuchungen von PAERL und KELLAR (1978) zur Sauerstoffverarmung im Bereich der Heterozysten führen und damit die Stickstoff-Fixierung begünstigen, während das bakterielle Wachstum durch stickstoffhaltige Exkretionsprodukte gefördert wird. Außerdem scheinen die Bakterien den Lipopolysaccharid-schleim abzubauen, wie aus rasterelektronenmikroskopischen Beobachtungen geschlossen werden kann. Die Auswirkungen des "Blaualgen-Bakterienmetabolismus" wurden während einer Expedition in das schwedische Schärenggebiet näher untersucht; die Ergebnisse werden in einer gesonderten Veröffentlichung (HOPPE und HORSTMANN in Vorbereitung) niedergelegt. Die große Ähnlichkeit der Kurvenverläufe spricht dafür, daß es für die Aufnahme der geprüften leicht abbaubaren Verbindungen eine dominierende Bakterienpopulation gibt, die in der Lage ist, jedes dieser Substrate zu verwerten. Ob dies aufgrund konstitutiver oder induktiv gebildeter Enzyme geschieht, ist nicht zu entscheiden aber auch unerheblich für die ökologische Fragestellung dieser Arbeit. Weil in marinen Gewässern die kontinuierliche Nährstoffversorgung im Gegensatz zu vielen Binnengewässern als relativ gering angesehen werden kann, wird als Hypothese angenommen, daß die dominierende Bakterienpopulation dieser Gebiete ein breites Enzymspektrum zur Aufnahme verschiedener Substrate besitzt oder fakultativ bilden kann, um unter den ungünstigen Bedingungen im Meerwasser wachsen zu können.

Die komplex zusammengesetzte Bakterienpopulation in der nährstoffreicheren Schwentine weist dagegen eine größere Diversität auf. Die Kurven für die Aufnahmegeschwindigkeit verschiedener Substrate ähneln sich daher nicht oder nur in geringem Maße (s. Abb. 27). Insgesamt ist die Substrataufnahme auch größeren Schwankungen unterworfen als im Brackwasser, das gilt besonders für Acetat. Die Schwentine wird durch viele Verunreinigungsquellen unterschiedlicher Qualität und Intensität

direkt beeinflußt; dies betrifft sowohl den Eintrag organischer Substanz als auch die Kontamination mit Bakterien. Eine Selektion der eingetragenen Bakterien, wie sie im Brackwasser durch die Salinität gegeben ist, ist im Süßwasser nicht bekannt. Die unterschiedlichen Bakterienpopulationen können also, soweit entsprechendes Substrat vorhanden ist, nebeneinander überleben. Weil die kontinuierliche Nährstoffzufuhr relativ hoch ist, können sich einzelne Bakteriengruppen auf bestimmte Substrate spezialisieren. Diese für jeweils ein Substrat dominierenden Bakteriengruppen bestimmen dann auch im Jahresgang der heterotrophen Aktivität den jeweiligen individuellen Kurvenverlauf. Natürlich gibt es auch im Süßwasser wahrscheinlich viele Bakterien, die die Möglichkeit zur Aufnahme mehrerer leicht abbaubarer Substrate haben, was zu einer gewissen Angleichung der jahreszeitlichen Aufnahmekurven führt. Diese Darstellung ist als Hypothese anzusehen, die eine vereinfachte ökologische Erklärung für die nachgewiesenen Verhältnisse in den untersuchten Gewässern abzugeben versucht.

4.1.2.7.2 "Turnover time" (T_t) -----

Die "turnover time" der Substrate ist von der Aufnahmegeschwindigkeit und der Menge des vorhandenen Substrates abhängig. Sie kann als Vergleichsmaßstab für verschiedene Gewässer angesehen werden und liefert verlässliche Werte für die Verweildauer der Substrate in natürlichen Gewässern, die in enger Beziehung zur sogenannten "Selbstreinigungskraft" des Wassers stehen bzw. als relatives Maß für dieses zu betrachten sind. Die " T_t " ist in den Abbildungen 28 und 29 dargestellt.

Es muß herausgestellt werden, daß die " T_t " in der Schwentine trotz größerer Belastung in der Regel für die geprüften Substrate etwas kürzer ist als im Brackwasser. Auch die Schwankungsbreite der " T_t " ist etwas geringer. Die Bakterienpopulation des Flußwassers ist also vergleichsweise gut an die Nährstoffbelastung adaptiert; eine Verzögerung des Abbaus eventuell durch

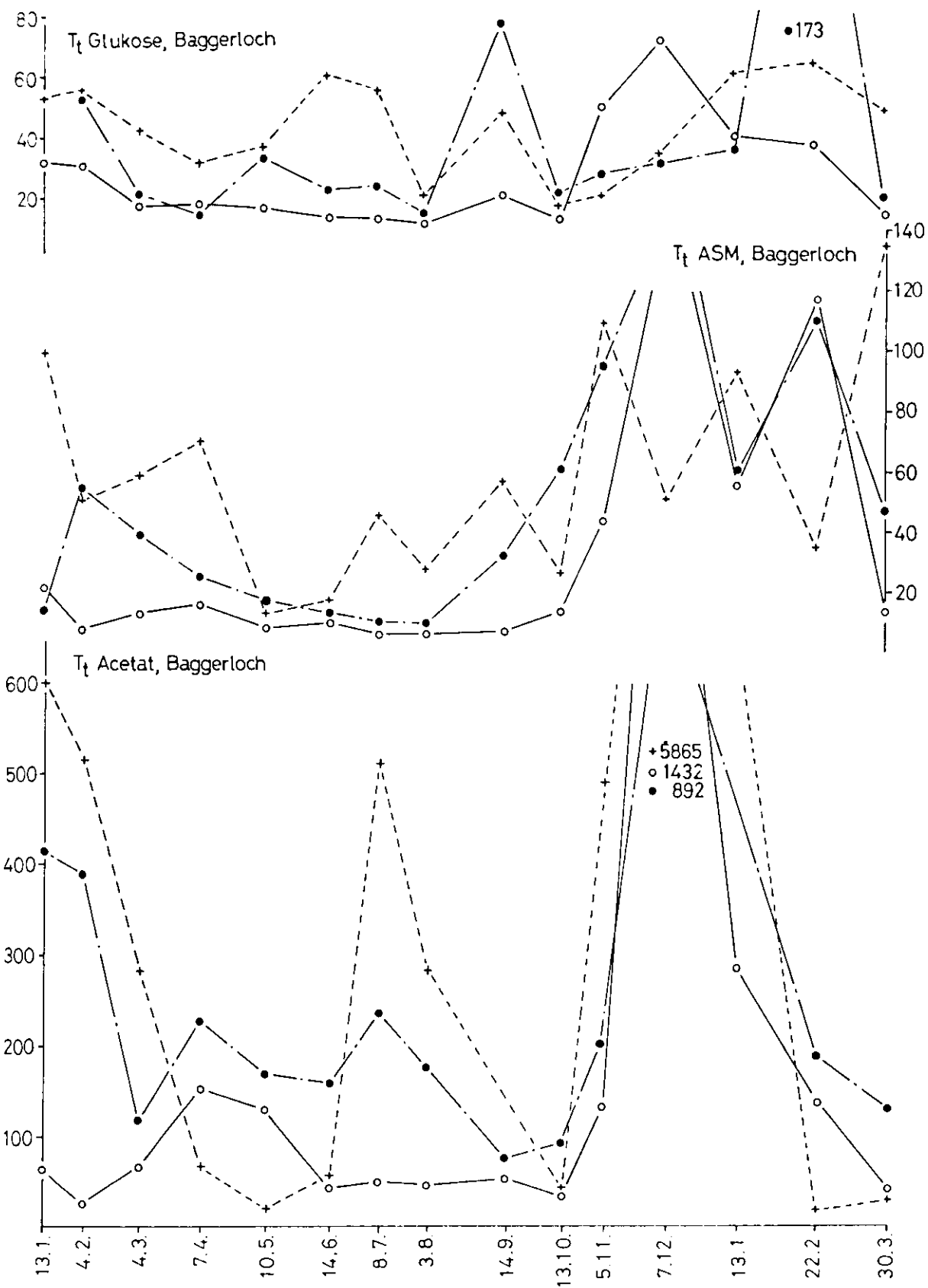


Abb. 28: "Turnover time", (T_t) in Stunden in der Innenförde für 3 verschiedene Substrate im Jahresgang. Wasserproben aus 1 m (o—o), 10 m (•— . —•) und 22 m (+ --- +) Wassertiefe. (ASM = Aminosäurengemisch)

Schwentine

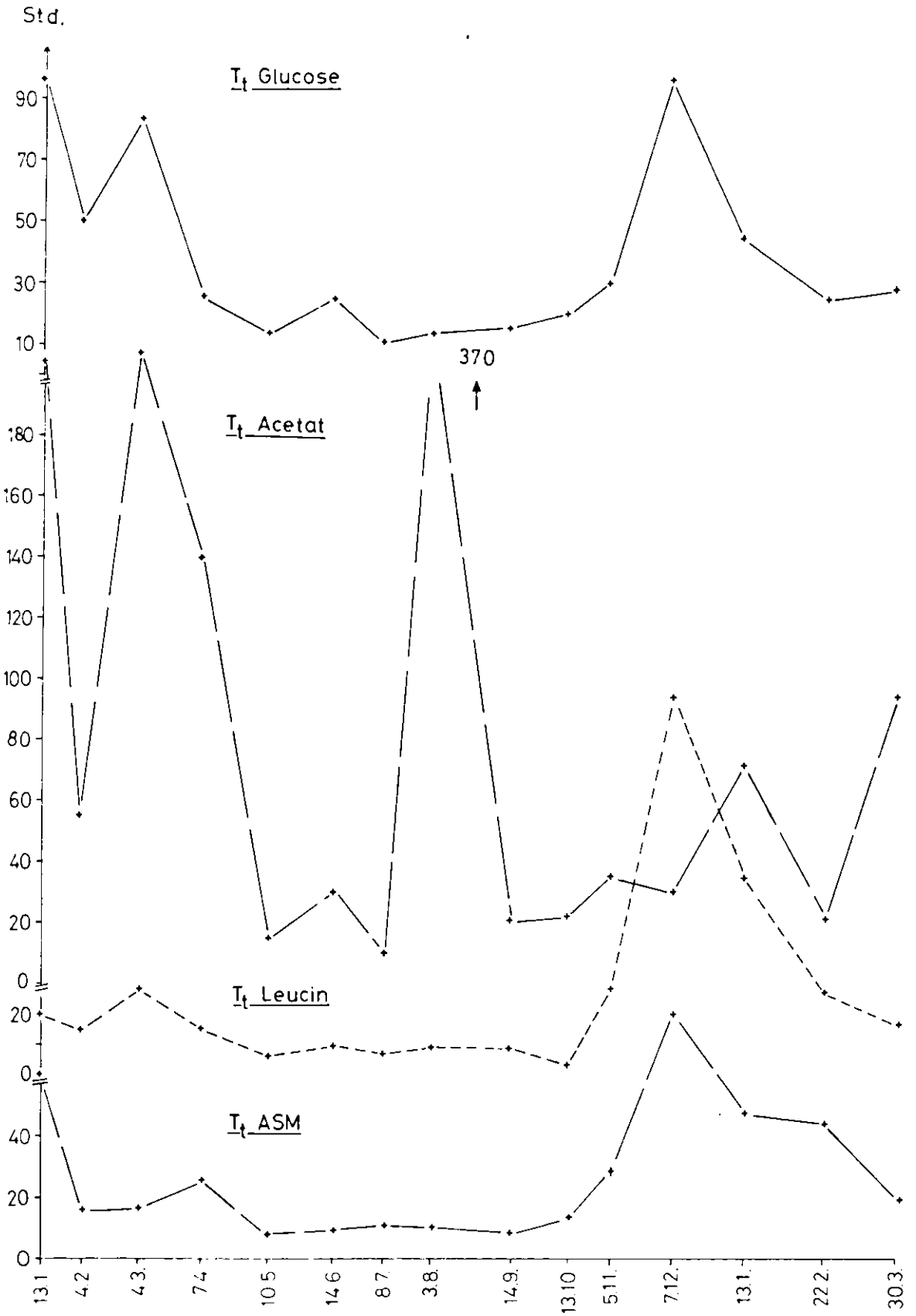


Abb. 29: "Turnover time", (T_t) in Stunden für vier verschiedene Substrate in der Schwentine.

Schadstoffe findet nicht statt. Ein Eintrag toxischer Stoffe in größerem Maße ist bei der Schwentine allerdings auch nicht zu erwarten. Im jahreszeitlichen Verlauf werden die langen " T_t " vor allem im Winter registriert, während sie im Sommer am kürzesten sind. Ein reziproker Verlauf zur Wassertemperatur ist nicht zu übersehen. Diese Tendenz kann durch die Anhäufung des Substrates infolge verzögerten Abbaus bei relativ gleichbleibender Nachlieferung verstärkt werden. Gelegentlich auftretende lange " T_t " während des Sommers (besonders im Juli) können auf die schlagartige Freisetzung organischer Verbindungen z.B. beim "Zusammenbruch" einer Planktonblüte zurückgeführt werden. Es zeigt sich, daß die bestehende Bakterienpopulation dann erst mit einem Zeitverzug diese Substrate eliminiert, obgleich die Temperaturbedingungen sehr günstig sind.

4.1.2.7.3 Parameter " $K_t + S_n$ "

Die Werte für den Parameter " $K_t + S_n$ " werden am Beispiel des Aminosäurengemisches (ASM) in Abb. 30 dargestellt und erläutert. Gegenüber den Brackwasserstationen liegen die Werte für $K_t + S_n$ in der Schwentine im Durchschnitt 6 mal höher. In den Brackwasserstationen der Kieler Förde ist der Verlauf der Kurven ausgeglichener (mit einer Ausnahme der Sediment-beeinflußten Tiefenproben) als in der Schwentine, das kann zu dem Schluß führen, daß die Nährstoffversorgung dort geringer aber gleichmäßiger ist. Während des Herbstes und der Wintermonate sowie in einigen Proben des Sommers kann eine leichte Erhöhung der $K_t + S_n$ -Werte in der Förde (in der 1 m-Probe) festgestellt werden. Diese Messungen sprechen für die Annahme eines verzögerten Abbaus der organischen Substanz während der kalten Jahreszeit.

4.1.2.8 Vertikalprofil der heterotrophen Aktivität

Im Vertikalprofil nimmt die Aufnahmegeschwindigkeit der Bakterien (V_m) in der Regel in den Tiefenwasserproben ab (s. Tab. 12).

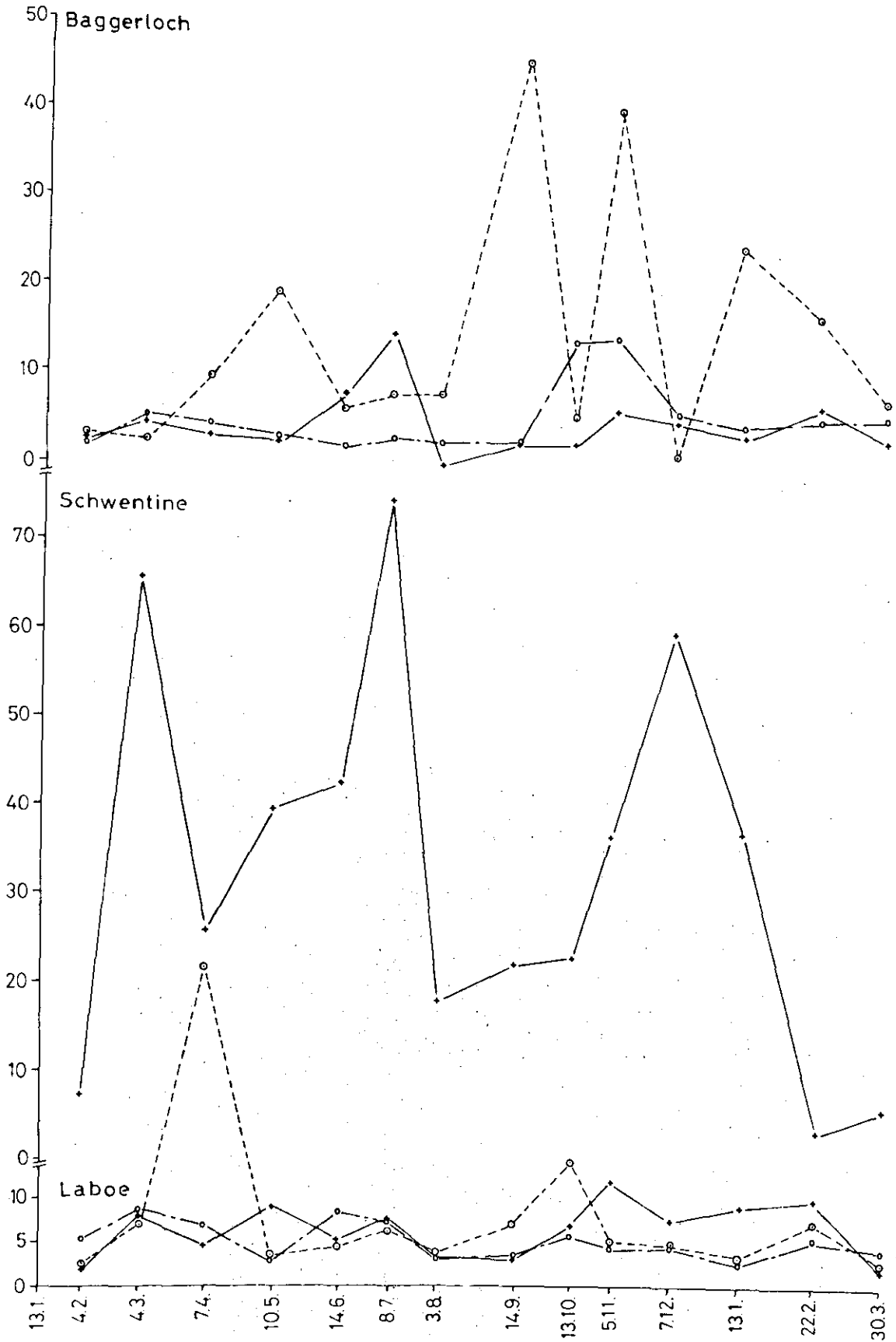
$K_t + S_n (\mu\text{g Cl}^{-1})$ ASM

Abb. 30: Werte für " $K_t + S_n$ " (Substrat ASM = Aminosäurengemisch) an den drei Stationen der Untersuchung. Wassertiefe 1 m (+—+), 10 m (o—o) und 2m über dem Grund (o----o).

Ausnahmen treten gelegentlich bei Sediment-beeinflußten Tiefenproben auf. Dementsprechend nehmen die T_t mit der Tiefe zu. Für den Parameter $K_t + S_n$ ist eine eindeutige Tendenz nicht zu erkennen. Nach ökologischen Kriterien kann im Oberflächenwasser entrophierter Meeresgebiete die größere bakterielle Aktivität erwartet werden, weil in der oberen Schicht der eutrophierten Zone die Masse der organischen Substanz photosynthetisch produziert und teilweise durch Exkretion in gelöster Form freigesetzt wird. Einflüsse vom Land wirken sich besonders in der Deckschicht aus, da diese häufig oberhalb der Halocline konzentriert bleiben. Ein Vergleich der Durchschnittswerte der Parameter in der inneren und äußeren Förde (Tab. 12 - 14) zeigt, daß diese infolge starker Durchmischung der Wassersäule in der Außenförde häufig näher beieinander liegen als in der stärker geschichteten Innenförde. In den Tiefenproben des Baggerloches (22 m) kommt es gelegentlich zu unerwarteten Ergebnissen. Diese sind eine Folge der Aufwirbelung von Schlicksediment; zu bestimmten Zeiten ist sie jedoch auf die anaeroben Verhältnisse bzw. H_2S -Bildung in der Senke zurückzuführen. Zu diesen Zeiten steigen die Werte für " $K_t + S_n$ " sowie die " T_t " stark an, während die " V_m " relativ niedrig bleibt. Ein vollständiger Zusammenbruch der heterotrophen Aktivität unter anaeroben Bedingungen (die Wasserproben wurden unter Stickstoffatmosphäre inkubiert) ist also nicht zu beobachten. Erhöhte Werte für " $K_t + S_n$ " und " V_m " können in den Tiefenproben auch dadurch entstehen, daß eine Planktonblüte, nachdem ein Wachstumsfaktor begrenzend geworden ist, sehr schnell sedimentiert. In der relativ kurzen Wassersäule von 22 m wird dann nur ein geringer Teil des photosynthetisch produzierten Materials durch Bakterien abgebaut, während in den sedimentnahen Wasserschichten eine Konzentrierung der organischen Substanz stattfindet, die dann zu erhöhter bakterieller Aktivität und Sauerstoffzehrung führt.

4.1.3 Organische Kohlenstoffverbindungen

Die organischen Kohlenstoffverbindungen dienen den heterotrophen

Bakterien als Nahrung. Dabei kommt den beiden wesentlichen Fraktionen, dem gelösten organischen Kohlenstoff und dem partikulären organisch gebundenen Kohlenstoff unterschiedliche Bedeutung zu. Ein Teil der gelösten Fraktion wird durch die unmittelbare Umwandlung in bakterielle Biomasse in die Nahrungskette eingebracht. Dieses ist eine der wichtigsten Funktionen der Bakterien im Ökosystem. Die partikuläre Fraktion kann, durch Exoenzyme gelöst, ebenfalls durch Bakterien transformiert werden. Partikel mit Bakterienbewuchs können dadurch einen höheren Nährwert für die partikelfressenden Tiere erhalten. Für die Nutzbarmachung der makromolekularen Komponenten (Proteine, Polysaccharide mit einem Molekulargewicht $> 50\ 000$ u.a.) haben KHAILOV und FINENKO (1970) zwei Möglichkeiten vorgeschlagen: die Adsorption der Makromoleküle an Detrituspartikeln und die Hydrolyse dieser Verbindungen im Seewasser. Die Verwertung der organischen Substanz ist aber neben der chemischen Zusammensetzung auch von anderen Faktoren, z.B. Temperatur und Wasserdruck u.a., abhängig. Bezüglich des zuletzt genannten Faktors fanden WIRSEN und JANNASCH (1976), daß normalerweise leicht abbaubare feste organische Substrate in der Tiefe nur sehr langsam aufgenommen werden.

Die Herkunft der organischen Substanz in marinen Gebieten ist Gegenstand zahlreicher Untersuchungen. Dabei fand der Eintrag gelöster organischer Substanz durch Exsudation eines Teils der Primärproduktion besondere Beachtung (HELLEBUST 1965, FOGG 1966, THOMAS 1971, WOLTER 1980, u.a.). Die Exsudationsraten lagen bei 1 bis ca. 26 % der Primärproduktion. Als Komponenten der abgegebenen organischen Substanz wurden u.a. Glycolsäure (HELLEBUST 1965, FOGG, BURTON und COUGHLAN 1975) Aminosäuren und makromolekulare Substanzen angegeben.

4.1.3.1 Jahresgang und Vertikalverteilung der gelösten organischen Kohlenstoffverbindungen

Als gelöster organisch gebundener Kohlenstoff wird hier nur der Kohlenstoffgehalt solcher Verbindungen bezeichnet, der im Filtrat

nach der Filtration durch ein Glasfaserfilter zurückbleibt. Es handelt sich dabei um Molekülgrößen von $< 30\ 000$ Molekulargewicht. Die Ergebnisse der Kohlenstoffmessungen an den drei Stationen der Untersuchung sind in den Abbildungen 31 und 32 dargestellt. Eine Übersicht der Extremwerte sowie der arithmetischen Mittelwerte ist in der folgenden Tabelle enthalten.

Tabelle 15: Extrem- und Mittelwerte des gelösten organisch gebundenen Kohlenstoffs (mg C l^{-1}) Der Mittelwert wurde aus 12 aufeinanderfolgenden monatlichen Fahrten, die Extremwerte von allen Ausfahrten (15) ermittelt.

	Baggerloch				Laboe		
	1 m	10 m	22 m	Oberfl.	1 m	10 m	18 m
Min.	1,48	0,64	1,18	6,82	0,73	0,73	1,00
Max.	4,39	2,93	3,13	15,76	5,21	5,83	4,56
Mittelw.	2,44	1,93	2,44	9,12	2,46	2,50	2,43

Der Jahresgang der gelösten organischen Substanz zeigt in der Innenförde (Baggerloch) im Frühjahr in der Oberflächenschicht des Wassers die höchsten Werte. Während des Spätsommers, im Herbst und im Winter bleiben die Werte relativ niedrig. Auch die Messungen aus den 10 m-Proben zeigen mit einer Ausnahme (5.11.) die gleiche Tendenz. Die Proben aus dem Tiefenwasser weisen auch während der Herbstperiode relativ hohe Kohlenstoffwerte auf. Der Frühjahrsanstieg könnte durch die Exsudation organischer Substanz durch die Phytoplanktonblüte und die Schneeschmelze mit verursacht worden sein, während die Anhäufung organischer Substanz in dem zeitweise anaeroben Tiefenwasser des "Baggerloches" zu dem Herbstmaximum beigetragen haben könnte. Insgesamt sind die Schwankungen des organischen Kohlenstoffgehaltes in der Innenförde geringer als in der Außenförde, während die Durchschnittswerte beider Stationen kaum Unterschiede aufweisen. Der ausgeprägte jahreszeitliche Verlauf des organischen Kohlenstoffs zeigt sich in der

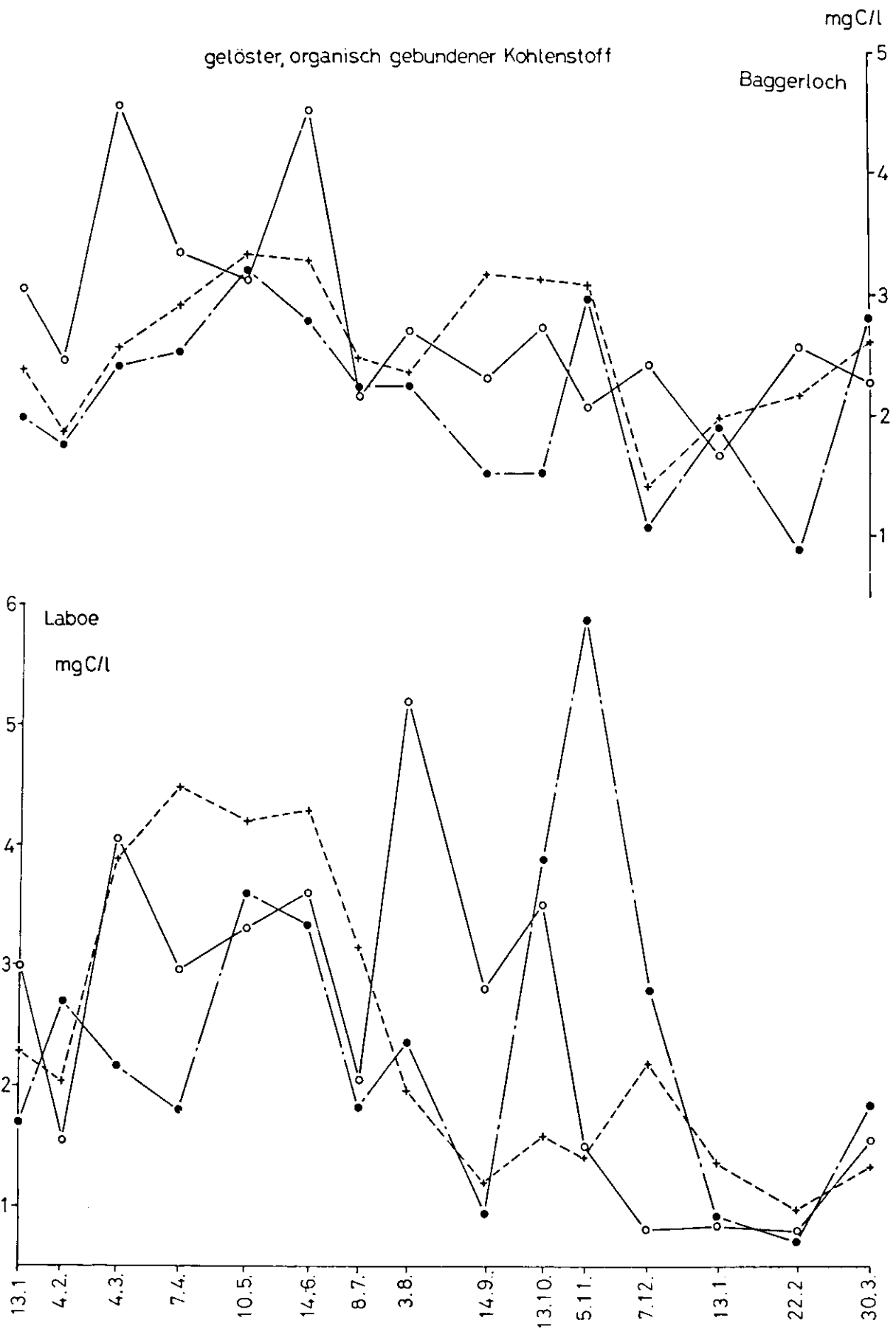


Abb. 31: Konzentration des gelösten organisch gebundenen Kohlenstoffs in der Innenförde und der Außenförde im Jahresgang. Wassertiefen 1 m (o — o), 10 m (● — ●) und 2 m über Grund (+ ---- +).

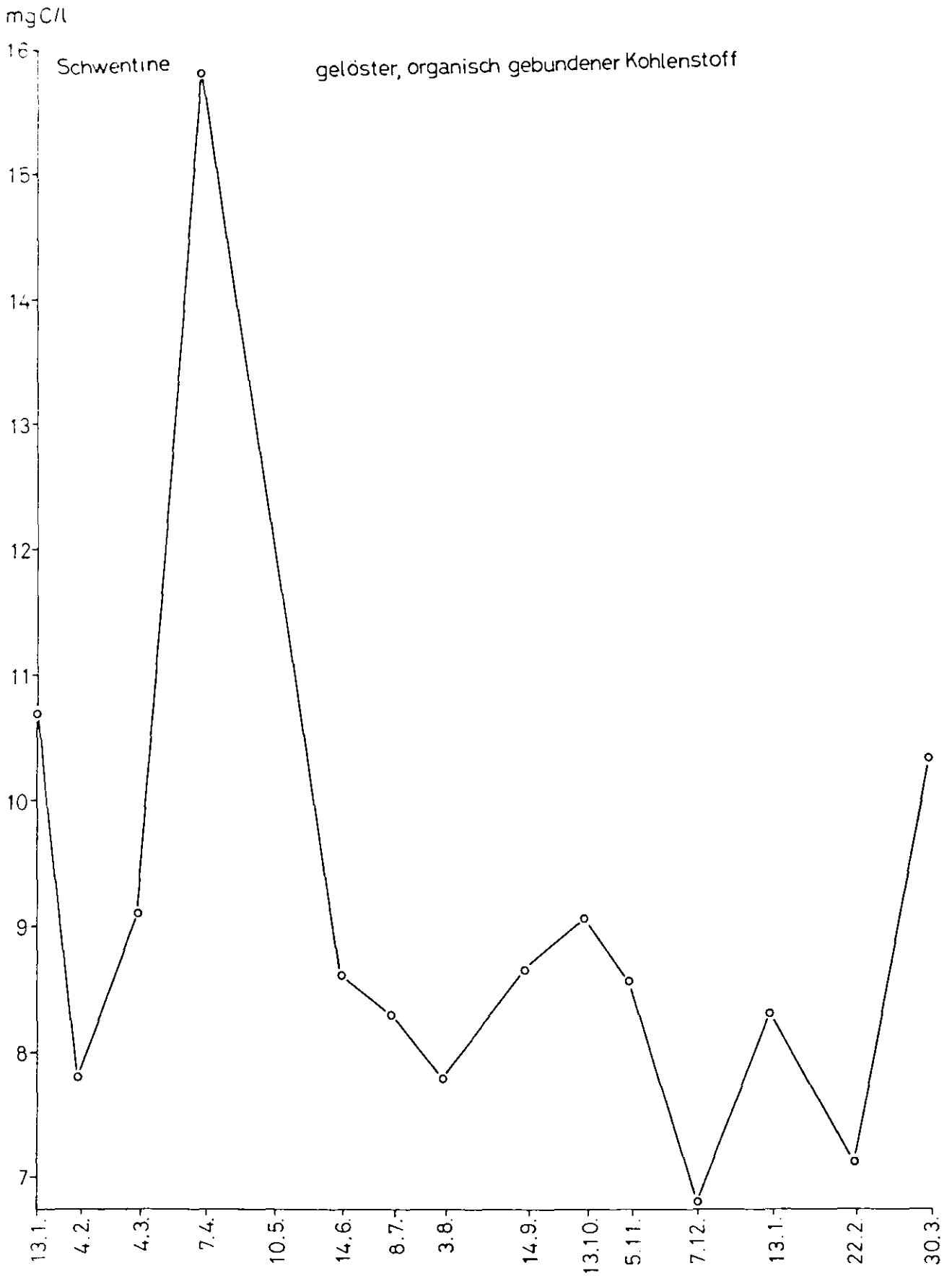


Abb. 32: Konzentration des gelösten organisch gebundenen Kohlenstoffs in der Schwentine, im Jahresgang.

Außenförde in gleicher Weise nur in den Proben des Tiefenwassers. Die Messungen aus den 1 m und 10 m-Wasserproben lassen eine Tendenz nicht erkennen. Diese Feststellung und die relativ große Schwankungsbreite der Werte kann damit erklärt werden, daß an dieser Station häufig Vermischungen des Fördewassers mit Ostseewasser stattfinden; zu bestimmten Zeiten dominiert aber jeweils einer der beiden Einflüsse (s. Kap. 1.2). Die Meßwerte aus der Kieler Förde sind mit den Angaben von MORRIS und FOSTER (1971) aus dem Küstenwasser der Menai Strait vergleichbar, die mit einer ähnlichen Methode ermittelt wurden. Die beiden englischen Autoren fanden einen Jahresmittelwert von ca. $1,8 \text{ mg C l}^{-1}$, die Schwankungsbreite lag zwischen 0,6 und $6,8 \text{ mg C l}^{-1}$. Die maximalen Gehalte an organischem Kohlenstoff wurden jedoch im Spätsommer und Herbst nachgewiesen.

In der Schwentine liegt der Gehalt an organischem gelösten Kohlenstoff wesentlich höher als in den marinen Gebieten. Die Schwentine erhält ihren hohen Nährstoffgehalt durch zahlreiche Abwassereinleitungen, Uferbewuchs und Wassergeflügel u.a.. Zu beachten ist auch, daß infolge der Aufstauung im Gebiet der Probennahme eine Anhäufung organischer Substanz auftreten kann. Der ständige Eintrag ist so groß, daß die organischen Stoffe auf der relativ kurzen Flußstrecke bis zur Kieler Förde nicht vollständig bakteriell abgebaut werden können. Auch in der Schwentine werden die höchsten Werte für den gelösten organischen Kohlenstoff im Frühjahr gemessen, so daß ein Zusammenhang mit der starken Phytoplanktonblüte zu dieser Jahreszeit bestehen könnte. LOY (1978) und SCHRÖDER (1979) fanden in der Schwentine in einem nicht ganz vollständigen Jahrescyclus einen Gehalt an DOC (gelöster organisch gebundener Kohlenstoff) von 8,1, die Extremwerte lagen bei 2,6 und $13,4 \text{ mg C l}^{-1}$. Diese Werte stimmen gut mit den Messungen dieser Untersuchung überein. In dem Verlauf des Jahresganges für diesen Parameter finden sich jedoch kaum Entsprechungen. Mit ihrem Kohlenstoffgehalt erweist sich die untere Schwentine als relativ stark verunreinigt im Vergleich zu anderen schleswig-holsteinischen Flüssen.

4.1.3.2 Jahresgang und Vertikalverteilung des Biochemischen Sauerstoffbedarfs (BSB)

Der BSB ist ein Maß für die labile, durch Bakterien abbaubare Substanz, wenn die Wasserproben über eine längere Zeit, z.B. 14 Tage, inkubiert werden. Damit steht er in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Grad der Verunreinigung und Eutrophierung der untersuchten Gewässer. Der jahreszeitliche Verlauf und das Vertikalprofil des BSB ist in Abbildung 33 dargestellt. Der BSB weist beträchtliche jahreszeitliche Schwankungen auf (s. Tab. 16); er ist im Winter relativ niedrig, steigt im Frühjahr mehr oder weniger stark an; der Anstieg setzt sich aber über die warme Jahreszeit hin fort. Dies gilt für die beiden marinen Stationen. In der Schwentine mit ihren zahlreichen Verunreinigungsquellen ist dieser biologisch determinierte Verlauf nicht zu erkennen. In der Innenförde haben die BSB-Werte aus verschiedenen Tiefen relativ große Unterschiede, während sie in der Außenförde (Laboe) nahe beieinander liegen. Diese Erscheinung trifft für viele biologische und hydrographische Parameter zu. Sie steht mit der starken Schichtung und Verunreinigung des Oberflächenwassers in der Innenförde und einer geringeren Verunreinigung und stärkeren Durchmischung des Wassers in der Außenförde im Zusammenhang. Die BSB-Werte für die Tiefenproben des "Baggerloches" fallen zeitweise stark heraus. Zu diesen Zeiten hatte sich im Tiefenwasser des "Baggerloches" Schwefelwasserstoff gebildet, bzw. es war anaerobes Sediment aufgewirbelt worden. Dieser Vorgang könnte die BSB-Werte durch chemische Oxidation verfälscht haben. Andererseits kann aber besonders während des Frühjahres eine schnell absinkende Algenblüte zu Anreicherung organischen Materials beigetragen haben. In der strengbegrenzten Vertiefung des "Baggerloches" sammeln sich ohnehin die Sinkstoffe an. Eine Übersicht der ermittelten BSB-Werte vermittelt Tabelle 16.

Es zeigt sich, daß die Schwentine gegenüber den küstennahen marinen Gebieten eine wesentlich stärkere Verunreinigung aufweist. Die rechnerische Umwandlung der BSB-Werte in labile organische Substanz erfolgt mit Hilfe des R_Q -Faktors. Dieses

BSB₁₄ (mg O₂l⁻¹)

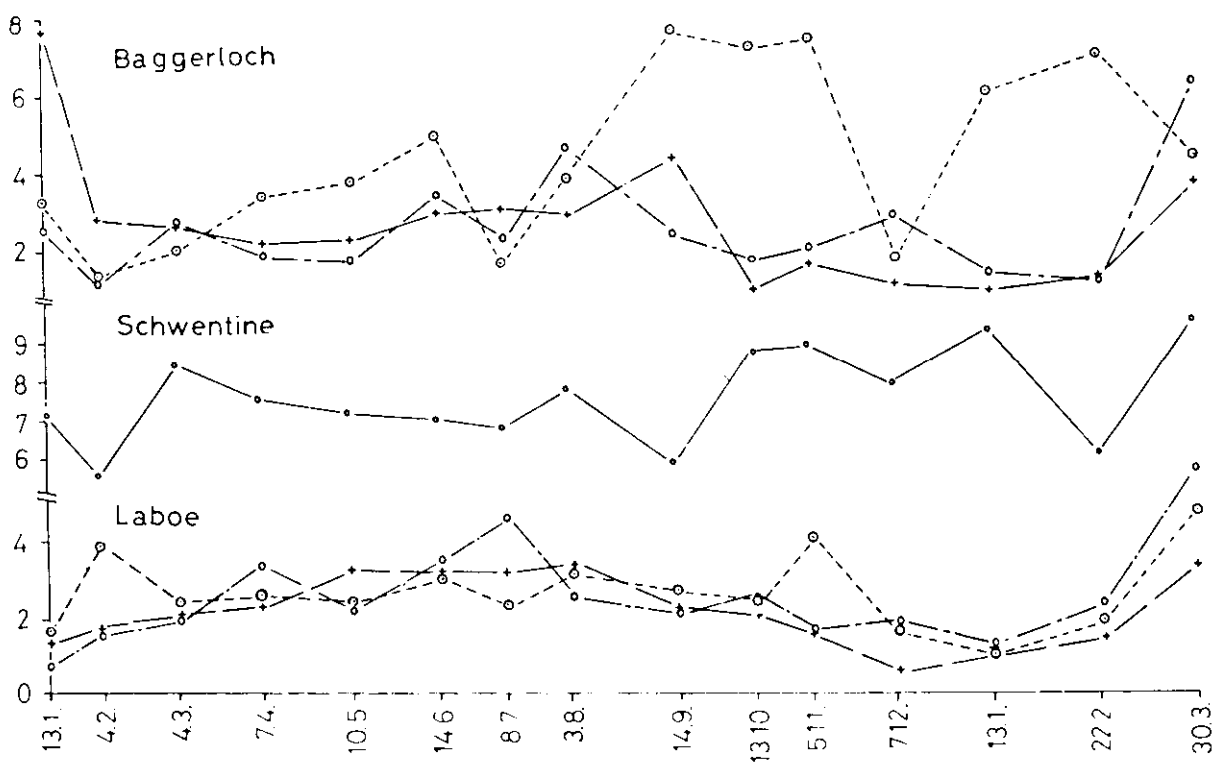


Abb. 33: Jahresgang und Vertikalverteilung des BSB₁₄ an den Stationen der Untersuchung. Wassertiefe 1 m (o —. —o), 10 m (+ — —+), 2 m über Grund (⊙ ----⊙), Schwentine Oberfläche (o — o).

Tabelle 16: BSB-Werte ($\text{mg O}_2 \text{ l}^{-1}$) und äquivalente Kohlenstoffwerte (mg C l^{-1}) aus dem Untersuchungsgebiet. Anteil der labilen organischen Substanz (aus BSB-Werten) an der Gesamtmenge der gelösten organischen Substanz in %.

	Baggerloch			Schwentine		Laboe	
	1 m	10 m	22 m	Oberfl.	1 m	10 m	18 m
Mittelwert	2,19	2,58	4,82	7,54	2,10	2,44	2,42
Maximum	4,3	6,1	7,5	9,1	3,2	5,5	4,2
Minimum	0,8	1,0	1,6	5,7	0,3	0,8	0,8
C-Äquival.	0,69	0,81	1,51	2,36	0,66	0,76	0,76
Anteil der lab. Subst.	28,3	41,9	61,9	25,9	26,8	30,4	31,3

ist der Atmungsquotient aus gebildetem CO_2 und verbrauchtem O_2 . Die Werte für den R_Q -Faktor hängen von der Art des Stoffes ab, der oxidiert wird. Er schwankt zwischen 0,7 für Fett und 1,0 für Kohlenhydrate (GOCKE und HOPPE 1977). Für die Oxidation des Gemisches für Verbindungen, die in marinen Gebieten vorkommen, wurden Werte zwischen 0,75 und 0,85 angegeben (OGURA 1972, ZSOLNAY 1975 und BRYAN et al. 1976). Für die Berechnung wurde hier ein R_Q -Wert von 0,8 zugrunde gelegt. Der Anteil der durch Bakterien leicht verwertbaren organischen Substanz beträgt nach den Berechnungen ca. 30 % mit Ausnahme der Tiefenproben des Baggerloches (Erklärung s.o.). Dieser Wert steht in guter Übereinstimmung mit den Messungen von OGURA (1972) im nördlichen Pazifik. Von der Gesamtmenge der gelösten organischen Substanz ist also nur ein geringer Teil für die Bakterien innerhalb der Inkubationsperiode von 14 Tagen verwertbar. Allerdings wird noch ein beträchtlicher Teil dieser Substanz in die Bakterien inkorporiert, der bei der BSB-Messung nicht oder nur unvollständig erfaßt wird.

4.1.4 Phytoplankton

Der Phytoplanktongehalt des Probenwassers wurde indirekt durch die Chlorophyll a-Konzentration gemessen. Diese ist natürlich stark von der Artenzusammensetzung des Phytoplanktons und dessen physiologischem Zustand abhängig. Eine Umrechnung des Chlorophyll a-Gehaltes auf die Algenbiomasse ist deshalb sehr problematisch und wurde hier nicht vorgenommen. Andererseits hat der Chlorophyll a-Gehalt einen direkten Bezug zu den lebenden Phytoplanktonorganismen, weil das Chlorophyll a toter Organismen im freien Wasser unter Lichteinfluß schnell zerfällt oder durch andere Mechanismen verändert wird.

4.1.4.1 Jahresgang und Vertikalverteilung des Chlorophyll a

In dem aufgenommenen Jahresgang des Chlorophyll a zeigen sich

die Merkmale, die auch von früheren Untersuchungen aus der Kieler Förde her bekannt sind (KREY 1953, SMETACEK 1975, LENZ 1977 b, GOCKE 1978). Von einem sehr niedrigen Chlorophyll a-Gehalt im Winter ausgehend steigt dieser im Frühjahr stark an. Ein weiteres Maximum tritt im Herbst auf. Die Besonderheit dieser Untersuchung liegt in der sehr starken Phytoplankton-Entwicklung im Sommer. Diese Entwicklung ist nur gelegentlich beobachtet worden (HORSTMANN 1975, HOPPE 1976) und zum Teil auf die Massenentwicklung von Blaualgen zurückzuführen (Erklärung s. unten). Abbildung 34 zeigt die Jahresgänge des Chlorophyll a der beiden Fördestationen. Im Prinzip treffen die Feststellungen über den Verlauf der Kurven sowohl für die Innenförde (Baggerloch) als auch für die Durchmischungszone (Laboe) zu. In der Schwentine findet man im Winter - lichtbedingt - ebenfalls ein Minimum. Dann allerdings ist ein typischer Jahresgang nicht mehr zu erkennen, weil die nährstoffbedingten Limitierungen hier nur eine geringe Rolle spielen. Die Vertikalverteilung des Chlorophyll a zeigt in der Regel eine Abnahme des Chlorophyll-Gehaltes mit der Wassertiefe. Je nach dem Grad der Durchmischung der Wassersäule, der Trübung des Wassers oder der Sedimentation von Phytoplanktonorganismen wurden jedoch auch in größeren Wassertiefen gelegentlich hohe Chlorophyll a-Gehalte gemessen. Eine Bilanz über die Sedimentation des Planktons und des Anteils, der bis zum Meeresboden gelangt (20 %) aus der benachbarten Eckernförder Bucht, findet sich bei ZEITZSCHEL (1964). Für die Tiefenproben des Baggerloches spielt hier wieder die Anreicherung sedimentierten Materials auch aus der Umgebung der Vertiefung eine besondere Rolle (Probe vom 3. 8.). Die wichtigsten Merkmale des Chlorophyll a-Gehaltes sind in der folgenden Tabelle (17) dargestellt.

Die Durchschnittswerte des Chlorophyll a-Gehaltes in der Kieler Förde stimmen gut mit den Angaben von GARGAS (1975) aus den küstennahen Gewässern Dänemarks und größenordnungsmäßig auch mit denen von PAGNOTTA und PUDDU (1978) aus dem Tiber-Ästuar (Italien) überein. Es zeigt sich ein größerer Unterschied im Oberflächenwasser der Innen- und Außenförde, während

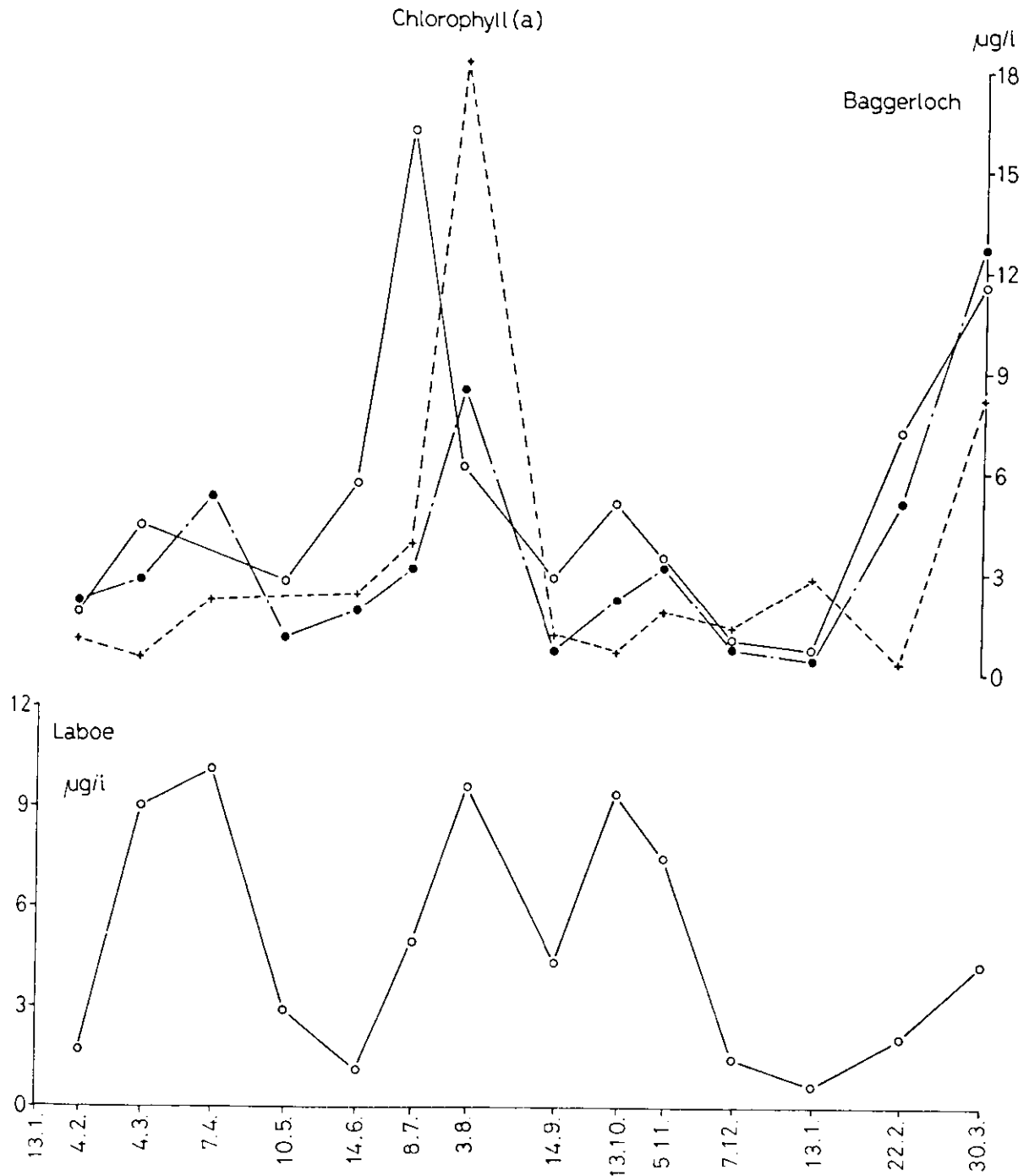


Abb. 34: Chlorophyll a-Konzentration der beiden Förderstationen im Jahresgang. Wassertiefe 1 m (o — o), 10 m (● — . — ●) und 22 m (+ ---- +).

Tabelle 17: Extrem- und Durchschnittswerte des Chlorophyll a-Gehaltes ($\mu\text{g Chl. a l}^{-1}$). Die Mittelwerte wurden von 12 aufeinanderfolgenden monatlichen Fahrten, die Extremwerte von 14 Fahrten, ermittelt.

	Baggerloch			Schwenti- ne Oberfl.	Laboe		
	1 m	10 m	22 m		1 m	10 m	18 m
Min.	0,67	0,40	0,23	5,53	0,68	0,56	1,05
Max.	16,07	12,72	18,08	43,03	10,13	10,07	6,80
Mittelwert	5,60	3,57	3,39	18,89	4,89	4,43	3,92

in größerer Wassertiefe infolge stärkerer Vermischung und größerer Eindringtiefe des Lichtes in der Außenförde sogar etwas mehr Chlorophyll a gemessen wurde. Der Chlorophyll a-Gehalt der Schwentine ist wesentlich höher als in der Kieler Förde. Dies mag damit zusammenhängen, daß in dem verunreinigten Fließgewässer eine Limitierung der Nährstoffe nicht eintritt und auch keine Verdünnung des Phytoplanktongehaltes infolge der hydrographischen Situation mit chlorophyllärmerem Wasser vor- kommt. Außerdem ist die Sedimentation durch die Turbulenz in einem Fluß geringer als in einem Meeresgebiet mit zeitweiligen Stagnationsperioden.

4.1.4.2 Artenanalyse des Phytoplankton

Umfangreiche Untersuchungen der Phytoplanktonpopulationen (z.B. SMETACEK 1975) haben gezeigt, daß die Sukzession des Phytoplankton in der Kieler Förde in aufeinanderfolgenden Jahren sehr unterschiedlich sein kann. Dies hängt mit den verschiedenen Lichtverhältnissen, der Wasserdurchmischung und Nährstoffversorgung u.a. zusammen. Fest steht allgemein, daß im Frühjahr Diatomeen dominieren, während im Sommer häufig eine Mischpopulation z.T. mit Blaualgen auftritt. Im Herbst bestehen die Algenblüten vorwiegend aus Dinoflagellaten. Diese Beobachtungen werden auch durch die vorliegende Untersuchung bestätigt. Im einzelnen hatten die Phytoplanktonuntersuchungen (Innenförde) im Utermöhl-Mikroskop folgende Ergebnisse (dominierende Arten sind unterstrichen, ebenso die Monate mit hohem Planktonvorkommen):

1976, Januar: *Thalassiosira baltica*, Nanoflagellaten.

Februar: *Thalassionema nitzschioides*, *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira baltica*, *Navicula* sp., *Rhizosolenia* sp., *Lauderia* sp., Nanoflagellaten.

März: *Thalassiosira nordenskjöldi*, *Thalassionema nitzschioides*, *Chaetoceros* sp., *Skeletonema costatum*, *Rhizosolenia* sp., *Coscinodiscus* sp.,

- 1976, April: Thalassionema nitzschioides, Chaetoceros sp.,
Rhizosolenia setigera, Nitzschia seriata, Skele-
tonema costatum, Leptocylindrus danicus.
- Mai: Rhizosolenia alata, Thalassionema nitzschioides u.a..
- Juni: Skeletonema costatum, Thalassionema nitzschioides,
Rhizosolenia sp., Stenosomella ventricosa, Step-
hanophyxis sp..
- Juli: Rhizosolenia longissima, Thalassionema nitzschioides,
Skeletonema costatum, Anabaena baltica, Coscinodis-
cus granii, Nodularia spumigena.
- August: Prorocentrum micans, Eutreptica sp., Nanoflagella-
ten.
- September: Eutreptia sp..
- Oktober: Prorocentrum micans, Asterionella sp., Thalassio-
sira sp., Rhizosolenia alata.
- November: Rhizosolenia sp., Asterionella sp..
- Dezember: Rhizosolenia sp., Navicula sp..
- 1977, Januar: Thalassiosira sp., Asterionella sp., Thalassio-
nema sp., Leptocylindrus danicus, viel Detritus.
- Februar: Nitzschia seriata, Asterionella sp., Thalassiosira
sp., Eutreptia sp..
- März: Eutreptia sp., Navicula sp., Asterionella sp.,
Skeletonema costatum, Thalassionema, Anabaena baltica,
Scenedesmus sp., Gymnodinium sp., Pediastrum sp..

Ein Vergleich dieser Aufstellung mit der bisherigen Literatur, insbesondere der Arbeit von SMETACEK (1975), macht deutlich, daß auf Grund der unterschiedlichen Bedingungen die Artensukzession verschiedener Jahre wenige Übereinstimmungen aufweisen. Die dort als Hauptarten beschriebenen Arten (Detonula, Exuviella, Rhizosolenia, Ceratium sps.) traten in dem Jahr dieser Untersuchung zwar auch in Erscheinung, jedoch meist nicht dominierend. Lediglich Chaetoceros sp. wurde in beiden Untersuchungen im April überwiegend nachgewiesen. Im Herbst traten die Ceratien nicht so deutlich hervor als in früheren Jahresuntersuchungen, dagegen wurde die zeitweilig sehr starke Dominanz des großen Flagellaten

Eutreptia sp. bisher nur selten beobachtet. Bezüglich der beiden Brackwasserstationen Laboe (Außenförde) und Baggerloch (Innenförde) kann festgestellt werden, daß die Dominanz einzelner Arten in der Außenförde häufig etwas deutlicher ist als in der Innenförde, die ja infolge stärkerer Eutrophierung seltener von einer Nährstofflimitierung betroffen wird. Hier wurden überwiegend Mischpopulationen, bestehend aus mehreren etwa gleich stark vertretenen Arten, registriert. Außerdem kommen in der Förde gelegentlich Algen (Scenedesmus sp., Pediastrum sp.) und Cyanophyceen aus dem limnischen Bereich vor, die als ein Beweis für eine stellenweise beträchtliche Beeinflussung durch Zuflüsse (Schwentine) angesehen werden können. Über das herbivore Zooplankton liegen nur einige visuelle Beobachtungen vor. Demnach erreichte die Copepodenzahl im März/April ein Maximum. Diese Organismen traten dann wieder im Juli, nicht jedoch in den folgenden Monaten, stärker in Erscheinung. Das Fehlen einer größeren Herbivorenpopulation im Herbst könnte eine Erklärung für die fehlende Dominanz der Ceratien zu dieser Zeit geben, weil nach den Beobachtungen von SMETACEK (1975) die herbivoren Zooplankter sonst durch selektiven Wegfraß der übrigen Phytoplanktonorganismen die Entwicklung der Ceratien begünstigen.

3.1.4.3 Heterotrophe Substrataufnahme durch Phytoplanktonorganismen

Die heterotrophe Aufnahme organischer Substrate durch Phytoplanktonorganismen geht in die Messung des heterotrophen Potentials (s. Kap. 4.1.2.7) mit ein. Es war daher von Interesse, die Heterotrophie bei den vorkommenden Planktonalgen zu beobachten. Auch für diese Untersuchungen erwies sich die Methode der Mikroautoradiographie als sehr geeignet. Zu dem Thema "Heterotrophie bei Planktonalgen" finden sich in der Literatur sehr widersprüchliche Angaben. Schon der Begriff Heterotrophie wird unterschiedlich ausgelegt. Herkömmlich spricht man von Heterotrophie nur dann, wenn ein Organismus unter Verwendung eines oder mehrerer organischer Substrate nachweisbar wächst.

Dieses wird in entsprechenden Kulturversuchen unter "in vitro" Bedingungen geprüft. Auf diese Weise fanden z.B. LEWIN und LEWIN (1960) und LEWIN (1963) heterotrophes Wachstum bei verschiedenen Diatomeen (*Navicula spec.*, *Nitzschia spec.*), nicht jedoch bei *Chaetoceros sp.*, *Skeletonema spec.* und *Thalassiosira sp.* u.a.. Mit der Tracertechnik bedient man sich jetzt jedoch einer empfindlicheren Methode, bei der schon die Aufnahme geringster Mengen organischen Substrates nachgewiesen werden kann, ohne daß eine sichtbare Vermehrung stattfindet. Es wird daher auch nur von heterotropher Substrataufnahme gesprochen. Bisher galt auch die Annahme, daß Planktonalgen keine aktiven Transportmechanismen für organische Substrate besitzen. Demnach handelt es sich bei der heterotrophen Substrataufnahme um reine Diffusion, die erst bei relativ hohen Substratkonzentrationen von über $500 \mu\text{g C l}^{-1}$ wirksam werden soll (WILLIAMS und YENTSCH 1976). MUNRO und BROCK (1968) vermochten bei verschiedenen Planktonalgen keine der Michaelis-Menten Kinetik folgende Substrataufnahme festzustellen. Durch autoradiographische Versuche konnte jedoch in den meisten Fällen eine Aufnahme organischer Substrate durch Planktonalgen selbst bei sehr geringer Substratkonzentration von z.B. $1 \mu\text{g Glukose l}^{-1}$ nachgewiesen werden (SAUNDERS 1972, HOPPE 1976, POLLINGHER und BERMAN 1976, UKELES und ROSE 1976). Die heterotrophe Substrataufnahme bei Planktonalgen wird jedoch im Vergleich zu der heterotrophen Aktivität von Bakterien als vernachlässigbar klein angesehen (HORNER und ALEXANDER 1972). Neuere Untersuchungen von LEWIN und HELLEBUST (1978) haben aber den Beweis einer aktiven heterotrophen Substrataufnahme, die der Michaelis-Menten Kinetik folgt, für *Nitzschia laevis* erbracht. Die K_s -Werte für die Substrataufnahme dieser Organismen lagen für Laktat bei $0,4 \mu\text{mol}$ für Glutamat bei $0,03 \mu\text{mol}$. Ein Vergleich mit K_s -Werten für Bakterien aus der Literatur (WILLIAMS und ASKEW 1968) zeigt jedoch, daß die K_s -Werte für Algen meist um einige Zehnerpotenzen höher liegen, d.h., daß eine wesentlich geringere Substrataffinität vorliegt.

Einige Beobachtungen über die heterotrophe Substrataufnahme

bei Planktonalgen aus den autoradiographischen Untersuchungen an Wasserproben aus der Kieler Förde sind in der folgenden Bildtafel (Abb. 35 a - f) zusammengestellt. Die abgebildeten Phytoplanktonalgen (*Chaetoceros borealis*, *Chaetoceros danicus*, *Scenedesmus spec.*, *Thalassiosira spec.*, *Nitzschia longissima* und *Ceratium tripos*.) kommen jeweils zu bestimmten Jahreszeiten in dem Untersuchungsgebiet häufig vor. Der Grad der Markierung ist in der Regel niedriger als bei Bakterien. Bei gleichen Aufnahmebedingungen ist die Silberkorndichte über den Algen wesentlich geringer als bei den "spots", die durch Bakterien verursacht werden. Die Verteilung der Silberkörner über der Algenzelle ist häufig nicht homogen, sondern sie weist Konzentrationen an bestimmten Stellen der Zelle auf, (z.B. im Bereich der Raphe bei *Navicula spec.*). Andere Organismen (*Coscinodiscus*-artig) weisen sehr feine plasmatische Filamente auf, die ebenfalls markiert sind und die in Zusammenhang mit dem Markierungsmuster in der Zelle stehen. Die Beobachtungen deuten darauf hin, daß über diese Filamente die Aufnahme der organischen Substanz erfolgt. Bei Cyanophyceen zeigen die Heterozysten fast keine Markierung. Die Nachbarzellen dagegen sind viel stärker markiert als die übrigen vegetativen Zellen. Dies mag mit der Versorgungsfunktion dieser Zellen für die Heterozysten in Zusammenhang stehen. Andererseits werden bei *Anabaena* aus diesen Nachbarzellen häufig Dauerzellen (Akineten) gebildet. Die Bildung dieser "Autosporen" erfolgt nach Zellvergrößerung, die ebenfalls beobachtet wurde und Einlagerung von Reservestoffen.

Die Beobachtungen deuten darauf hin, daß die meisten der wichtigsten Phytoplanktonarten aus dem relativ eutrophierten Untersuchungsgebiet eine heterotrophe Substrataufnahme zeigen. Nicht oder weniger häufig wurde die Markierung der ebenfalls zeitweise dominanten *Skeletonema costatum* sowie der Pyridineen festgestellt. Blaualgen zeigten fast stets eine starke heterotrophe Substrataufnahme. Bei der Aufnahme verschiedener Substrate zeigte sich, daß die geprüften Substrate (Leucin, ASM, Glukose, Acetat) überwiegend von allen Planktonalgen, die eine heterotrophe Substrataufnahme zeigten, aufgenommen wurden.

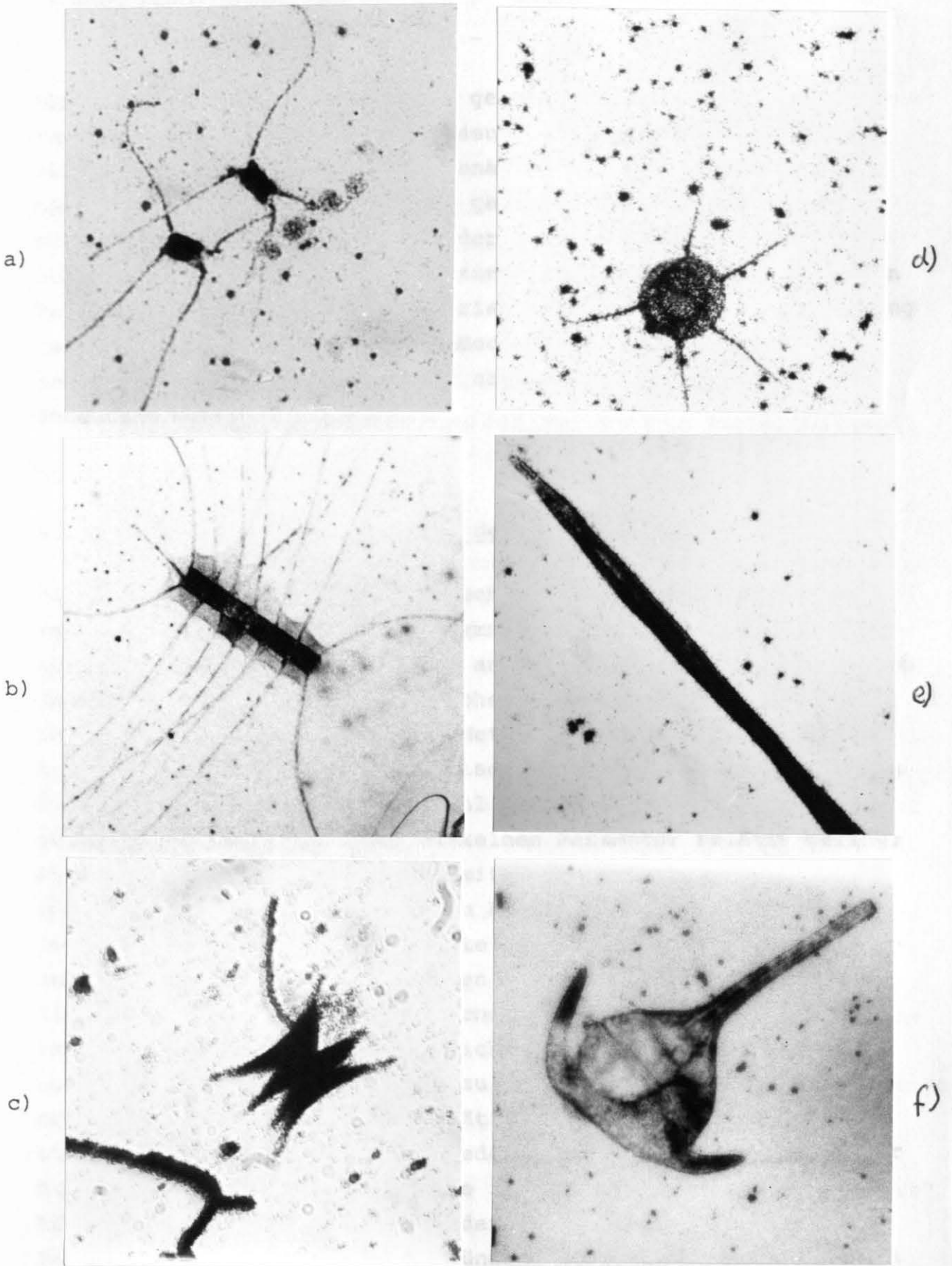


Abb. 35 a - f: Autoradiographische Aufnahmen von: a) *Chaetoceros borealis* (400 x), b) *Chaetoceros danicus* (500 x), c) *Scenedesmus spec.* (600 x), d) *Thalassiosira spec.* (630 x), e) *Nitzschia seriata* (600 x), f) *Ceratium tripos* (360 x)

Die dargestellten Beobachtungen geben vor allem einen qualitativen Befund; quantitative Messungen der heterotrophen Substrataufnahme durch Phytoplanktonalgen mit Hilfe der fraktionierten Filtration haben jedoch gezeigt, daß die Substrataufnahme der Algen für den Umsatz der gelösten organischen Substanz im Meer keine große Bedeutung hat (GOCKE 1975 a), sondern fast ausschließlich durch Bakterien erfolgt. Für die Entwicklung der einzelnen Algenarten mag jedoch die zusätzliche Aufnahme sehr geringer Mengen bestimmter organischer Verbindungen von Bedeutung sein.

5 Diskussion der Ergebnisse

5.1 Wechselbeziehungen zwischen den gemessenen Parametern

Die Menge der bei dieser Untersuchung zusammengetragenen Meßwerte gibt die Möglichkeit, Zusammenhänge zwischen den gemessenen Parametern zu finden und zu analysieren. Dabei muß natürlich das relativ lange Interval zwischen den Probennahmen und die Unzulänglichkeit statistischer Methoden im Hinblick auf ihren Aussagewert für komplexe biologische Vorgänge als Einschränkung bedacht werden. Auch ist die Zahl der in die Berechnungen eingehenden Meßwerte für jeden einzelnen Parameter relativ gering; allerdings zeigt ein Vergleich mit den Daten früherer Förderuntersuchungen, soweit dieselben Parameter gemessen wurden, daß sich die verwerteten Meßwerte in den bisher bekannten Grenzen bewegen. Die hier verwendeten statistischen Berechnungen dienen also dazu, das umfangreiche Datenmaterial zusammenzufassen und vermutete oder deutlich sichtbare Zusammenhänge nicht nur dem Augenschein nach zu beschreiben sondern auch zu berechnen und eventuell zu bestätigen. Eine gefundene Korrelation zwischen zwei Parametern bedarf daher auf jeden Fall einer ökologischen Interpretation, die ihre Relevanz im komplexen Prozess der Nahrungskette oder der Stoffkreisläufe aufzeigt. Falls eine solche logische Begründung nicht zu finden ist, soll das mathematische Ergebnis zu weiteren gezielten biologischen Untersuchungen Anlaß geben, um ein Zufallsergebnis auszuschließen. Von gleichem Interesse sind natürlich auch die Kombinationen

von Parametern, bei denen ein Zusammenhang vermutet aber mathematisch nicht nachgewiesen wurde. Die verwendeten statistischen Berechnungen orientieren sich an der bei den biologischen Untersuchungen üblichen Praxis, dadurch ist eine Vergleichbarkeit mit den Angaben anderer Autoren gewährleistet. Ein Experimentieren mit statistischen Analysemethoden war hier nicht beabsichtigt.

5.1.1 Beziehungen zwischen Bakterien und anderen ökologischen Parametern in der Kieler Innenförde

Eine wichtige Aufgabe besteht bei mikrobiologisch ökologischen Gewässeruntersuchungen darin, nachzuweisen, welche Organismen für das gemessene heterotrophe Potential verantwortlich sind und von welchen Faktoren die Entwicklung dieser Organismen abhängig ist. Zum Nachweis der aktiven Organismen wurde in dieser Untersuchung erstmals in größerem Umfang die Mikroautoradiographie benutzt. Die folgenden Erläuterungen erklären mit Hilfe von Abb. 36 die Zusammenhänge zwischen den verschiedenen untersuchten Parametern. Die Auswertung der Autoradiogramme erfolgte mit Hilfe eines automatischen Bildanalysegerätes (auto.) und visuell im Mikroskop (man.), die Biomassebestimmung der aktiven Bakterien ($\mu\text{g C l}^{-1}$) wurde ebenfalls mit dem Computer ermittelt. Diese 3 Parameter sind in dem Kompartiment MAR (Abb. 36) eingetragen. Die beiden Zählungen der "spots" auf den Röntgenfilmen ergaben eine sehr gute Übereinstimmung über den gesamten Jahresgang ($r = 0,99$). Insgesamt brachte die automatische Zählung stets geringfügig höhere Werte, weil durch die festliegende Grenzweiteneinstellung im unteren Bereich der "spot"-Größe mehr gezählt wurde als visuell, wo man wegen der Unsicherheit des individuellen Urteilsvermögens der "spot"-Größe die kleinen "spots" eher diskriminiert. Darüberhinaus wurden aber auch kleine Partikel automatisch gezählt, die eigentlich keine "spots" repräsentieren. Die gefundene positive Korrelation ist stichhaltig, weil die Meßwerte aus ein und derselben Grundgesamtheit ermittelt wurden. Die Korrelation der beiden Zahlenparameter zu

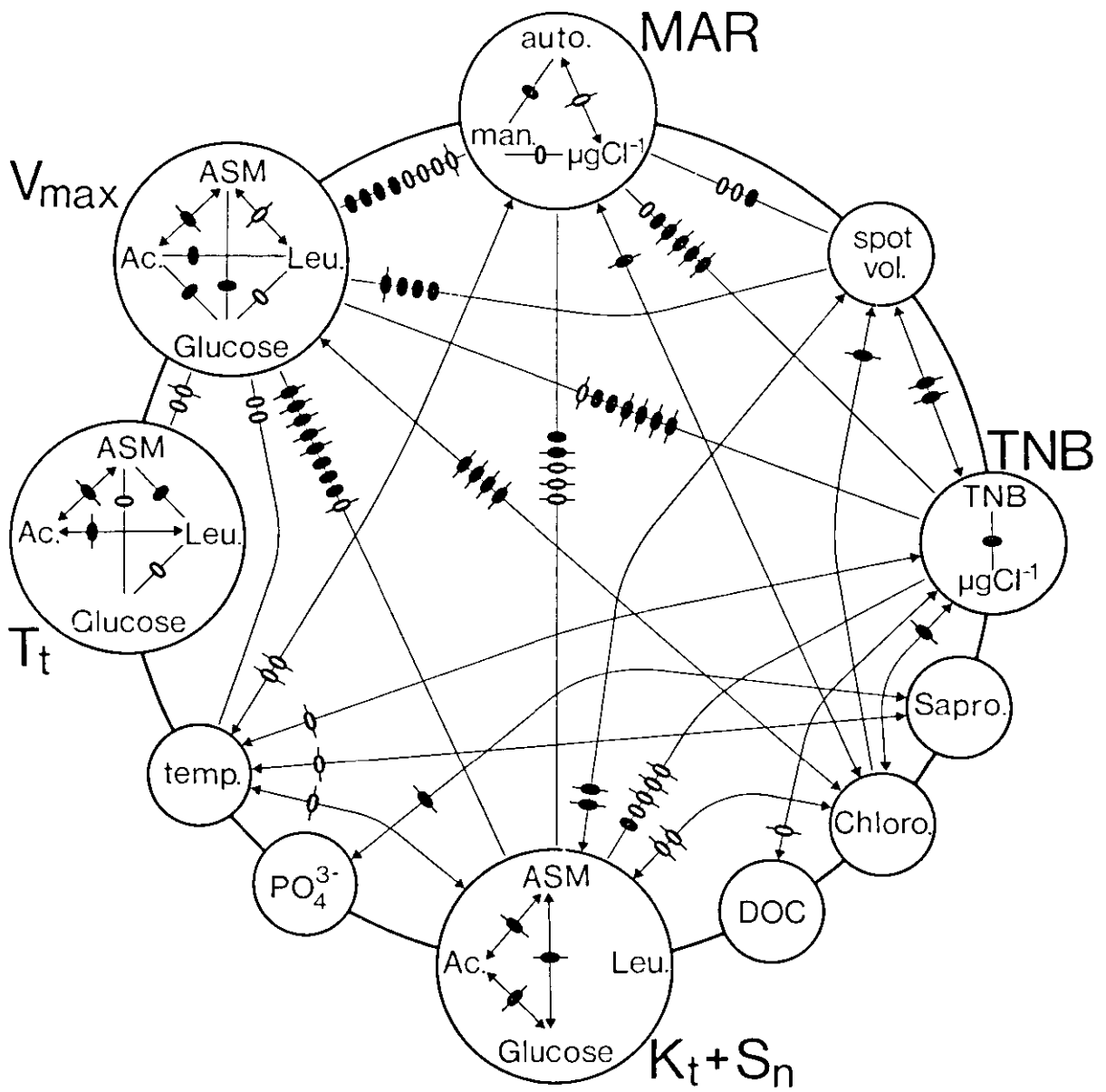


Abbildung 36 (Innenförde "Baggerloch")

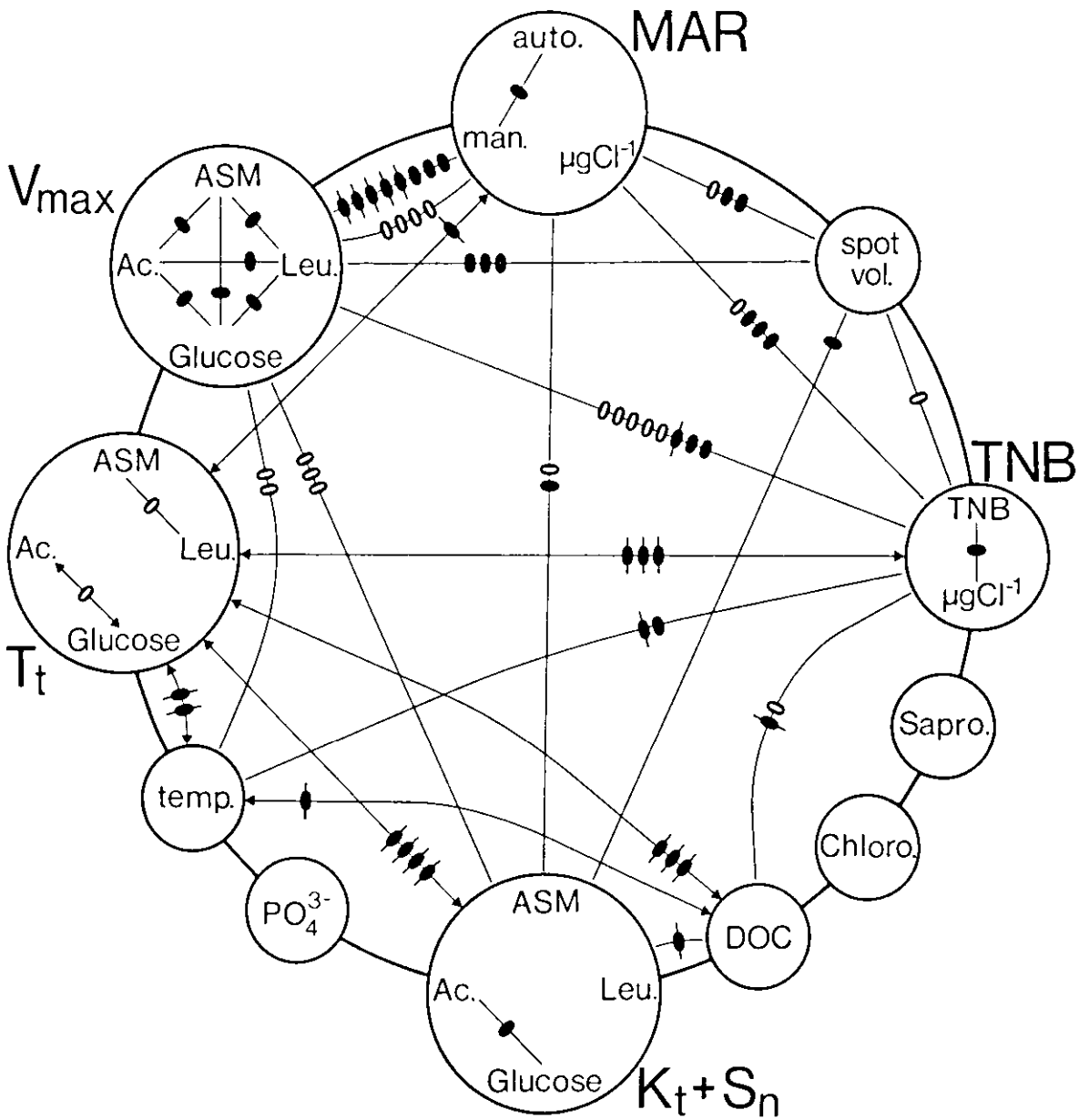


Abbildung 37 (Außenförde, Laboe)

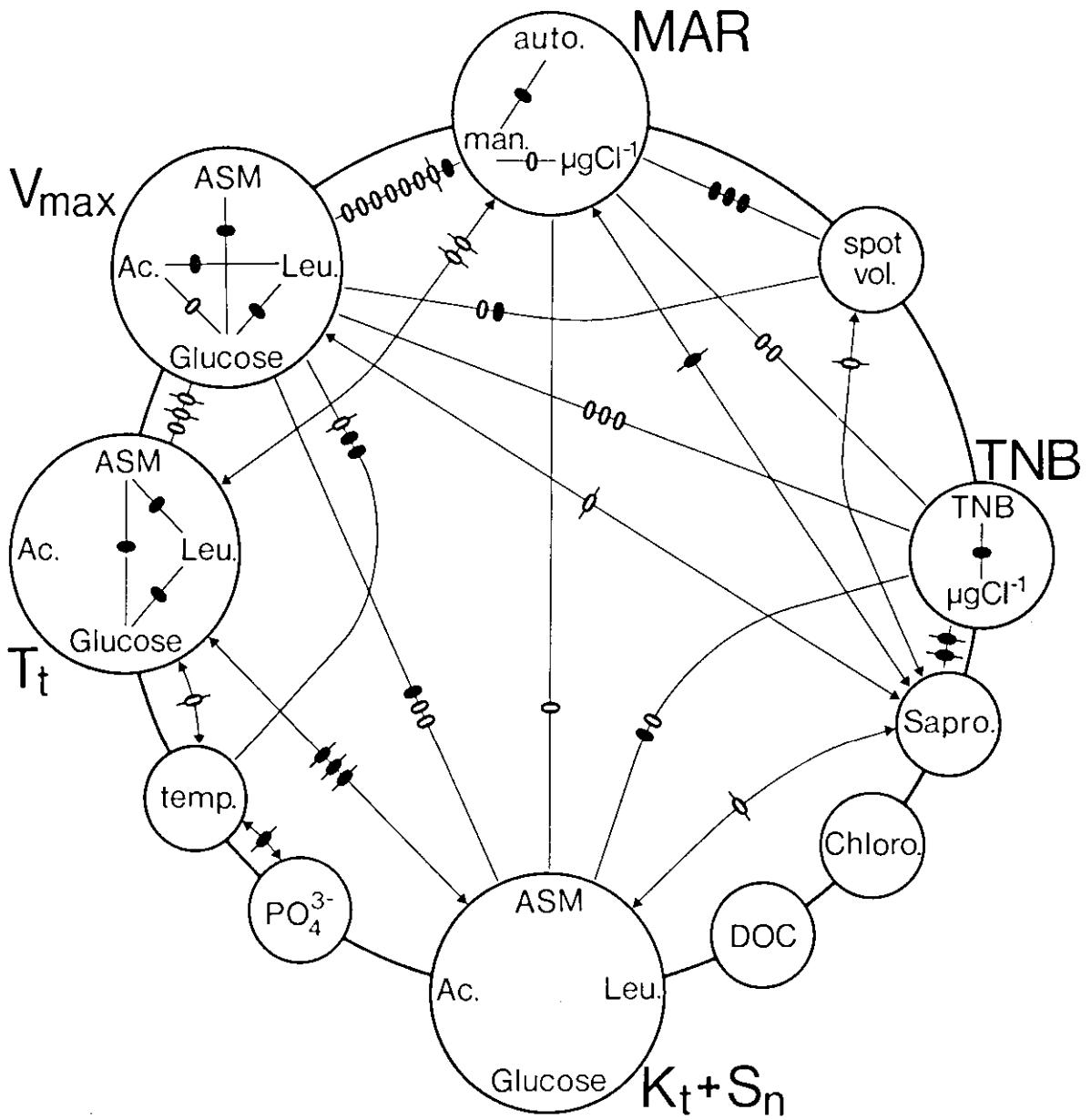


Abbildung 38 (Schwentine)

Legenden zu den Abbildungen 36, 37, 38

Abb. 36: Beziehungen zwischen verschiedenen im jahreszeitlichen Verlauf gemessenen Parametern in der Kieler Innenförde (Station Baggerloch, 1 m).

"MAR"-Kompartiment der mit der ^3H -Mikroautoradiographie gemessenen Parameter; auto. = automatische Zählung der aktiven Bakterien (Quantimet 720); man. = visuelle Zählung der aktiven Bakterien im Mikroskop; $\mu\text{g C l}^{-1}$ = Biomasse der aktiven Bakterien (nach Grunddaten der automatischen Messung im Bildanalytator).

"spot vol." = rechnerisch ermitteltes Volumen auf der Grundlage der "spot"-Fläche, die von markierten Bakterien auf dem Röntgenfilm verursacht wird.

"TNB" = Kompartiment, das die Gesamtbakterienzahl (TNB) und deren Biomasse ($\mu\text{g C l}^{-1}$) einschließt, ermittelt mit der Epifluoreszenz-Methode.

"Sapro." = Saprophytenzahl.

"Chloro." = Chlorophyll a-Konzentration.

"DOC" = Konzentration des gelösten organisch gebundenen Kohlenstoffs.

" $K_t + S_n$ " = Kompartiment des Parameters " $K_t + S_n$ ", ermittelt nach der enzymkinetischen Methode für die vier ^3H -Substrate: ASM = Aminosäuremischung.

"Leu." = Leucin, Glukose und Ac. = Acetat.

" PO_4^{3-} " = Konzentration des anorganischen Phosphats.

"temp." = Wassertemperatur.

" T_t " = Kompartiment der "turnover-time" (reziproke Umsatzrate), ermittelt nach der enzymkinetischen Methode (die gleichen Substrate wie bei " $K_t + S_n$ ").

" V_{max} " = Kompartiment der Werte für die maximale Aufnahmegeschwindigkeit (die gleichen Substrate wie bei " $K_t + S_n$ ").

Linien und Pfeile zeigen Korrelationen zwischen den einzelnen Parametern oder Kompartimenten an. Schwarze Punkte auf den Linien und Pfeilen stehen für eine Korrelation auf dem 99 % Vertrauens-Niveau, offene

Elipsen für eine solche auf dem 95 % Vertrauens-Niveau.

Pfeile zwischen den Parametern und Kompartimenten deuten darauf hin, daß eine entsprechende Beziehung in der Schwentine (Abb. 38) nicht bestand.

Die besondere Kennzeichnung der Punkte und Elipsen (●, ○) zeigt an, daß gegenüber der Schwentine Station (Abb. 38) eine weitere neue Korrelation aufgetreten ist.

Abb. 37: Beziehungen zwischen verschiedenen im jahreszeitlichen Verlauf gemessenen Parametern in der Kieler Außenförde (Station Laboe, 1 m). Die Erklärung der verwendeten Symbole und Abkürzungen ist in der Legende von Abb. 36 gegeben.

Pfeile zwischen den Parametern und Kompartimenten deuten hier auf Beziehungen, die im Brackwasser der Innenförde (Abb. 36) nicht bestanden.

Die besondere Kennzeichnung der Punkte und Elipsen (●, ○) zeigt hier an, daß gegenüber der Station Innenförde, Baggerloch (Abb. 36) eine weitere neue Korrelation aufgetreten ist.

Abb. 38: Beziehungen zwischen verschiedenen im jahreszeitlichen Verlauf gemessenen Parametern in der Schwentine.

Die Erklärung der verwendeten Symbole und Abkürzungen ist in der Legende von Abb. 36 gegeben.

Pfeile zwischen den Parametern und Kompartimenten deuten hier auf Beziehungen, die in der Innenförde (Station Baggerloch, 1 m, Abb. 36) nicht bestanden.

Die besondere Kennzeichnung der Punkte und Elipsen (●, ○) zeigt hier an, daß gegenüber der Station Innenförde, Baggerloch (Abb. 36) eine weitere neue Korrelation aufgetreten ist.

der aktiven bakteriellen Biomasse ($\mu\text{g C l}^{-1}$) ist auf einem niedrigeren Niveau signifikant. Dieses Ergebnis läßt sich u.a. damit erklären, daß die durchschnittliche Größe der aktiven Bakterien während eines Jahres Änderungen erfährt, die wahrscheinlich außer der Ernährung auch von der jeweiligen Teilungsaktivität abhängen. Es ist bekannt, daß Bakterienzellen, die kurz vor der Teilung stehen, ein größeres Volumen haben, als solche, die sich nicht teilen. Andererseits führen niedrige Nährstoffkonzentrationen zur Bildung von besonders kleinen "starvation"-Formen der Bakterien (NOVITZKI und MORITA 1976). Der jahreszeitliche Verlauf der Zahl der aktiven Bakterien hat auch große Ähnlichkeit mit dem der Gesamtbakterienzahl und Biomasse (TNB-Kompartiment). Der wesentlich stärkere Rückgang der Zahl der aktiven Bakterien während der Wintermonate kommt in dieser Berechnung allerdings nicht zum Ausdruck. Dieser ist aber maßgebend für die bessere Korrelation der aktiven Bakterien mit den Parametern des heterotrophen Potentials (V_{max} -Kompartiment), die im Winter einen ähnlich starken Rückgang gegenüber den maximalen Werten im Sommer zeigen. Der Rückgang der Zahl aktiver Bakterien und der V_{max} ist allerdings nicht gleich stark. Die Relation beträgt etwa 1 : 0,5. Daraus ergibt sich, daß zur Aufrechterhaltung einer bestimmten Stoffaufnahme z.B. von $0,1 \mu\text{g Glukose C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ im Winter eine größere Zahl aktiver Bakterien tätig sein muß als während der warmen Jahreszeit. Daraus kann abgeleitet werden, daß keine wesentliche Temperaturadaptation der Bakterien bzw. der Gesamtpopulation im gemäßigten Klima der Ostsee eintritt. Die Parameter des heterotrophen Potentials innerhalb des Kompartiments " V_{max} " zeigen untereinander alle eine hoch signifikante Korrelation, d.h. die Bakterienpopulationen, die das jeweils geprüfte Substrat aufnehmen, zeigen im Verlauf eines Jahresganges eine gleichgerichtete Entwicklung. Die gleiche Beobachtung machte auch BÖLTER (1979, Jahresbericht IfM) bezüglich der bakteriellen Bruttoaufnahmegeschwindigkeit verschiedener Zucker in der Kieler Bucht. Die große Ähnlichkeit des jahreszeitlichen Verlaufs der Stoffaufnahme für die gewählten Substrate deutet darauf hin, daß

nicht verschiedene Bakterienpopulationen für die Aufnahme dieser leicht abbaubaren Substrate verantwortlich sind sondern stets die gleiche Population oder Teile dieser Population. Als ein interessanter Maßstab für die Selbstreinigung eines Gewässers kann die "turnover-time" (T_t) angesehen werden, die T_t ist die Zeit, die von den Bakterien benötigt würde, um das natürlich vorhandene Substrat der Wasserprobe bei gleichbleibender Aufnahmegeschwindigkeit vollständig aufzunehmen, bzw. zu veratmen. Die Parameter innerhalb des Kompartiments (T_t) korrelieren zwar weitgehend untereinander, jedoch sind die Beziehungen zu ursächlichen Faktoren nur spärlich nachzuweisen; es wurden nur zwei Korrelationen mit der Aufnahmegeschwindigkeit berechnet. Es wird daher angenommen, daß die "turnover time" von mehreren Faktoren in unterschiedlichem Maße beeinflusst wird (V_{max} , Wassertemperatur, Konzentration des Substrates), so daß die vorhandenen Beziehungen zu diesen Parametern nicht einzeln nachweisbar sind.

Eine große Anzahl hochsignifikanter Korrelationen findet sich dagegen zwischen der Aufnahmegeschwindigkeit (V_{max}) und dem Parameter $K_t + S_n$ (Transportkomponente plus Konzentration des natürlich vorhandenen Substrates). Der letztgenannte Parameter ist bei relativ gleichbleibendem und niedrigem K_t ein relatives Maß für die natürliche Substratkonzentration S_n . Dieses Kompartiment weist auch Verbindungen zur Zahl der aktiven Bakterien, der Gesamtbakterienzahl und dem Chlorophyll a-Gehalt des Wassers auf, was die zentrale Bedeutung der Konzentration des natürlich vorhandenen Substrates und der Aufnahmekonstante K_t für die heterotrophe Substrataufnahme unterstreicht. Als relativ beziehungslos erwies sich in diesem Zusammenhang aber die Gesamtkonzentration der im Wasser gelösten organischen Kohlenstoffverbindungen (DOC). Hier wurde nur eine schwache Korrelation zu der Gesamtbakterienzahl nicht aber zu irgendeinem der Aktivitätsparameter gefunden. Der in früheren Untersuchungen (z.B. ALBRIGHT 1977) häufig verwendete Parameter DOC hat also als sehr komplex zusammengesetzter "steady state" Parameter keinen direkt nachweisbaren Einfluß auf die Bakterien-

entwicklung und die Aktivität der Bakterien. Es kann davon ausgegangen werden (OGURA 1972), daß ein großer Teil des in DOC gemessenen organischen Materials nicht kurzfristig von den Bakterien aufgenommen werden kann. Eine andere Feststellung kann für den Parameter Chlorophyll a (Chloro.) getroffen werden. Die jeweilige Höhe der Chlorophyll a-Konzentration ist durch eine relativ langfristige Entwicklung der Phytoplanktonalgen bestimmt, es sei denn, ein Algenfeld wird durch die Strömung an eine Stelle verdriftet, an der vorher z.B. keine Algenentwicklung stattgefunden hat. Die mit der Algenbiomasse und Primärproduktion verbundene Exsudation von Photosyntheseprodukten kann von den heterotrophen Bakterien als Nahrungsquelle genutzt werden (DERENBACH und WILLIAMS 1974, ITTURRAGA und HOPPE 1977). Neben allochthonen Substrateinflüssen stellt also das lebende Phytoplankton einen wesentlichen Faktor für die Ernährung der Bakterien dar, der für langfristige aber auch kurzzeitige Schwankungen des Bakteriengehaltes und die heterotrophe Aktivität der Bakterien als Erklärung dienen kann. Die Verknüpfung der Chlorophyll a-Konzentration mit den bakteriellen Faktoren, sei es der "standing stock" - oder der "dynamischen" Parameter, kann daher als sinnvoll und als wichtiges Regulativ in den Wechselwirkungen zwischen phototropher und heterotropher Produktion angesehen werden.

Die Saprophyten zeigten in der Innenförde keine signifikanten Beziehungen zu den anderen Bakterienzahlen und der heterotrophen Aktivität. Übereinstimmungen bestehen aber mit der Wassertemperatur und dem Phosphatgehalt des Wassers. Da die Saprophytenzahl (ermittelt mit ZoBell-Agar auf Leitungswasserbasis) mit zunehmender Entfernung von der Küste stark abnimmt, kann man davon ausgehen, daß ein großer Teil dieser Bakterien vom Festland in das Meer gelangt. An diese allochthone Kontamination ist aber auch ein großer Eintrag eutrophierender Substanzen in die küstennahen Meeresgebiete gebunden. Der Zusammenhang zwischen den beiden Komponenten (Saprophyten - PO_4^{3-}) bedeutet nicht, daß sie voneinander abhängig sind, er kann aber einen Hinweis auf die gemeinsame Herkunft, hauptsächlich vom

Festland und aus dem limnischen Bereich, geben. Die Wassertemperatur zeigt Verbindungen zu allen wichtigen mikrobiellen Zahlen- und Aktivitätsparametern und bestätigt damit den seit langem bekannten Einfluß dieses Parameters auf die Bakterienentwicklung und die heterotrophe Potenz.

Es wurde versucht, von den Autoradiogrammen einen Aktivitätsparameter abzuleiten. Hierzu wurde mit Hilfe des automatischen Bildanalysators die jeweils größte Ausdehnung eines "spots" vermessen und aus der resultierenden maximalen Fläche wurde dann durch Rotation derselben ein sogenanntes "spot-Volumen" errechnet.

Dieser stark abgeleitete Parameter zeigt eine überraschend gute Korrelation zu den V_{\max} -Werten sowie zu der Gesamtbakterienzahl und zu den aktiven Bakterien. Die Auszählung der einzelnen Silberkörner wäre natürlich eine genauere aber sehr viel arbeitsaufwendigere und zeitraubendere Arbeitsmethode zur autoradiographischen Aktivitätsbestimmung von Einzelzellen, es zeigt sich aber, daß auch die Häufigkeit des Auftretens von β -Teilchen (Elektronen) hoher eV-Energie und die dadurch limitierte "spot"-Fläche bereits eine klare Beziehung zur Aufnahmeaktivität aufweist.

In den folgenden Kapiteln soll nun versucht werden, Besonderheiten der Innenförde und Übereinstimmungen mit den anderen untersuchten Brackwasser- und Süßwasserbiotopen herauszustellen.

5.1.2. Beziehungen zwischen Bakterien und ökologischen Parametern in der Kieler Außenförde

Auch in der Kieler Außenförde findet man eine starke Korrelation zwischen den aktiven Bakterien (MAR) und der heterotrophen Potenz für verschiedene leicht abbaubare Substrate. Es findet sich allerdings keine signifikante Korrelation zwischen der Zahl der aktiven Bakterien und der bakteriellen Biomasse. Dies könnte darauf zurückzuführen sein, daß bei der relativ geringen durchschnittlichen Größe der Bakterien einzelne große Bakterien, die

wegen ihrer unregelmäßigen Verteilung methodisch schwer erfassbar sind, eine starke Änderung der Gesamtbakterienbiomasse verursachen, die in keiner Relation zur Aktivität und Bakterienzahl steht. In der Innenförde dagegen findet man stets einen Anteil statistisch erfassbarer großer Bakterien, so daß dort, wie beschrieben, die Relation zwischen Zahl und Biomasse besser gewahrt bleibt. Zwischen den Aufnahmegeschwindigkeiten der verschiedenen Substrate (V_{\max}) besteht ebenfalls ein klarer Zusammenhang, der auch in der Innenförde deutlich zu erkennen war (Abb. 37).

Die Aufnahmegeschwindigkeit zeigt außerdem Verbindungen zu dem autoradiographischen Parameter, der als "Spotvolumen" beschrieben wurde, zur Gesamtkeimzahl und etwas schwächer zu dem Parameter " $K_t + S_n$ " und der Wassertemperatur. Insgesamt zeigen die 3 wichtigsten Bakterienparameter MAR, V_{\max} und GKZ, also die gleichen Verbindungen sowohl im inneren Fördebereich als auch in dem Meeresgebiet mit geringerem Landeinfluß. Änderungen treten in der Außenförde besonders bezüglich der Parameter T_t , $K_t + S_n$ und DOC ein. Die "Turnover time" zeigt hier den erwarteten und auch von GOCKE (1978) gefundenen Bezug zur Temperatur. Desgleichen wird die Abhängigkeit der T_t von den Substratparametern " $K_t + S_n$ " und "DOC" deutlich, die in der Innenförde nicht nachgewiesen wurden. Der Chlorophyllgehalt des Wassers scheint dagegen im küstenferneren Bereich keine signifikanten Beziehungen zu den Bakterienparametern zu haben. Es ist schwer, für diese Erscheinungen eine Erklärung zu finden. Eine Möglichkeit der hypothetischen Interpretation liegt in der unterschiedlichen Nachlieferung von Nährsalzen und organischen Stoffen ("Verschmutzung") in Meeresgebieten mit starkem oder geringerem Landeinfluß. In dem relativ abgeschlossenen Bereich der Innenförde führt die starke Eutrophierung zu einer fast kontinuierlichen Folge von Algenblüten, die durch ihre Exsudation und durch Autolyse als Nahrungsgrundlage für die Bakterien dienen. Die organische Verschmutzung trägt natürlich auch zur Entwicklung der Bakterien bei, sie kann jedoch starken Schwankungen unterliegen, die von der Bakterienpopulation erst mit einem Zeitverzug kompensiert werden, so daß

eine Abhängigkeit der beiden Parameter nicht erkennbar wird. Im äußeren Küstenbereich dagegen ist der Einfluß der Eutrophierung geringer und die Phytoplanktonproduktion entsprechend niedriger. Der DOC-pool zusammengesetzt aus den Algenexsudaten und der organischen Verschmutzung, zeigt geringere Schwankungen als in der Innenförde, weil die Schwankungen der Verschmutzungskomponenten geringer sind als in unmittelbarer Küstennähe. Der "standing stock" Parameter DOC resultiert daher aus einer relativ konstanten Nachlieferung von organischem Material, das auch in seiner Zusammensetzung eine größere Stabilität aufweist. Unter diesen Voraussetzungen kann auch eine ursächliche Beziehung zwischen DOC und der "turnover time" als sinnvoll angesehen werden. Diese Überlegungen sollen hier nur als eine Möglichkeit der Erklärung dargestellt werden, sie bedürfen natürlich der Verifizierung durch umfangreiche chemische und mikrobiologische Untersuchungen, die nicht Gegenstand dieser Arbeit sein konnten.

Die Saprophyten zeigen in der Außenstation keine Verbindungen zu den anderen gemessenen Parametern. Das deutet darauf hin, daß sie an dem Stoffwechselgeschehen in relativ küstenfernen Meeresgebieten wenig oder nur in Ausnahmesituationen beteiligt sind. Ihre Aktivität könnte insbesondere dann zutage treten, wenn sie in Mikrobiotopen oder beim Absterben ganzer Planktonblüten ein genügend hohes Nährstoffangebot vorfinden. Diese sporadischen Ereignisse führen jedoch nicht zu einer Korrelation mit anderen Parametern, wenn man den ganzen Jahresgang betrachtet. Es kann vielmehr angenommen werden, daß die Verteilung der Saprophyten in der Station mit geringerem Landeinfluß stark von hydrographischen Faktoren abhängt; dies kommt bei dem Vergleich der Salinitätswerte mit den Saprophytenzahlen gelegentlich zum Ausdruck (Proben vom 8. 7., 5. 11. und 7. 12. z.B.).

5.1.3 Beziehungen zwischen Bakterien und anderen ökologischen Parametern in der Schwentine

In der Schwentine wurden generell weniger signifikante Bezie-

hungen zwischen den gemessenen Parametern gefunden als in den untersuchten Meeresgebieten. Die Beschreibung der Jahresgänge der einzelnen Faktoren (Kap. 4.1.2) hat bereits die starken und unregelmäßigen Schwankungen gezeigt, die ihre Ursachen in der direkten Einbeziehung der Abwasserbelastung sowie anderen natürlichen Vorgängen (z.B. Laubfall, Schneeschmelze, Niederschläge) haben. Durch die jahreszeitliche wechselnde Wasserzuführung kommt es außerdem, ähnlich wie bei den hydrographischen Bedingungen im Meer, zu Änderungen der Werte der biologischen und chemischen Parameter, die nicht biologisch bedingt sind. Obgleich die Voraussetzungen für das Herausfinden ursächlicher Beziehungen in einem besonders dynamischen System, wie es ein abwasserbelasteter kleiner Fluß darstellt, sehr ungenügend sind, konnte auch in der Schwentine eine signifikante Korrelation zwischen der heterotrophen Aufnahmegeschwindigkeit organischer Substrate und der Zahl der aktiven Bakterien, ermittelt durch die Autoradiographie, festgestellt werden. Die Zahl der aktiven Bakterien zeigt wiederum eine gleiche jahreszeitliche Entwicklung wie deren Biomasse. Die Aufnahmegeschwindigkeiten (V_{\max}) sind, abweichend vom Verhalten im Fördewasser, jedoch nur teilweise miteinander in Beziehung zu setzen (Abb. 38).

Als bedeutungsvollstes Merkmal dieser Schwentineuntersuchung muß jedoch die Sonderstellung der Saprophyten im Gegensatz zu den Befunden in der Ostsee gesehen werden. Die Saprophytenzahl kann in eine signifikante Beziehung zu der Gesamtbakterienzahl, deren Biomasse und der Zahl der aktiven Bakterien gesetzt werden. Außerdem korreliert die Saprophytenzahl auch mit bakteriellen Aktivitätsparametern (V_{\max} und "Spotvolumen") sowie dem Parameter $K_t + S_n$. Der gleichbleibend hohe Anteil der Saprophyten in der Gesamtbakterienzahl und der aktiven Bakterien deutet darauf hin, daß diese Bakteriengruppe ständig an den Stoffumsetzungen im Fluß beteiligt ist und die Aktivität der gesamten Bakterienpopulation maßgeblich mit beeinflußt. Die Saprophyten des Flußwassers sind aber im salzhaltigen

Ostseewasser nur begrenzt lebensfähig (RHEINHEIMER 1968 a). Die Saprophyten des Seewassers rekrutieren sich aus halotoleranten Bakterien des Süßwassers und echten marinen oder Brackwassersaprophyten (MEYER-REIL 1974), die aber an relativ nährstoffreiche marine Biotope gebunden sind. Auffallend ist, daß mit "DOC" und dem indirekten Nährstoffparameter Chlorophyll a keine Verbindungen zu den Bakterienparametern nachgewiesen werden konnten. Es wird davon ausgegangen, daß in einem abwasserbelasteten Fluß die phytoplanktonabhängige Exsudation organischer Substanzen in der Nährstoffversorgung der Bakterien eine untergeordnete Rolle spielt. DOC wiederum ist so starken kurzzeitigen Schwankungen unterworfen, daß die resultierenden Änderungen der Bakterienpopulation erst nach einer mehr oder weniger langen Verzögerungszeit sichtbar werden, so daß eine lineare Regression nicht besteht. Die Beziehungen zu anderen Parametern, die von dem Faktor $K_t + S_n$ ausgehen, sind ebenfalls im Flußwasser spärlicher als in der Förde. Insbesondere bestehen auch keine Korrelationen innerhalb des Kompartiments $K_t + S_n$. Dies könnte damit im Zusammenhang stehen, daß die Zusammensetzung des gelösten organischen Substrates hinsichtlich der Konzentration der gemessenen Substrate (Glukose, Acetat, Leucin und Aminosäuregemisch) in der Förde eine größere Stabilität aufweist als in der Schwentine, wo durch vielfältigen Eintrag unterschiedlicher Substanzen und anthropogene Verunreinigung die Relation dieser Komponenten zueinander stetiger Veränderung unterliegt.

Die Wassertemperatur hat im Flußwasser offenbar einen etwas stärkeren Einfluß auf die Aufnahmegeschwindigkeit der Bakterien als im Fördewasser. Das würde bedeuten, daß die Bakterien des Flusses eine geringere Temperaturadaptation haben als in der Förde, weil die Aufnahmegeschwindigkeit der gesamten Bakterienpopulation im Winter stärker zurückgeht, als das im Meerwasser der Fall ist. Es muß dabei auch in Betracht gezogen werden, daß die jahreszeitlichen Temperaturunterschiede im Fluß etwas stärker ausgeprägt sind und kurzfristiger in Erscheinung treten als im Meerwasser.

Abschließend zu diesen Betrachtungen müssen noch einige Anmer-

kungen zu den Parametern gemacht werden, die gemessen wurden, aber nicht in die graphische Darstellung der statistischen Berechnungen übernommen wurden. (Salzgehalt, Nitrat, BSB, Ammoniak, Saprophytenzahl auf Nährböden mit verschiedenem Salzgehalt und hydrographische Daten).

Der Salzgehalt ist in die vorangegangene Darstellung nicht aufgenommen worden, weil dieser Faktor für den Vergleich der 3 untersuchten Biotope nicht geeignet ist. In den beiden marinen Stationen spielt der Salzgehalt nach seinen Korrelationsergebnissen aber doch eine wichtige Rolle für die Verteilung und die Aktivität der Mikroorganismen. Dabei kann dem Salzgehalt selbst eine regulierende Wirkung zugeschrieben werden, vor allem aber ist der Salzgehalt in der Förde aber auch ein Indikator für den Wasseraustausch und die Herkunft der Wasserkörper.

In der Innenförde besteht eine signifikante (negative) Beziehung zwischen dem Salzgehalt, der Gesamtbakterienzahl und der Zahl der aktiven Bakterien, nach der Rang-Korrelation auch zu der aktiven Bakterienbiomasse, der Gesamtbakterienbiomasse, dem "spot volumen" und der Wassertemperatur. Eine signifikante (negative) Korrelation besteht auch zu dem Chlorophyllgehalt des Wassers. Diese Ergebnisse zeigen deutlich die biologischen Folgen der Änderung des Salzgehaltes im Inneren der Förde bei einer Ausstromsituation und der Einstromsituation. Das einströmende Wasser bringt in der Regel eine niedrigere Bakterienfracht, bezüglich der Zahl als auch der Biomasse und einen niedrigeren Phytoplanktongehalt mit sich, als er in der Förde bei stagnierenden Strömungsverhältnissen vorzufinden ist. Es muß aber auch in Betracht gezogen werden, daß aufgrund der meteorologischen Bedingungen der Salzgehalt in der Förde besonders während der Sturmperioden im Herbst und Winter stark ansteigt, wenn die Bakterienzahl und Aktivität sowieso vergleichsweise niedrig ist. Einen positiven Bezug zum Salzgehalt haben die "turnover" Zeiten der geprüften Substrate (ASM, Acetat, Leucin und Glukose). Hierbei spielt natürlich die geringere Bakterienzahl und Biomasse, aber auch die niedrige Wassertemperatur bei gleichzeitig relativ hohem Nährstoffangebot während der kalten Jahreszeit eine wichtige

Rolle. Die positive Korrelation zur Aufnahmegeschwindigkeit von Leucin deutet darauf hin, daß die marinen Bakterien bevorzugt proteolytische Eigenschaften besitzen, eine Beobachtung auf die bereits ZOBELL (1946) hinwies .

In der Außenförde sind die Salzgehaltsschwankungen gegenüber der Innenförde nicht so stark. Es besteht auch hier eine deutliche Verbindung zwischen Salzgehalt und der Zahl und Biomasse der aktiven Bakterien sowie der Gesamtbakterienzahl und Bakterienbiomasse und dem Chlorophyllgehalt. Wie in der Innenförde bestehen auch Abhängigkeiten zwischen dem Salzgehalt und den "turnover" Zeiten der geprüften Substrate. Eine starke Korrelation auf dem 99 %igen Vertrauensniveau wurde zwischen dem Salzgehalt und dem Gehalt an gelösten organischen Kohlenstoffverbindungen festgestellt. Hier kommt die geringe aber relativ gleichbleibende organische Verschmutzung der Region mit geringem Landeinfluß gegenüber den Verhältnissen in der verunreinigten Innenförde, deren anthropogene Verschmutzung sich unabhängig von der Salinität des Wassers vollzieht, deutlich zum Ausdruck.

Zwischen dem Ammoniumgehalt des Wassers und den biologischen Parametern konnten keine signifikanten Beziehungen nachgewiesen werden. Für den Nitratgehalt wurde aber eine starke positive Korrelation mit dem Parameter " $K_t + S_n$ " für Leucin berechnet. Eine Begründung für diesen Zusammenhang konnte nicht gefunden werden, weil diese Feststellung nur für Leucin, nicht aber für das verwendete Gemisch von Aminosäuren gilt.

Abschließend einige Bemerkungen zu den Saprophytenzahlen. Es wurde versucht neben den bereits beschriebenen Korrelationen zwischen der "Gesamtsaprophytenzahl" und den anderen Parametern auch für die einzelnen Saprophytengruppen (ZL, ZB, ZS) Beziehungen zu finden. Generell wurde dabei folgende Beobachtung gemacht: die Saprophyten, die nach ihren Salzgehaltsansprüchen als autochthone Bakterien angesehen werden müssen (ZB für die Förde, ZL für die Schwentine), zeigen wenige Korrelationen zu den anderen Parametern. Für die anderen Gruppen jedoch (ZL und ZS für die Förde, ZB und ZS für die Schwentine) konnten einige auf-

schlußreiche Beziehungen gefunden werden. So findet man in der Innenförde u.a. Korrelationen zwischen den "Süßwasserbakterien" (ZL) und der Aufnahmegeschwindigkeit von Glukose und Acetat sowie den " $K_t + S_n$ "-Werten für diese beiden Substrate und zwischen den "Meeresbakterien" (ZS) und Phosphat bzw. der Wassertemperatur. In der Außenförde bestehen u.a. Wechselbeziehungen zwischen den "Süßwasserbakterien" (ZL) und der Aufnahmegeschwindigkeit von Glukose, Acetat und Leucin. Die in der Schwentine auf Seewassermedium (ZS) wachsenden Saprophyten zeigen in ihrer Zahl einen parallelen Verlauf zu der Konzentration des gelösten organisch gebundenen Kohlenstoffs und die auf dem Brackwassermedium (ZB) wachsenden Saprophyten, die häufig ähnlich hohe Zahlen wie die "echten Süßwasserbakterien" (ZL) erreichen, mit der Gesamtbakterienzahl und deren Biomasse sowie der Biomasse der aktiven Bakterien und der Aufnahmegeschwindigkeit von Glukose und den " $K_t + S_n$ "-Werten für Glukose.

5.1.4 Ein Vergleich der mikrobiologischen Aktivität im Ostseewasser und in der Schwentine

Während die biologischen Parameter eines Brackwassersystems durch hydrographische Einflüsse stark beeinflußt werden können, erschwert in einem verunreinigten Fluß vor allem die Unwägbarkeit der Kontamination mit Bakterien und Nährstoffen aller Art das Auffinden von ursächlichen Zusammenhängen. Die vorstehende Analyse hat jedoch gezeigt, daß für beide Biotope einige deutliche Übereinstimmungen und Abweichungen bestehen, deren wichtigste hier noch einmal kurz zusammengefaßt werden sollen.

Sowohl im Meerwasser als auch im Fluß ist, abhängig von der Wassertemperatur, stets ein beträchtlicher Teil der heterotrophen Bakterien inaktiv. Der aktive Teil der Bakterienpopulation ist für die Aufnahme der geprüften löslichen Verbindungen verantwortlich. Phytoplanktonalgen und andere kleine Organismen sind in diesem Zusammenhang von geringer Bedeutung. Im Meerwasser haben die autochthonen Bakterien offenbar die Fähigkeit, viele

verschiedene Substanzen aufzunehmen, was als großer ökologischer Vorteil für das Leben bei relativ niedrigen Nährstoffkonzentrationen sein kann, während die Bakterien des Flusses eine Spezialisierung auf einzelne Substrate zeigen. In der Förde bildet das Phytoplankton durch die Exkretion organischer Substanz und die Lyse von Zellen eine wichtige Nährstoffgrundlage für die Bakterien, im verunreinigten Fluß dagegen ist wegen der heterogenen Nährstoffquellen eine eindeutige Zuordnung nicht vorzunehmen.

Neben diesen Unterschieden ursächlicher Art werden aus der Aufstellung der Jahresmittelwerte der verschiedenen Parameter zum Teil beträchtliche quantitative Unterschiede zwischen dem Süßwasser der Schwentine und den Brackwasserbiotopen der Kieler Förde deutlich sichtbar (Tab. 18). Während in der Schwentine durchschnittlich ca. $8,2 \times 10^6$ Bakterien pro ml gezählt wurden, waren es in der Kieler Förde nur 2×10^6 pro ml (ca. 25 %). Eine ähnliche Relation wurde auch für die aktiven Bakterien und die bakterielle Biomasse gefunden. Dagegen wurden im Brackwasser nur ca. 7 % von der Saprophytenzahl des Flußwassers nachgewiesen, ein Hinweis darauf, daß die Saprophyten in großen zeitlichen und räumlichen Maßstäben gesehen, nur einen begrenzten Einfluß auf die Nährstoffbilanz im Meer haben können und stark von allochthonen limnischen und terrestrischen Einflüssen abhängig sind. Diese Feststellung wird auch durch den jeweiligen Anteil der Saprophyten an den aktiven Bakterien belegt, der im Brackwasser 1,9 % bzw. 0,7 % (Laboe), im Süßwasser aber 7 % beträgt. Die Aktivität der Substrataufnahme beläuft sich in der Regel auf nur ca. 1/5 bis 1/30 der Aktivität der Bakterien im Süßwasser. Sie ist für Aminosäuren im Brackwasser relativ größer als für Glukose; diese Feststellung belegt die von ZOBELL (1946) getroffene Beobachtung, daß Meeresbakterien im Vergleich zu limnischen Bakterien eine größere proteolytische Aktivität aufweisen. Auffällig ist die vergleichsweise sehr geringe Acetataufnahme im Brackwasser, die auch in einer extrem langen "turnover time" zum Ausdruck kommt (142 bzw. 71 Stunden in der Schwentine). Als Begründung dafür kann der Befund aus der

Tabelle 18: Jahresdurchschnittswerte der im Untersuchungsgebiet registrierten Meßwerte

Parameter	II Schwentine	I Kieler Hafen 1 m	% von II	III Außenförde 1 m	% von I
GBZ	8 238 425	2034 757	24,7	1 900 074	93,4
MAR a	3 684 261	969 596	26,3	738 308	76,2
% von GBZ	44,7	47,7		38,9	
MAR m	3 153 791	837 831	26,6	560 836	66,9
Saprophyten	258 722	18 379	7,1	4 389	23,9
% von GBZ	3,1	0,9		0,2	
% von MAR a	7,0	1,9		0,6	
ug C l ⁻¹ , GBZ	86,07	19,3	22,4	15,96	82,7
ug C l ⁻¹ , MAR a	24,64	12,62	51,2	7,51	59,6
% von ug C, GBZ	28,6	65,3		46,7	
V _m ASM	2,284	0,451	19,8	0,431	95,6
V _m Glukose	0,909	0,107	11,8	0,113	105,6
V _m Leu	0,286	0,050	17,5	0,039	78,0
V _m Ac	5,263	0,172	3,3	0,108	62,8
T _t ASM	25,24	37,28	148	78,42	210
T _t Glukose	27,68	24,79	90	43,08	174
T _t Leu	26,53	37,00	139	63,46	172
T _t Ac	71,39	141,75	199	324,88	229
K _t + S _n ASM	32,37	5,51		6,58	
K _t + S _n Glukose	18,18	1,65		2,22	
K _t + S _n Leu	3,31	0,63		0,59	
K _t + S _n Ac	288,38	11,61		13,62	
mg C l ⁻¹ (DOC)	9,12	2,44	26,8	2,46	101
Chlorophyll a	18,89	5,60	29,6	4,89	87,3
PO ₄ ³⁻	22,89	2,98	13,0	4,48	150
Temperatur	10,6	10,3		10,1	
Spot vol.	2 577 383	1 020 147	39,6	626 718	61,4
BSB ₁₄	7,5	2,2	29,3	2,1	95,5

Legende zu Tabelle 18:

Jahresdurchschnittswerte der im Untersuchungsgebiet registrierten Meßwerte.

Es werden die jeweiligen Durchschnittswerte für 12 aufeinanderfolgende Ausfahrten angegeben. Außerdem zum Vergleich zwischen den Stationen die %-Anteile der Mittelwerte der verschiedenen Parameter, z.B. zwischen Innenförde und der Schwentine (Spalte 4) und zwischen der Innenförde und der Außenförde (Spalte 6), sowie die prozentuale Verteilung der verschiedenen Bakterienzahlen (GKZ, MAR, Saprophyten) und der Bakterienbiomasse.

Erklärung der Abkürzungen: GBZ = Gesamtbakterienzahl pro ml;
MAR a = Zahl der aktiven Bakterien pro ml (automatische Zählung);
MAR m = Zahl der aktiven Bakterien pro ml (visuelle mikroskopische Zählung); Saprophyten = Saprophyten pro ml; $\mu\text{g C l}^{-1}$, GBZ = Biomasse der Bakterien; $\mu\text{g C l}^{-1}$, MAR a = Biomasse der aktiven Bakterien (automatische Auswertung); V_m ASM = maximale Aufnahmegeschwindigkeit für das verwendete Aminosäuregemisch ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$); V_m Glukose = entspr. für Glukose; V_m Leu = entspr. für Leucin; V_m Ac = entspr. für Acetat; T_t ASM = "turnover time" für das Aminosäuregemisch (h), T_t Glukose = entspr. für Glukose; T_t Leu = entspr. für Leucin; T_t Ac = entspr. für Acetat; $K_t + S_n$ ASM = Werte für den Faktor " $K_t + S_n$ " für das Aminosäuregemisch ($\mu\text{g C l}^{-1}$); $K_t + S_n$ Ac = entspr. für Acetat; mg C l^{-1} = Konzentration des gelösten organisch gebundenen Kohlenstoffs (DOC); Chlorophyll a = Chlorophyll a Konzentration ($\mu\text{g l}^{-1}$); PO_4^{3-} = Phosphatkonzentration ($\mu\text{g at PO}_4^{3-} \text{ P l}^{-1}$); Temperatur = in situ Temperatur des Wassers ($^{\circ}\text{C}$); spot vol. = "Volumen", das rechnerisch aus der Rotation der Fläche eines "spots" entsteht, spots sind die Abbildungen radioaktiver Bakterien auf dem Röntgenfilm; BSB_{14} = Biochemischer Sauerstoffbedarf in 14 Tagen Inkubation ($\text{mg O}_2 \text{ l}^{-1}$).

mikroautoradiographischen Populationsanalyse (s. Kap. 4.1.2.5) angeführt werden, daß der Anteil der acetataufnehmenden Bakterien an der Gesamtzahl der aktiven Bakterien im Süßwasser beträchtlich größer ist als im Brackwasser. Die relativen Nährstoffparameter DOC und Chlorophyll a liegen mit 27 bzw. 30 %-Anteil im Brackwasser gegenüber den Werten aus der Schwentine etwa im gleichen Bereich wie die mikrobiologischen Zahlen- und Biomasseparameter, die Aufnahmegeschwindigkeit dagegen ist im Brackwasser relativ geringer als sie dem Biomasseanteil der Bakterien zukommen sollte. Das bedeutet, den Bakterien des Brackwassers steht durchschnittlich ungefähr nur 1/4 der organischen Substanz zur Verfügung, der den Bakterien des Flusses als Nahrung zukommt. Aus diesem Nährstoffangebot kann dann auch nur etwa eine bakterielle Biomasse entstehen und erhalten bleiben, die etwa der gleichen Relation entspricht. Aus diesen Überlegungen geht hervor, daß bei allen Unterschieden zwischen den Biotopen und den unterschiedlichen Verläufen der Jahresgänge der Parameter im Mittel eine konstante Relation zwischen der autotrophen Produktion einschließlich der Verunreinigung mit organischer Substanz und der heterotrophen Produktion durch die Bakterien besteht. Eine überschlagsmäßige Berechnung der Bakterienproduktion in den drei untersuchten Biotopen wird im abschließenden Kapitel (6) gegeben und diskutiert.

6 Abschlußbetrachtung

Die in den Kapiteln 4.1 f.f. beschriebenen Aussagen wurden aus einem Fließgewässer (Schwentine) und aus dem Brackwasser der Kieler Förde gewonnen. Daraus ergeben sich natürlich Einschränkungen ihrer Übertragbarkeit auf andere Gewässertypen; Vergleichsmöglichkeiten sind besonders zu stark verunreinigten und eutrophierten Fließgewässern und küstennahem Brackwasser gegeben. Diese Gewässer sind in der Regel von großer wirtschaftlicher Bedeutung und werden sehr vielseitig genutzt. Die Ansprüche, denen die Wasserqualität dieser Regionen gerecht werden soll, sind oft sehr unterschiedlich. So sollen z.B. die stadtnahen Küstengewässer für den Badebetrieb möglichst ungehindert zur Verfügung stehen, die Flüsse und sonstigen Einleitungen in diesem Bereich sind aber häufig mit einer großen Fracht für den Menschen unzuträglicher Stoffe und Organismen belastet. Der Küstenbereich, bestehend aus der Landseite und den Küstengewässern ist daher sowohl von seiner Nutzung als auch in seinem biologischen Geschehen vielfältig miteinander verknüpft. Es ist daher eine interessante Aufgabe, die mikrobiologische Situation dieser Region in einer gemeinsamen Studie ihrer einzelnen Teilbereiche zu betrachten.

Der Schwerpunkt dieser Untersuchung liegt dabei auf den aktiv am heterotrophen Stoffumsatz der Gewässer beteiligten Mikroorganismen, die mit der Mikroautoradiographie untersucht wurden. WRIGHT und HOBBIE (1966) beklagen das Fehlen ursächlicher Informationen bei der Einführung ihrer neuen enzymatischen Methode zur Aktivitätsbestimmung von Bakterien: "although they (die angeführten Methoden) may distinguish between bacterial and algal uptake, our methods are not able to give information on the activity of individual species involved". In der vorliegenden Arbeit wird versucht, zu dieser schwierigen und bedeutsamen Aufgabe einen Beitrag zu leisten.

Über die mikrobielle Aktivität von Meeresgebieten sind zahlreiche Arbeiten erschienen, die teilweise mit den gleichen oder ähnlichen Methoden, wie den hier verwendeten, durchgeführt

wurden (PARSONS und STRICKLAND 1962, WALKER und COLLWELL 1967, GRIFFITHS und MORITA 1973, DIETZ et al. 1976, BERLAND et al. 1976, AZAM und HODSON 1977, GOCKE 1977 a, SIEBURTH et al. 1977, u.a.). Hingegen wurden aus Fließgewässern mit vergleichbaren modernen Methoden nur relativ wenige Untersuchungen durchgeführt (DÜSING 1973, SAUNDERS 1976, ALBRIGHT 1977, RHEINHEIMER 1977 a, b, SPENCER und RAMSAY 1978). Dies mag damit im Zusammenhang stehen, daß in Flüssen bisher häufig Routineuntersuchungen unter hygienischen Gesichtspunkten im Vordergrund standen.

Bei der überwiegenden Zahl gewässermikrobiologischer Untersuchungen werden mikrobiologische Parameter, z.B. Bakterienzahl- und Biomasse, anderen ökologisch wichtigen Parametern, z.B. Salzgehalt, Nährstoffangebot, Phosphatgehalt etc., vergleichend gegenübergestellt, ein Prinzip nach dem auch diese Arbeit verfährt. Dabei ist die Auswahl der zu messenden Parameter natürlich von großer Bedeutung. Außer Acht gelassen werden aber häufig die hydrographischen und meteorologischen Bedingungen, die einen großen Einfluß auf die Verteilung der Bakterien und anderer biotischer und abiotischer Parameter haben können. Zur Einbeziehung dieser wichtigen Daten wäre natürlich in den meisten Fällen ein interdisziplinäres "team" erforderlich, jedoch können auch die routinemäßig von öffentlichen Meßstationen ermittelten Daten wichtige Hinweise liefern. In den Rahmen dieser Arbeit wurden solche Meßwerte mit einbezogen. Besonders für den Faktor des Bedeckungsgrades durch die Bewölkung, der eine Relation zur Lichteinwirkung und damit der Entwicklung des Phytoplankton hat, wurden einige interessante Beziehungen gefunden: Wenn der Bedeckungsgrad, wie er sich am Tage der Probennahme darstellte, mit den gemessenen biologischen Parametern in Beziehung gesetzt wird, ergeben sich nur wenige signifikante Korrelationen. Wird die Berechnung jedoch mit einem Mittelwert der Bedeckung über eine 6-Tage-Periode vor der Probennahme durchgeführt, dann ergibt sich eine große Zahl signifikanter Korrelationen, die in der folgenden Tabelle (19) dargestellt sind. Der 6-Tage-Mittelwert der Bedeckung korreliert mit allen Bakterienparametern, die Bakterienzahl- und Biomasse

Tabelle 19: Korrelationen (r, rs) zwischen verschiedenen Parametern und dem Bedeckungsgrad (integriert über 6 Tage, ein grobes relatives Maß für die Lichteinwirkung auf das Phytoplankton. Zur Erklärung der Abkürzungen s. Tabelle 18. Jeweils links in den Spalten ist die nach der linearen Regression berechnete Irrtumswahrscheinlichkeit, rechts die nach der Spearman-Rang-Korrelation berechnete Irrtumswahrscheinlichkeit eingetragen.

Parameter	Kieler Hafen	Schwentine	Außenförde
V_m ASM	-	-	-
V_m Glukose	-	-	-
V_m Leu	-	1 %, 1 %	-
V_m Ac	-	-	-
MAR a	1 %, 1 %	1 %, 5 %	1 %, 1 %
MAR m	1 %, 1 %	1 %, 1 %	1 %, 1 %
GBZ	1 %, 1 %	1 %, 1 %	1 %, 1 %
$\mu\text{g C l}^{-1}$, GEZ	1 %, 1 %	1 %, 1 %	1 %, 1 %
$\mu\text{g C l}^{-1}$, MAR a	1 %, 5 %	1 %, 1 %	1 %, -
Saprophyten	1 %, 1 %	1 %, 1 %	1 %, 1 %
spot vol.	1 %, -	1 %, 5 %	1 %, 5 %
Temperatur	1 %, 1 %	1 %, 5 %	1 %, 1 %
Chlorophyll a	1 %, -	1 %, 5 %	5 %, 5 %
T_t ASM	-	-	-
T_t Glukose	5 %, -	-	-
T_t Leu	-	-	- , 5 %
T_t Ac	-	1 %, -	-
mg C l^{-1} DOC	-	1 %, 5 %	-
$K_t + S_n$ ASM	1 %, 1 %	5 %, 5 %	1 %, 1 %
$K_t + S_n$ Glukose	-	1 %, -	-
$K_t + S_n$ Leu	5 %, 1 %	5 %, 1 %	- , 1 %
$K_t + S_n$ Ac	1 %, 1 %	1 %, 5 %	- , 5 %
PO_4^{3-}	-	1 %, 1 %	1 %, -

betreffen, mit der Temperatur, dem Chlorophyll a-Gehalt und einigen " $K_t + S_n$ "-Messungen, selten jedoch mit den Aktivitätsparametern einschließlich der T_t (turnover time). Dieser Befund macht deutlich, daß die Abhängigkeit zwischen verschiedenen Faktoren in einigen Fällen nur dann nachgewiesen werden kann, wenn die "Vorgeschichte" des Wasserkörpers, aus dem die Probe entnommen wurde, in die Berechnung mit einbezogen wurde. Dies gilt besonders für solche Parameter, deren jeweilige Konzentration wie im vorliegenden Fall die des Phytoplankton und der Bakterienbiomasse, das Ergebnis einer relativ langfristigen Entwicklung ist. Die jeweilige Stoffwechselaktivität der Mikroorganismen dagegen ist mehr von der momentanen Nährstoffsituation abhängig.

Eine weitere wichtige Voraussetzung für die Relevanz gewässerökologischer Untersuchungen ist der Nachweis der Organismen, die an den Stoffumsetzungen aktiv teilnehmen. Für die Mikroorganismen beinhaltet dies den Nachweis der Relation der aktiven Bakterien zu denen, die inaktiv oder tot sind. Wie in dieser Arbeit nachgewiesen wurde, besteht zwischen dem aktiven Teil der Bakterienpopulation und den gemessenen bakteriellen Aktivitätsparametern eine signifikante Korrelation. Da es keine Methode gibt, mit der wirklich alle irgendwie aktiven Mikroorganismen erfaßt werden können, ist der Begriff der Aktivität stark mit der jeweils eingesetzten Methode verknüpft. Nach den bisher bekannten Methoden können die metabolisch aktiven Bakterien mit der Mikroautoradiographie (HOPPE 1976, 1978), die Bakterien mit aktivem respiratorischen Potential mit der INT-Färbung (ITURRIAGA und RHEINHEIMER 1975) und die teilungsaktiven Zellen mit Hilfe der Rasterelektronenmikroskopie (HAGSTRÖM et al. 1979) bestimmt werden. Wenn ein Vergleich mit quantitativen Aktivitätsparametern der Substrataufnahme durch Bakterien angestrebt wird, bietet die Anwendung des Mikroautoradiographieverfahrens besondere Vorteile, wenn für beide Methoden die gleichen ^3H -Substrate verwendet werden. Mit der INT-Färbung kann die respiratorische Aktivität großer Bakterienzellen nachgewiesen werden; sie versagt jedoch häufig bei

marinen Wasserproben mit einem hohen Anteil kleiner Bakterien (unter 0,5 μ m Durchmesser). In solchen Gewässern könnten auch wegen der sehr geringen Zahl teilungsaktiver Zellen mit der REM-Methode Schwierigkeiten bei der notwendigen statistischen Analyse entstehen.

Die Anwendbarkeit der enzymkinetischen Methode zur Aktivitätsbestimmung bei Bakterien von WRIGHT und HOBBIE (1966), die hier in modifizierter Form benutzt wurde, auf marine Mischpopulationen von Bakterien ist, nachdem die Methode in den allgemeinen Gebrauch gekommen war, bisweilen kritisiert worden (WILLIAMS 1973 ALBRIGHT und WENTWORTH 1976). Andere Methoden, die z.B. die Bestimmung der realen Substrat-Aufnahmegeschwindigkeit ermöglichen sollen, haben jedoch auch Nachteile, die darin bestehen, daß die quantitative Bestimmung der für die Bakterien verwertbaren organischen Verbindungen im Wasser bisher nicht eindeutig gelungen ist (s. Kap. 3.2.4). Als wichtigster verwertbarer Parameter bleibt damit die Bestimmung der "turnover time" der organischen Substanz, die mit beiden Methoden ermittelt werden kann.

Die Ergebnisse der Messungen der verschiedenen Parameter in den untersuchten Biotopen sind bereits in vorherigen Kapiteln ausführlich dargestellt und teilweise interpretiert worden. Von Interesse ist darüberhinaus ein Vergleich der erhaltenen Werte mit denen anderer Autoren aus vergleichbaren Gewässern. Die Substrataufnahme für Glukose liegt mit durchschnittlich 0,107 μ g C $l^{-1}h^{-1}$ zwischen der, die z.B. von GOCKE (1977 a) in der zentralen Ostsee mit 0,01 - 0,06 μ g C $l^{-1}h^{-1}$ und von SEKI et al. (1975) mit 7,2 μ g C $l^{-1}h^{-1}$ in der Tokyo Bay gefunden wurde. Gegenüber küstenfernen Meeresgebieten weist die Aufnahmegeschwindigkeit im Untersuchungsgebiet auch beträchtlich größere jahreszeitliche Schwankungen auf. Sie ändert sich in der Kieler Förde für Glukose um den Faktor 100, in der offenen Kieler Bucht etwa um den Faktor 10 (GOCKE 1977 c). Die "turnover time" nimmt in der Regel von außen in Richtung auf die Küste und in den Flüssen ab, obgleich mit einem höheren Eintrag organischer Substanz in Küstennähe und in den Flüssen zu rechnen ist. Eine Erklärung dafür könnte in der unterschiedlichen maximalen Substrataufnahme-

geschwindigkeit pro aktiver Bakterienzelle gesehen werden, die z.B. im Jahresmittel in der Förde für Glukose bei $1,1 \times 10^{-10}$ ug C h⁻¹ und in der Schwentine bei $2,467 \times 10^{-10}$ ug C h⁻¹ liegt. Bezogen auf eine bakterielle Biomasseeinheit von 1 ug C aktiver Bakterienbiomasse wird dieses Verhältnis sogar noch ungünstiger, es werden pro Biomasseeinheit eine Glukoseaufnahme von 0,0085 ug C h⁻¹ in der Förde und eine solche von 0,0368 ug C h⁻¹ in der Schwentine gefunden. Ähnliche Relationen ergeben sich auch für die übrigen geprüften Substrate. Auch wenn man davon ausgeht, daß sich bei der Substrataufnahme der autochthonen Bakterien des Meeres unter den natürlichen Nährstoffbedingungen eine etwas günstigere Relation mit den "Süßwasserbakterien" ergeben kann, bleibt doch festzustellen, daß die Bakterien des Flusses sowie der verunreinigten Küstengebiete eine höhere individuelle Substrataufnahme zeigen als die des offenen Meeres.

An diese Betrachtungen und Berechnungen können Überlegungen über die unterschiedlichen Relationen von Saprophyten und der Gesamtbakterienzahl in den untersuchten Biotopen angeschlossen werden. Für das Brackwassergebiet ergab sich eine starke Abnahme der Saprophyten mit zunehmender Küstenentfernung. Nach JANNASCH (zitiert nach GOCKE 1977 a) kann ein hoher Anteil der Saprophyten an der Gesamtbakterienzahl als ein Zeichen von Eutrophierung (oder Verschmutzung) gedeutet werden. Eine grundsätzliche Parallelität der Saprophytenzahl mit der Gesamtbakterienzahl besteht in den Brackwassergebieten nicht. Dies deutet darauf hin, daß beide Gruppen, die Saprophyten und die übrigen Bakterien, teilweise anderer Herkunft sind und unter verschiedenen Nährstoffbedingungen gedeihen. Nach JANNASCH (1969) kann der Unterschied darin gesehen werden, daß die überwiegende Zahl der autochthonen Bakterien schon bei relativ geringem Nährstoffangebot eine hohe Substrataufnahme aufweist (= niedriger K_t-Wert), während die andere Gruppe (überwiegend Saprophyten) erst bei relativ hohem Nährstoffangebot aktiv wird.

Im Flußwasser dagegen konnte eine hervorragende Korrelation zwischen der Saprophytenzahl und der Gesamtbakterienzahl nachge-

wiesen werden. Wie kann es dazu kommen, daß nur ein bestimmter stets gleichbleibender Teil der insgesamt vorhandenen Bakterien auf einem Nähragar Kolonien bildet? Da das Angebot an organischen Nährstoffen in einem verunreinigten Fluß stets hoch ist, kann davon ausgegangen werden, daß die meisten Bakterien bezüglich ihrer Nährstoffansprüche zu den Saprophyten zu rechnen sind. Das wird auch durch den relativ hohen Anteil der Saprophyten an der Gesamtbakterienzahl belegt. Die mikrobiologischen Untersuchungen haben nun ergeben, daß das Schwentinewasser stets reich an Partikeln war, die sehr dicht mit Bakterien bewachsen waren. Es kann angenommen werden, daß von diesen Partikeln Bakterien an das umgebende Wasser abgegeben werden. So könnte sich eine ziemlich konstante Relation zwischen angehefteten und freilebenden Bakterien einstellen. Wenn man akzeptiert, daß Bakterienkolonien auf Agar aus solchen mit bakteriellen Mikrokolonien bewachsenen Partikeln gebildet werden, würden die Saprophytenzahlen in verunreinigtem Flußwasser im wesentlichen der Partikelzahl entsprechen und die Gesamtbakterienzahl sich aus diesen und den überwiegend freilebenden Bakterien zusammensetzen. Eine genaue mikroskopische Analyse bestätigt diese Anschauung teilweise. In einer Wasserprobe der Schwentine (März 1981) waren $189 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$ bewachsene Partikel (mit Bakterienbewuchs ≥ 3) gezählt worden; $156 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$ Kolonien wurden auf Nähragar ermittelt (Saprophyten). Im Durchschnitt wurden an den kleinen Partikeln 5 Bakterien gezählt. Die Gesamtzahl der Bakterien betrug 7052×10^3 Bakterien pro ml.

Natürlich ist dieses eine Hypothese, die hier nur an einem Beispiel belegt wird, es könnte auch sein, daß es im Flußwasser neben den bisher beschriebenen "echten Saprophyten" und den "oligocarbohilien" Bakterien noch andere Typen bezüglich ihrer Substrataffinität gibt, die zwar dem Typ der Saprophyten nahe stehen, aber nicht auf den verwendeten Nähragarplatten wachsen.

Die Messungen aus der Schwentine, die in dieser Untersuchung als exemplarisch für einen verunreinigten kleinen Fluß angesehen werden, stimmen für die Gesamtbakterienzahl in der Größenordnung mit den Werten von RHEINHEIMER (1977 a) überein, dessen

Gesamtbakterienzahl in demselben Fluß $13,2 \times 10^6$ Bakterien pro ml betrug gegenüber $8,2 \times 10^6$ in dieser Untersuchung. Es besteht auch eine relativ gute Übereinstimmung mit den Gesamtbakterienzahlen aus der Elbe, soweit diese nicht aus dem von der Tide beeinflussten Gebiet stammen. Die Saprophytenzahl dagegen ist im Jahresmittel in der Schwentine beträchtlich (ca. $2,3 \times$) höher als in der Elbe. Da nach RHEINHEIMER (1977 a) die Saprophytenzahl als ein Indiz für die Belastung eines Gewässers, z.B. mit kommunalem Abwasser, angesehen werden kann, bedeutet dies eine stärkere Belastung des kleinen Flusses gegenüber dem großen Strom. In diesen Zusammenhang passen auch die sehr niedrigen Saprophytenzahlen die ALBRIGHT (1977) im Frazer-river (British Columbia, Canada) nachwies, die im Jahresgang nur relativ geringe Schwankungen zeigten (Extremwerte 3000 - 20000 Saprophyten pro ml). Diese Saprophytenzahlen eines Flusses liegen im Bereich dessen, was in der Kieler Förde, also einem Brackwassergebiet gemessen wurde. Entsprechend liegt auch das für Glukose gemessene heterotrophe Potential im Frazer-river im Bereich der Werte, die in den angrenzenden Küstengewässern gemessen wurden (ALBRIGHT 1977). Dies trifft auch im Vergleich mit den Werten der heterotrophen Glukose-Aufnahme in der Kieler Innenförde zu. Zur Ergänzung seien auch die Ergebnisse von SPENCER und RAMSAY (1978) aus einigen neuseeländischen Flüssen angeführt. Diese Autoren stellten sowohl in verunreinigten Flüssen als auch in saubereren Flüssen bei einer nur geringen Fluktuation der Gesamtbakterienzahlen (von $0,64 - 1,94 \times 10^6$ ml⁻¹, bzw. $0,15 - 0,26 \times 10^6$ ml⁻¹) eine sehr starke Veränderlichkeit des heterotrophen Potentials für die Glukose-Aufnahme fest (von $0,0035 - 18,4$ ug Glukose l⁻¹h⁻¹, bzw. $0,0091 - 0,189$ ug Glukose l⁻¹h⁻¹). Die Fluktuation der Gesamtbakterienzahl ist auch in der Kieler Förde und in der Schwentine gering ($0,91 - 4,66 \times 10^6$ ml⁻¹, bzw. $2,15 - 12,91 \times 10^6$ ml⁻¹). Das heterotrophe Potential der Glukose-Aufnahme zeigt aber nur in der verunreinigten Schwentine eine etwa entsprechende Relation ($0,2 - 1,9$ ug C l⁻¹h⁻¹), während in der Innenförde eine viel stärkere Fluktuation ($0,007 - 0,55$ ug C l⁻¹h⁻¹), ähnlich der

in den neuseeländischen Flüssen, auftritt. Ein Vergleich der Gesamtbakterienzahlen zeigt aber, daß sowohl der eutrophierte "Waikato River" als auch die saubereren "South Island Rivers" in ihrem Bakteriengehalt viel eher dem Brackwassergebiet der Förde als der verunreinigten Schwentine ähneln. Es kann also nach den dargelegten Beispielen festgestellt werden, daß bei vergleichbaren Temperaturverhältnissen und ähnlicher Fluktationsbreite der Bakterienzahlen die heterotrophe Aktivität der Bakterien bei einem Biotop mit niedrigen Bakterienzahlen offenbar viel stärkeren Schwankungen unterliegt als bei relativ hohen Bakterienzahlen. Eine mögliche Erklärung hierfür kann vielleicht in dem unterschiedlichen Nährstoffangebot und in der Nährstoffnachlieferung gesehen werden. In einem verunreinigten Fluß mit stets hoher Nährstoffnachlieferung könnte durch eine weitere Erhöhung der Nährstoffe kaum noch eine Vergrößerung der Aufnahmegeschwindigkeit der einzelnen Bakterienzellen erreicht werden, das heterotrophe Potential ist also der Bakterienzahl oder besser dessen Biomasse etwa proportional. In einem vergleichsweise wenig verunreinigten Brackwassergebiet dagegen kann eine Erhöhung des Nährstoffangebotes zu einer Vergrößerung des heterotrophen Potentials führen, die über die Proportionalität zur Bakterienzahl weit hinausgeht, wenn z.B. durch Populationsänderungen eine entsprechend stärkere Aufnahme des Substrates (z.B. Glukose) eintritt.

Für den Fördebereich kann allgemein angenommen werden, daß zu Zeiten niedriger Bakterienzahlen, z.B. im Winter, die sehr kleinen autochthonen Meeresbakterien mit "oligocarbophilen" Eigenschaften dominieren, während zu Zeiten hoher Bakterienzahlen auf Grund der hydrographischen Situation wasserverschmutzende Einflüsse wirksam werden oder eine Algenblüte am Ende ihrer Entwicklung steht und eine starke Nährstoffnachlieferung bewirkt. Diese Erscheinungen gehen mit einer deutlichen Veränderung der Bakterienpopulationen einher. In der Schwentine dagegen wurde ähnliches nicht beobachtet. Auf den hypothetischen Charakter dieser enzymkinetisch/populationsdynamischen Erklärungen, die hier sehr vereinfacht wurden, muß jedoch hingewiesen werden.

Eine weitere Frage, die an Hand des gewonnenen Datenmaterials diskutiert werden kann, ist die der bakteriellen Biomasseproduktion in den untersuchten Gewässern. Die Bakterien können trotz ihrer geringen Größe auf verschiedene Weise in das Nahrungsgefüge eines Biotops einbezogen werden. Als Aufwuchs auf festen Substraten vermögen sie der Ernährung "weidender" Organismen zu dienen, was u.a. von RIEPER (1978) nachgewiesen wurde. Bakterioplankton wird von filtrierenden Organismen besonders dann nutzbar sein, wenn es in größeren Aggregaten oder als Aufwuchs an Detrituspartikeln vorliegt (SEKI und KENNEDY 1969, SOROKIN 1971, 1973). In dieser Feststellung könnte eine Begründung für den relativ geringen Anteil der an Partikeln festgehefteten Bakterien in Relation zur Gesamtbakterienzahl gesehen werden. Der geringe Anteil der angehefteten Bakterien bedeutet nicht, daß die organischen Partikel wenig bewachsen waren, sondern daß nur wenig Partikel, diese aber meist mit starkem Bakterienbewuchs, gefunden wurden. Andererseits spielt in dem untersuchten Flachwassergebiet aber natürlich auch die Sedimentation eine wichtige Rolle. Hier bieten sich für zukünftige Untersuchungen Fragestellungen an, die über die Wechselwirkungen zwischen Bakterien, Phytoplankton und organischer Substanz hinausgehend die weiteren Stufen der Nahrungskette miteinbeziehen. Methodische Vorschläge zur Tracer-Markierung von Bakterien in "Freßversuchen" und erste Ergebnisse wurden in neuerer Zeit von KING et al. (1980) veröffentlicht.

Für die Organismen, die Bakterien als Nahrung verwerten können, ist die von einem bestimmten "standing stock" an Bakterien ausgehende bakterielle Biomasseproduktion von großer Bedeutung. Die Biomasseproduktion der Bakterien kann aus der Generationszeit der Bakterien und deren Zahl bzw. Biomasse berechnet werden. Die Biomasseproduktion wird hier aus der Biomasse der aktiven Bakterien und der von MEYER-REIL (1977) angegebenen Generationszeit für die teilungsaktiven Bakterien abgeleitet. Sie betrug im Jahresdurchschnitt etwa 63 g C m^{-2} an der Station in der Kieler Innenförde (mittlere Wassertiefe ca. 12 m) und 56 g C m^{-2} an der Station der Außenförde (mittlere Wassertiefe

18 m). Eine bessere Vergleichbarkeit ergibt die Umrechnung auf g C m^{-3} und Jahr, sie beträgt ca. 5 (Innenförde), 3 (Außenförde) bzw. 10 (Schwentine). Im Vergleich zu den Phytoplanktonproduktionswerten von PROBST (1977) von ca. 200 g C m^{-2} und Jahr in der Innenförde und von 158 g C m^{-2} und Jahr am Ausgang der Eckernförder Bucht, einer Station, die in Bezug auf den Landeinfluß Ähnlichkeit mit der Außenstation der Kieler Förde hat, kann festgestellt werden, daß die heterotrophe Bakterienproduktion etwa $1/3$ bis $1/4$ der Nettoprimärproduktion beträgt. Diese Angaben liegen im Rahmen der Werte, die GERLACH (1958) für die Produktionsverhältnisse im Meer angibt. Durch zahlreiche experimentelle Untersuchungen konnte eine Exsudation photosynthetisch produzierter Verbindungen von ca. 20 % der Primärproduktion und die Aufnahme dieser Exsudate durch Bakterien nachgewiesen werden (THOMAS 1971, BERMAN und HOLM-HANSEN 1974, DERENBACH und WILLIAMS 1974, ITURRIAGA und HOPPE 1977, u.a.). Überschlagsmäßig kann man daraus berechnen, daß in der Wassersäule während der Zeit der Phytoplanktonentwicklung ca. $2/3$ der Bakterienproduktion aus den Phytoplanktonexsudaten gebildet wird, etwa $1/3$ würde auf die Aufnahme anderer Nährstoffe entfallen (Abbau partikulärer organischer Substanz, Stoffe der allochthonen Verschmutzung). Die gemessenen Werte der bakteriellen Biomasseproduktion und die Relation zwischen Primärproduktion und der bakteriellen heterotrophen Produktion stimmen weitgehend mit neuen Angaben von FERGUSON und RUBLEE (1976), MEYER-REIL (1977) und HAGSTRÖM et al. (1979) überein, die aus der Ostsee und anderen Meeresgebieten mit verschiedenen Methoden gefunden wurden. Dem bisher nur schwer zugänglichen Beitrag der Mikroorganismen zur Erhaltung des Nahrungsgefüges in einem Gewässerbiotop kann damit, wenigstens regional, ein wiederholt gemessener Wert zugeordnet werden, der auf Grund seiner Höhe die potentiell große Bedeutung der Bakterien für die Folgeglieder der Nahrungskette unterstreicht.

Ein wichtiges Regulativ für die Erhaltung und Anpassungsfähigkeit einer Bakterienpopulation, diese Ansicht sei am Schluß dieser Arbeit noch einmal vertreten, scheint aber neben der Adaptation an das jeweils verfügbare Substrat und der mehr oder weniger

großen Toleranz gegen Umwelteinflüsse die Möglichkeit des Überlebens bei sehr niedriger Aktivität der Substrataufnahme in Gewässern mit vergleichsweise sehr geringer Nährstoffnachlieferung zu sein. Anhaltspunkte hierfür geben die autoradiographischen Befunde dieser Arbeit, nach denen stets ein großer Anteil (meist über die Hälfte) der vorhandenen Bakterien unter einem sehr niedrigen Aktivitätsniveau existiert. Diese Fraktion, deren Zustand von STEVENSON (1978) als "bacterial dormancy" beschrieben wurde, kann zum Ausgangspunkt für weitere Untersuchungen gewählt werden, die für das bakterielle Leben unter extremen Bedingungen aufschlußreich sein können. Die Anregung gilt sowohl für marine Gebiete als auch für limnische Gewässer, die trotz unterschiedlicher Wasserqualität und physikalisch-chemischer Voraussetzungen stets einem wechselnden Teil der Bakterienpopulation geeignete, dem Rest aber wenig förderliche Bedingungen bieten.

7 Zusammenfassung

Die heterotrophen Bakterien haben in der Natur wichtige ökologische Funktionen, die von keiner anderen Organismen-Gruppe eines Biotops übernommen werden können. Im pelagischen Bereich von Gewässern erstreckt sich ihre Tätigkeit vor allem auf die Remineralisierung und Inkorporation gelöster organischer Substanzen. Die Gewässer, die für diese Untersuchung gewählt wurden, können als repräsentativ gelten für die abwasserbelastete Küstenregion im deutschen und skandinavischen Ostseebereich und teilweise auch anderer Meeresgebiete mit gemäßigttem Klima. Sie stehen durch ihre geographische Lage in einem engen hydrographischen Zusammenhang. Der Übergang vom Süßwasser (Schwentine) zu einem stark belasteten brackigen Hafengewässer (Kieler Innenförde) und einem Meeresgebiet mit geringerem Küsteneinfluß (Kieler Außenförde) geht mit tiefgreifenden Änderungen der mikrobiologischen Aktivität und Zusammensetzung der Bakterienpopulation einher, die auch von Bedeutung für den Kohlenstoffkreislauf und die Folgeglieder der Nahrungskette sein können.

Ausgehend von diesen Überlegungen verfolgt die vorliegende Arbeit im wesentlichen folgende Ziele:

- 1) Ermittlung des jahreszeitlichen Verlaufs wichtiger Bakterienparameter (Gesamtbakterienzahl, Bakterienbiomasse, Anzahl aktiver Bakterien, heterotrophes Potential, u.a.) in drei Gewässerbiotopen: in Brackwassergebieten mit geringem und starkem Landeinfluß sowie einem verunreinigten Fluß.
- 2) Entwicklung und Einsatz mikrobiologischer Methoden, die die Messung der Bakterienaktivität unter weitgehend natürlichen Bedingungen ermöglichen (Mikroautoradiographie, INT-Vitalfärbung, ³H-Aufnahmekinetik).
- 3) Vergleich der Meßreihen der mikrobiologischen und der Begleitparameter. Ermittlung der Unterschiede und Übereinstimmungen zwischen den drei Gewässerbiotopen hinsichtlich der Bakterienaktivität und der Ursachen, von denen die Entwicklung und Wirkung der Bakterien jeweils abhängig ist.

Die Themenstellung und die Auswahl von Biotopen mit stark variierendem Salzgehalt erforderte die Entwicklung einer Methode zur Bestimmung des wechselnden Anteils der aktiven Bakterien an der Gesamtbakterienpopulation des Wassers. Die Mikroautoradiographie mit Hilfe eines Tritium markierten Aminosäurengemisches (das in seiner Zusammenstellung einem Chlorella-Hydrolysat entspricht) und anderer Testsubstrate erwies sich in ihrer Version mit automatischer Auswertung für diesen Zweck als sehr geeignet. Die Methode erlaubt es, die Inkorporation sehr geringer Konzentrationen leicht abbaubarer Substrate durch Bakterien mit einem hochempfindlichen Röntgenfilm (Kodak AR 10, stripping film) nachzuweisen. Die Applizierung der markierten Organismen auf den Röntgenfilm erfolgt dabei weitgehend unter Vermeidung der schwierigen Dunkelkammerarbeit. Hierdurch und durch die Konstruktion geeigneter Hilfsapparaturen konnte das komplizierte Verfahren der Mikroautoradiographie ohne Einbuße an Präzision für ökologische Serienuntersuchungen nutzbar gemacht werden.

Die heterotrophe Aktivität der Bakterien wurde mit Hilfe einer Enzym-kinetischen Methode bestimmt, die ebenfalls mit tritiierten Substraten durchgeführt wird. Die größere Universalität dieser Methode gegenüber dem üblichen ^{14}C -Verfahren erleichterte die Messung des heterotrophen Potentials in den drei Biotopen der Untersuchung, die sehr verschiedene Verschmutzungsgrade aufwiesen.

Für die Bestimmung der Atmungsaktivität von Bakterien und Phyto- sowie Zooplanktonorganismen wurde die INT-Vitalfärbung benutzt, die insbesondere bei bakteriellen Aufwuchsstudien gute Ergebnisse liefert und in Verbindung mit Mikroautoradiographie und Rasterelektronenmikroskopie einen Einblick in die Struktur und das physiologische Geschehen von Mikrobiotopen gewährt.

Die Durchschnittswerte der Bakterienzahlen (ml^{-1}) zeigten in den zu vergleichenden Brackwasser- und Süßwasserbiotopen auf Grund des unterschiedlichen Verschmutzungsgrades starke Ab-

weichungen. Sie betragen im Brackwasser an der Station Baggerloch im Kieler Hafen an der Oberfläche $20 \cdot 10^6$, an der Station Laboe, mit geringerem Küsteneinfluß in der Kieler Außenförde gelegen, entsprechend $1,9 \cdot 10^6$. In der Schwentine war die Bakterienzahl dagegen im Durchschnitt beträchtlich höher ($8,2 \cdot 10^6$). Ähnlich verhielt sich die Biomasse der Bakterien ($\mu\text{g C l}^{-1}$), die im Jahresmittel $19,3$ in der Kieler Innenförde, $15,9$ in der Kieler Außenförde und $86,0$ in der Schwentine betragen.

Der mit Hilfe der Mikroautoradiographie ermittelte Anteil der "aktiven Bakterien" an der Gesamtbakterienzahl betrug im Brackwasser der Innenförde durchschnittliche 47 %, in dem Fluß 44 % und in der weniger eutrophierten Außenförde 38 %. Während der größte Anteil der aktiven Bakterien im Sommer mit ca. 62 % ermittelt wurde, belief sich dieser in der kalten Jahreszeit auf nur ca. 8 % in der Kieler Förde.

Was die Saprophyten betrifft, die auf Hefeextrakt-Pepton-Nährböden ermittelt wurden, ist festzustellen, daß ihr Anteil an der aktiven Bakterienpopulation mit ca. 7,0 % im Süßwasser beträchtlich größer ist als im Brackwasser (1,9 %). In der Schwentine besteht zu allen Jahreszeiten eine konstante Relation zwischen Saprophytenzahl und Gesamtbakterienzahl. In der Förde finden die Saprophyten nur gelegentlich günstige Wachstumsbedingungen, so daß eine feste Relation zur Gesamtbakterienzahl nicht besteht.

Mit der Autoradiographie wurde festgestellt, daß von den größtenteils auf herkömmlichen Nährmedien nicht kultivierbaren aktiven Bakterien ca. 2/3 Glukose und ca. 1/3 Acetat aufnehmen können, in der Außenförde ist der Anteil der Acetat-aufnehmenden Bakterien mit ca. 1/4 etwas geringer. Das heterotrophe Potential (V_m , $\mu\text{g C l}^{-1}\text{h}^{-1}$) beträgt im Brackwasser der Innenförde für Glukose 0,10, für Leucin 0,05 und für Acetat 0,17, in der Schwentine dagegen 0,90 (Glukose) 0,28 (Leucin) und 5,26 (Acetat). Hier zeigt sich ein unproportional starker Anstieg der Acetataufnahme im Süßwasser, zu dessen Erklärung eine stärkere Nachlieferung des Substrates im teilweise anaeroben Staubereich

des Flusses angenommen wird.

Die "turnover time" (T_t) für die natürliche Substratkonzentration der angebotenen markierten Verbindungen beträgt für ein Aminosäurengemisch 37, für Glukose 24, für Leucin 37 und für Acetat 141 Stunden. Trotz sehr unterschiedlicher Aufnahmepotentiale (V_m) und natürlicher Substratkonzentration ist die Umsatzrate, die als relatives Maß für die Selbstreinigungskraft der Gewässer angesehen werden kann, für die untersuchten Brackwassergebiete und den Fluß überraschend ähnlich.

Neben diesen quantitativen Messungen der Bakterienaktivität werden Beobachtungen über die heterotrophe Substrataufnahme bei Phytoplankton mitgeteilt. Unter den gegebenen Bedingungen konnte für fast alle im Brackwasser der Förde vorkommenden Phytoplanktonalgen eine schwache Aufnahme verschiedener wasserlöslicher organischer Substrate festgestellt werden. Die auffallend starke Bakterienentwicklung im Zusammenhang mit der eutrophierungsbedingten Massenentwicklung von fädigen Cyanophyten führte zu einer ergänzenden Untersuchung über den Bakterienbewuchs von *Nodularia spumigena* und Partikeln.

Die wesentlichen mikrobiologischen Unterschiede zwischen den Brackwasserbiotopen und einem untersuchten Süßwasserbiotop (Schwentine) bestehen in den unterschiedlichen Ursachen für die heterotrophe Aktivität der Bakterien, die in den Brackwassergebieten hauptsächlich von dem eutrophierungsabhängigen Phytoplanktongehalt im verunreinigten Fluß dagegen von dem jeweiligen Eintrag an Schmutzstoffen und allochthonen Bakterien abhängt.

Während in den untersuchten Brackwassergebieten eine starke Ähnlichkeit der Jahresgänge der bakteriellen Aufnahme verschiedener organischer Substrate beobachtet wurde, sind in dem Fluß offenbar verschiedene Gruppen von Bakterien für die Aufnahme dieser Substrate spezialisiert, so daß die entsprechenden Jahresgänge starke Abweichungen aufweisen. In allen drei Biotopen wurde eine starke Abhängigkeit zwischen der heterotrophen Substrataufnahme und der autoradiographisch ermittelten Zahl und Biomasse der aktiven Bakterien festgestellt, so daß die Messung

dieser Parameter als eine aufschlußreiche neue Möglichkeit zur mikrobiologischen Charakterisierung von Gewässern angesehen wird.



8 Literaturverzeichnis

- AHRENS, R.: Ökologische Untersuchungen an sternbildenden Agrobacterium-Arten aus der Ostsee. Kieler Meeresforsch. 25, 190 - 204 (1969).
- ALBRIGHT, L.J.: Heterotrophic bacterial dynamics in the lower Frazer river, its estuary and Georgia Strait, British Columbia, Canada. Mar. Biol. 39, 203 - 211 (1977).
- & J.W. WENTWORTH: Experimental errors associated with the heterotrophic activity technique. Zeitschrift f. Allgem. Mikrobiol. 16, 149 - 153 (1976).
- ALLEN, H.L.: Dissolved organic carbon utilization in size-fractionated algal and bacterial communities. Int. Revue ges. Hydrobiol. 56, 731 - 749 (1971).
- ANDERSON, G.C. & R.P. ZEUTSCHEL: Release of dissolved organic matter by marine phytoplankton in coastal and offshore areas of the Northeast Pacific Ocean. Limnol. Oceanogr. 15, 402 - 407 (1970).
- AZAM, F. & O. HOLM-HANSEN: Use of tritiated substrates in the study of heterotrophy in seawater. Mar. Biol. 23, 191 - 196 (1973).
- & R.E. HODSON: Size distribution and activity of marine heterotrophs. Limnol. Oceanogr. 22, 492 - 501 (1977).
- BANSEMIR, K. & G. RHEINHEIMER: Bakteriologische Untersuchungen über die Bildung von Schwefelwasserstoff in einer Vertiefung der inneren Kieler Förde. Kieler Meeresforsch. 30, 91 - 98 (1974).
- BERGER, G.: Das Problem der Meeresverschmutzung. Wasser u. Abwasser Forsch. 1, 3 - 24 (1973).
- BERLAND, B.R., D.J. BONIN, J.-P. DURBEC & S.Y. MAESTRINI: Bactéries hétérotrophes aérobies prélevées devant le delta du Rhone. II - Détermination des exigences nutritionnelles. Comparaison avec des souches provenant d' autres biotopes. Hydrobiologia 49, 123 - 128 (1976).
- BERMAN, T. & O. HOLM-HANSEN: Release of photoassimilated carbon as dissolved organic matter by marine phytoplankton. Mar. Biol. 28, 305 - 310 (1974)

BÖLTER, M: Jahresbericht des Instituts für Meereskunde
1978, 60 (1979).

- , L.-A. MEYER-REIL & B. PROBST: Comparative analysis of data
measured in the brackish water of the Kiel Fjord and the
Kiel Bight. In: RHEINHEIMER, G. (Hrsg.): Microbial ecology
of a brackish water environment. Springer Verlag, Berlin,
Heidelberg, New York, 249 - 280 (1977).

BROCK, T.D.: Bacterial growth rate in the sea: direct analysis
by thymidine autoradiography. Science 155, 81 - 83 (1967).

- : Microbial growth rates in nature. Bact. Rev. 35, 39 - 58
(1971).

BRYAN, J.R., J.P. RILEY & P.J. Leb WILLIAMS: A Winkler procedure
for making precise measurements of oxygen concentration for
productivity and related studies. J. Expl. Mar. Biol. Ecol.
21, 191 - 197 (1976).

CAHET, G. & G. JAQUES: Assimilation de glucose dans la zone
de divergence de Méditerranée Nord-occidentale. Int. Revue.
ges. Hydrobiol. 61, 649 - 658 (1976).

CAVALLI-SFORZA, L. (1969): Biometrie. G. Fischer Verlag, Stuttgart.

CRAWFORD, C.C., J.E. HOBBIE & K.L. WEBB: Utilization of dissolved
organic compounds by microorganisms in an estuary. In: STEVEN-
SON, L.H. & R.R. COLWELL (Ed.): Estuarine microbial ecology.
Univ. of South Carolina Press, Columbia, 169 - 180 (1973).

DALEY, R.J. & J.E. HOBBIE: Direct counts of aquatic bacteria
by a modified epifluorescent technique. Limnol. Oceanogr. 20,
875 - 882 (1975).

DAWSON, R., M. BÖLTER & U. PALMGREN (1979), unveröffentlichte
Mitteilung.

DERENBACH, J.B. & P.J. Leb. WILLIAMS: Autotrophic and bacterial
production: fractionation of plankton populations by diffe-
rential filtration of samples from the English Channel. Mar.
Biol. 25, 263 - 269 (1974).

DIETZ, A.S., L.J. ALBRIGHT & T. TOUMINEN: Heterotrophic ac-
tivities of bacterioneuston and bacterioplankton. Can. J.
Microbiol. 22, 1699 - 1709 (1976).

- - - : Alternative model
and approach for determining microbial heterotrophic ac-
tivities in aquatic systems. Appl. Environm. Microbiol. 33,
817 - 823 (1977).

DREBES, G.: Marines Phytoplankton. Georg Thieme, Stuttgart
(1974).

- DURIE, B.G.M. & S.E. SALMON: Scintillation autoradiography. *Science* 190, 1093 - 1095 (1975).
- DÜSING, F.: Zur Stoffwechselfeldynamik der fließenden Welle: bakterieller Abbau gelöster organischer Komponenten, Diss., Kiel, 154 S. (1973).
- EHRHARDT, M.: A new method for the automatic measurement of dissolved organic carbon in sea water. *Deep-Sea Res.* 16, 393 - 397 (1969).
- FAUST, M.A. & D.L. CORRELL: Autoradiographic study to detect metabolically active phytoplankton and bacteria in Rhode River estuary. *Mar. Biol.* 41, 293 - 305 (1977).
- FENCHEL, T.: Suspension feeding in ciliated protozoa: feeding rates and their ecological significance. *Microbiol. Ecol.* 6, 13 - 25 (1980).
- FERGUSON, R.L. & P. RUBLEE: Contribution of bacteria to standing crop of coastal plankton. *Limnol. Oceanogr.* 21, 141 - 145 (1976).
- FISCHER, B.: Die Bakterien des Meeres. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung, Kiel und Leipzig, 4, 1 - 83 (1894).
- : Über die Verunreinigung des Kieler Hafens. *Z.f. Hyg.* 23, 1 - 141 (1896).
- FLIERMANS, C.B. & E.L. SCHMIDT: Autoradiography and immunofluorescence combined for autecological study of single cell activity with *Nitrobacter* as a model system. *Appl. microbiol.* 30, 676 - 684 (1975).
- FOGG, G.E.: The extracellular products of algae. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 4, 195 - 212 (1966).
- , N.F. BURTON & S.J. COUGHLAN: The occurrence of glycollic acid in antarctic water. *Br. Antarct. Surv. Bull.* 41 & 42, 193 - 197 (1975).
- FOTT, B.: Algenkunde. G. Fischer Verlag, Jena (1971).
- GARGAS, E.: A manual for phytoplankton primary production studies in the Baltic. *The Baltic Marine Biologists*, Publ. No. 2 (1975).
- GERLACH, A.: Ein Schema der Produktionsverhältnisse im Meer. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven* 11, 61 - 64 (1958).
- GOCKE, K.: Methodische Probleme bei Untersuchungen zur mikrobiellen Stoffaufnahme in Gewässern. *Kieler Meeresforsch.* 30, 12 - 33 (1974 a).
- : Untersuchungen über den Einfluß des Salzgehalts auf die Aktivität von Bakterienpopulationen des Süß- und Abwassers. *Kieler Meeresforsch.* 30, 99 - 106 (1974 b).

- GOCKE, K.: Untersuchungen über die Aufnahme von gelöster Glukose unter natürlichen Verhältnissen durch größenfraktioniertes Nano- und Ultrananoplankton. Kieler Meeresforsch. 31, 87 - 94 (1975 a).
- : Studies on short term variations of heterotrophic activity in the Kiel Fjord. Mar. Biol. 33, 49 - 55 (1975 b).
 - : Respiration von gelösten organischen Verbindungen durch natürliche Mikroorganismen-Populationen. Ein Vergleich zwischen verschiedenen Biotopen. Mar. Biol. 35, 375 - 383 (1976).
 - : Untersuchungen über die heterotrophe Aktivität in der zentralen Ostsee. Mar. Biol. 40, 87 - 94 (1977 a).
 - : Comparison of methods for determining the turnover times of dissolved organic compounds. Mar. Biol. 42, 131 - 141 (1977 b).
 - : Heterotrophic activity. In: G. RHEINHEIMER: Microbial activity of a brackish water environment. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 198 - 222 (1977 c).
 - : Untersuchungen über den Jahreszyklus der heterotrophen Aktivität in der Kieler Förde. Arch. Hydrobiol. 82, 123 - 141 (1978).
 - & H.-G. HOPPE: Determination of organic substances and respiration potential. In: G. RHEINHEIMER: Microbial ecology of a brackish water environment. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 61 - 70 (1977).
- GRASSHOFF, K.: Methods of seawater analysis. Verlag Chemie, Weinheim (1976).
- GRIFFITHS, R.P. & P.Y. MORITA: Salinity effects on glucose uptake and catabolism in the obligately psychrophilic marine bacterium *Vibrio marinus*. Mar. Biol. 23, 177 - 182, (1973).
- GRIFFITHS, R.P., S.S. HAYASAKA, T.M. McNAMARA & R.Y. MORITA: Comparison between two methods of assaying relative microbial activity in marine environments. Appl. Environ. Microbiol. 34, 801 - 805 (1977).
- GUNKEL, W.: Daten zur Bakterienverteilung in der Nordsee. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, Sonderbd., 80 - 89 (1963).
- : Einwirkungen des kalten Winters 1962/63 auf die Bakterienpopulationen vor Helgoland. Helgoländer wiss. Meeresunters. 10, 246 - 256 (1964).
- HAGSTRÖM, A., U. LARSSON, P. HÖRSTEDT & S. NORMARK: Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments. Appl. and Environment. Microbiol. 37, 805 - 812 (1979).

- HELLEBUST, J.A.: Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 10, 192 - 206 (1965).
- HERBST, V. & J. OVERBECK: Metabolic coupling between the alga *Oscillatoria redekei* and accompanying bacteria. *Naturwissenschaften* 65, 598 (1978).
- HILLEBRAND, M.: Untersuchungen über die qualitative und quantitative Zusammensetzung des Zooplanktons in der Kieler Bucht während der Jahre 1966 - 1968. Dissertation Univ. Kiel (1972).
- HIRSCH, P.: Gestielte und knospende Bakterien: Spezialisten für C-1 Stoffwechsel an nährstoffarmen Standorten. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* 14, 52 - 63 (1968).
- & G. RHEINHEIMER: Biology of budding bacteria. *Arch. Microbiol.* 62, 289 - 306 (1968).
- HOBBIE, J.E. & C.C. CRAWFORD: Respiration corrections for bacterial uptake of dissolved organic compounds in natural waters. *Limnol. Oceanogr.* 14, 528 - 532 (1969).
- , O. HOLM-HANSEN, T.T. PACKARD, L.R. POMEROY, R.W. SHELDON, J.P. THOMAS & W.J. WIEBE: A study of the distribution and activity of microorganisms in ocean water. *Limnol. Oceanogr.* 17, 544 - 555 (1972).
- HOLM-HANSEN, O. & C.R. BOOTH: The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance. *Limnol. Oceanogr.* 11, 511 - 519 (1966).
- HOPPE, H.-G.: Untersuchungen zur Ökologie der Hefen im Bereich der westlichen Ostsee. *Kieler Meeresforsch.* 28, 54 - 77 (1972 a).
- Taxonomische Untersuchungen an Hefen aus der westlichen Ostsee. *Kieler Meeresforsch.* 28, 219 - 226 (1972 b).
- : Untersuchungen zur Analyse mariner Bakterienpopulationen mit einer autoradiographischen Methode. *Kieler Meeresforsch.* 30, 107 - 116 (1974).
- : Determination and properties of actively metabolizing heterotrophic bacteria in the sea, investigated by means of micro-autoradiography. *Mar. Biol.* 36, 291 - 302 (1976).
- : Analysis of actively metabolizing bacterial populations with the autoradiographic method. In: RHEINHEIMER, G. (Hrsg.): *Microbial ecology of a brackish water environment*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 179 - 197 (1977).
- : Relations between active bacteria and heterotrophic potential in the sea. *Netherlands J. Sea Res.* 12, 78 - 98 (1978).

- HOPPE, H.-G.: Microbial activity measurements by means of tritium-labelled substrates. In: IAEA-SM-232/5, 205 - 218 (1979).
- : Blue green algae agglomeration in brackish water: a microbiotope of high bacterial activity. Kieler Meeresforsch. Sonderheft 5, in press (1981).
 - & U. HORSTMANN: Aspects of blue green algae and bacteria production in Swedish Baltic coastal waters. In Vorbereitung.
- HORNER, R. & V. ALEXANDER: Algal populations in arctic sea ice: an investigation of heterotrophy. Limnol. Oceanogr. 17, 454 - 457 (1972).
- HORSTMANN, U.: Eutrophication and mass production of blue-green algae in the Baltic. Merentutkimuslait. Julk/Havsforskning-inst. Skr. No. 239, 83 - 90 (1975).
- HUSTEDT, F.: Die Kieselalgen. In: Rabenhorsts Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 7, Akademische Verlagsanstalt, Leipzig (1959).
- ITURRIAGA, R., G. RHEINHEIMER: Eine einfache Methode zur Auszählung von Bakterien mit aktivem Elektronentransportsystem in Wasser- und Sedimentproben. Kieler Meeresforsch. 31, 83 - 86 (1975).
- & H.-G. HOPPE: Observations of heterotrophic activity on photoassimilated organic matter. Mar. Biol. 40, 101 - 108 (1977).
- JANNASCH, H.W.: Biological significance of bacterial counts in aquatic environments. Contr. No. 1490 from Woods Hole Oceanographic Institution, 127 - 131 (1965).
- : Current concepts in aquatic microbiology. Verh. Internat. Verein. Limnol. 17, 25 - 39 (1969).
- JØRGENSEN, C.B.: Biology of suspension feeding. Pergamon Press, New York, 357 pp. (1966).
- KALLE, K.: Das Problem der gelösten organischen Substanz, erläutert an den Verhältnissen im Meerwasser. Mitt. Intern. Verein. Limnol. 14, 72 - 82 (1968).
- KÄNDLER, R.: Hydrographische Untersuchungen zum Abwasserproblem in den Buchten und Förden der Ostseeküste Schleswig-Holsteins. Kieler Meeresforsch. 9, 176 - 200 (1953).
- : Hydrographische Beobachtungen in der Kieler Förde 1952 - 57. Kieler Meeresforsch. 15, 145 - 156 (1959).

- KHAILOV, K.M. & Z.Z. FINENKO: Organic macromolekular compounds dissolved in sea-water and their inclusion into food chains. In: J.H. STEELE (Ed.): Marine food chains, Oliver & Boyd, Edinburgh, 6 - 18 (1970).
- KING, K.R., J.T. HOLLIBAUGH & F. AZAM: Predator-prey interactions between the larvacean, *Oikopleura dioica*, and bacterioplankton in enclosed water columns. Mar. Biol. 56, 49 - 57 (1980).
- KJELLEBERG, S. & N. HÅKANSSON: Distribution of lipolytic, proteolytic and amylolytic marine bacteria between the lipid film and the subsurface water. Mar. Biol. 39, 103 - 109 (1977).
- KNOECHEL, R. & J. KALFF: The application of grain density autoradiography to the quantitative determination of algal species production: a critique. Limnol. Oceanogr. 21, 583 - 590 (1976 a).
- : Track autoradiography: A method for the determination of phytoplankton species composition. Limnol. Oceanogr. 21, 590 - 596 (1976 b).
- KOKKE, R.: DDT: its action and degradation in bacterial populations. Nature (London) 226, 577 - 578 (1970).
- KONOVALOVA, G.V.: Productivity and bacterioplankton in Amur Bay in the Sea of Japan. Microbiology 42, 974 - 979 (1973).
- KREY, J.: Die Biomasse des marinen Planktons. Kieler Meeresforsch. 9, 43 - 50 (1953).
- KUNICKA-GOLDFINGER, W.: Determination of growth of aquatic bacteria by measurements of incorporation of tritiated Thymidine. Acta Microbiologica Polonica 25, 279 - 286 (1976).
- LENZ, J.: On detritus as a food source for pelagic filter-feeders. Mar. Biol. 41, 39 - 48 (1977 a).
- : Seston and its main components. In: RHEINHEIMER, G. (Hrsg.): Microbial ecology of a brackish water environment. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 37 - 60 (1977 b).
- LEWIN, J.C.: Heterotrophy in marine diatoms. In: OPPENHEIMER, C.H. (Ed.): Symposium on Marine Microbiology. 229 - 235 (1963) Springfield, Illinois.
- & R.A. LEWIN: Auxotrophy and heterotrophy in marine littoral diatoms. Can. J. Microbiol. 6, 127 - 134 (1960).
- & J.A. HELLEBUST: Utilization of glutamate and glucose for heterotrophic growth by the marine pennate diatom *Nitzschia laevis*. Mar. Biol. 47, 1 - 7 (1978).

- LIENERT, G.A.: Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Verlag A. Hain, Meisenheim am Glan (1962).
- LOY, S.: Vergleichende Untersuchung der bakteriellen Aktivität in Fließgewässern. Diplomarbeit, Univ. Kiel (1978).
- & G. RHEINHEIMER: Mikrobiologische Untersuchungen in Flüssen. III. Anzahl und Biomasse der aktiven Bakterien in einigen norddeutschen Flüssen. Arch. Hydrobiol. 88, 439 - 449 (1980).
- MEYER-REIL, L.-A.: Untersuchungen über die Salzansprüche von Ostseebakterien: Temperatureinflüsse und Adaptionen. Bot. Mar. 17, 1 - 15 (1974).
- : Bacterial growth rates and biomass production. In: RHEINHEIMER, G. (Hrsg.): Microbial ecology of a brackish water environment. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 223 - 236 (1977).
- : Decomposition of particulate organic matter by microorganisms in sediments. In: RHEINHEIMER, G. (Hrsg.): Proceedings of the 15th EMB-Symp., Kieler Meeresforsch., Sonderh. 5, in press (1981).
- , R. DAWSON, G. LIEBEZEIT & H. TIEDGE: Fluctuations and interactions of bacterial activity in sandy beach sediments and overlying waters. Mar. Biol. 48, 161 - 171 (1978).
- MORITA, R.Y.: Deep sea microbial energetics. Sarsia 64, 9 - 12 (1979).
- MORRIS, A.W. & P. FOSTER: The seasonal variation of dissolved organic carbon in the inshore waters of the Menai Strait in relation to primary production. Limnol. Oceanogr. 16, 987 - 989 (1971).
- MUNRO , A.L.S. & T.D. BROCK: Distinction between bacterial and algal utilization of soluble substances in the sea. J. gen. Microbiol. 51, 35 - 42 (1968).
- NELLEN, W. & G. HEMPEL: Beobachtungen am Ichthyoneuston der Nordsee. Ber. Dt. Wiss. Kommu. Meeresforsch. 21, 311 - 348 (1970).
- NOVITSKI, G.A. & R.Y. MORITA: Morphological characteristics of small cells resulting from nutrient starvation of a psychrophilic marine vibrio. J. Appl. Environ. Microbiol. 32, 617 - 622 (1976).
- ODUM, E.P.: Fundamentals of Ecology. Saunders, Philadelphia (1971).
- OGURA, N: Rate and extent of decomposition of dissolved organic matter in surface seawater. Mar. Biol. 13, 89 - 93 (1972).

- OGURA, N.: Further studies on decomposition of dissolved organic matter in coastal seawater. *Mar. Biol.* 31, 101 - 111 (1975).
- OHL, H.: Temperatur- und Salzgehaltsmessungen an der Oberfläche des Kieler Hafens in den Jahren 1952 - 1957. *Kieler Meeresforsch.* 15, 157 - 160 (1959).
- OPPENHEIMER, C.H. & C.E. ZOBELL: The growth and viability of sixty-three species of marine bacteria as influenced by hydrostatic pressure. *J. Mar. Res.* 11, 10 - 18 (1952).
- OVERBECK, J.: Zur Struktur und Funktion des aquatischen Ökosystems. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 85, 553 - 577 (1972).
- : Microbiology and biochemistry. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* 20, 198 - 228 (1974).
- PAGNOTTA, R. & A. PUDDU: Distribuzione della clorofilla a alla foce del Tevere rilevata attraverso misure di fluorescenza. *Istituto di Ricerca acque*, 7/8, 35 - 39 (1978).
- PAERL, H.W.: Bacterial uptake of dissolved organic matter in relation to detrital aggregation in marine and freshwater systems. *Limnol. Oceanogr.* 19, 966 - 972 (1974).
- & C.R. GOLDMAN: Heterotrophic assays in the detection of water masses at Lake Tahoe, California. *Limnol. Oceanogr.* 17, 145 - 148 (1972).
- & P.E. KELLAR: Significance of bacterial Anabaena (Cyanophyceae) associations with respect to N₂ fixation in freshwater. *J. Phycol.* 14, 254 - 260 (1978).
- PARSONS, J.R.K. & J.D.H. STRICKLAND: On the production of particulate organic carbon by heterotrophic processes in seawater. *Deep-Sea Res.* 8, 211 - 222 (1962).
- PERONI, C. & O. LAVARELLO: Microbial activities as a function of water depth in the Ligurian Sea: an autoradiographic study. *Mar. Biol.* 30, 37 - 50 (1975).
- POLLINGHER, H. & T. BERMAN: Autoradiographic screening for potential heterotrophs in natural algal populations of lake Kinneret. *Microbial Ecol.* 2, 252 - 260 (1976).
- PROBST, B.: Primary production. In: RHEINHEIMER, G. (Hrsg.): *Microbial ecology of a brackish water environment*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 71 - 78 (1977).
- RAMSAY, A.J.: The use of autoradiography to determine the proportion of bacteria metabolizing in an aquatic habitat. *J. Gen. Microbiol.* 80, 363 - 373 (1974).

REIMANN, K.: Der Abbau der organischen Substanz in Meerwasser. Wasser- u. Abwasser-Forsch. 4, 142 - 148 (1968).

RHEE, G.Y.: Competition between an alga and an aquatic bacterium for Phosphate. Limn. and Oceanogr. 17, 505 - 514 (1972).

RHEINHEIMER, G.: Mikrobiologische Untersuchungen in der Elbe zwischen Schnackenburg und Cuxhaven. Arch. Hydrobiol. Suppl. Elbe-Aestuar 24, 181 - 251 (1965).

- : Einige Beobachtungen über den Einfluß von Ostseewasser auf limnische Bakterienpopulationen. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. Sonderbd. 2, 237 - 244 (1966).
- : Verschmutzung und Selbstreinigung des Meeres. Christina Albertina 3, 39 - 46 (1967).
- : Beobachtungen über den Einfluß von Salzgehaltsschwankungen auf die Bakterienflora der westlichen Ostsee. Sarsia 34, 253 - 262 (1968 a).
- : Die Bedeutung des Elbe-Aestuars für die Abwasserbelastung der südlichen Nordsee in bakteriologischen Sicht. Helgoländer wiss. Meeresunters. 17, 445 - 454 (1968 b).
- : Über das Vorkommen von Brackwasserbakterien in der Ostsee. Vie et Milieu 22, 281 - 291 (1971).
- : Mikrobiologische Untersuchungen in Flüssen. I. Fluoreszenzmikroskopische Analyse der Bakterienflora einiger norddeutscher Flüsse. Arch. Hydrobiol. 81, 106 - 118 (1977 a).
- : Mikrobiologische Untersuchungen in Flüssen. II. Die Bakterienbiomasse in einigen norddeutschen Flüssen. Arch. Hydrobiol. 81, 259 - 267 (1977 b).
- : Bakteriologisch-ökologische Untersuchungen in Sandstränden der Nord- und Ostsee. Bot. Mar. 20, 385 - 400 (1977 c).
- (Ed.): Microbial ecology of a brackish water environment. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York (1977 d).
- : Mikrobiologie der Gewässer. 3. Aufl., Fischer Verlag Stuttgart (1981).

RIEPER, M: Investigations on the relationship between algal blooms and bacterial populations in the Schlei Fjord (western Baltic Sea). Helgoländer wiss. Meeresunters. 28, 1 - 18 (1976).

- : Bacteria as food for marine harpacticoid copepods. Mar. Biol. 45, 337 - 345 (1978).

- ROGERS, A.W.: Techniques of autoradiography. Elsevier Publ. Comp. Amsterdam (1969).
- SAUNDERS, G.W.: Potential heterotrophy in a natural population of *Oscillatoria agardhii* var. *isothrix* Skuja. *Limnol. Oceanogr.* 17, 704 - 711 (1972).
- : The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. In: ANDERSON, J.M. & A. MACFAYDEN (Ed.): The 17th symposium of the British Ecological Society 1975, Blackwell Sci. Pub., Oxford, 341 - 373 (1976).
- SCHNEIDER, J.: Ein neuer mariner Phycomycet aus der Kieler Bucht (*Thraustochytrium stinatum* spec. nov.). *Kieler Meeresforsch.* 23, 16 - 20 (1967).
- : Über niedere Phycomyceten der westlichen Ostsee. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 3, 93 - 104 (1968).
 - : Niedere Pilze als Testorganismen für Schadstoffe im Meer und Brackwasser. Die Wirkung von Schwermetallverbindungen und Phenol auf *Thraustochytrium stinatum*. *Mar. Biol.* 16, 214 - 225 (1972).
 - : Lignicole marine Pilze (Ascomyceten und Deuteromyceten) aus zwei Ostseeförden. *Bot Mar.* 29, 295 - 307 (1976).
- SCHÖNE, H.: Die Vermehrungsrate mariner Planktondiatomeen als Parameter in der Ökosystemanalyse. *Habilitationsschrift RWTH Aachen* (1976).
- SCHRÖDER, B.W.: Verteilung und Charakterisierung fettspaltender Bakterien aus Gewässern. *Diplomarbeit, Univ. Kiel* (1979).
- SEKI, H.: Method and apparatus for measuring the mineralization of labelled compounds in seawater. *La mer* 10, 1 - 2 (1972).
- & O.D. KENNEDY: Marine bacteria and other heterotrophs as food for zooplankton in the Strait of Georgia during the winter. *J. Fish. Res. Board. Can.* 26, 3165 - 3173 (1969).
 - , Y. YAMAGUCHI & S. ICHIMURA: Turnover rate of dissolved organic materials in a coastal region of Japan at summer stagnation period of 1974. *Arch. Hydrobiol.* 75, 297 - 305 (1975).
- SEPPÄNEN, H. & A. VOIPIO: Some bacteriological observations made in the northern Baltic. *Merentutkimuslait. Julk./Havsforskningsinst. Skr. No.* 233, 43 - 48 (1971).
- SHARP, J.H.: Size classes of organic carbon in seawater. *Limnol. Oceanogr.* 18, 441 - 447 (1973).

- SHARP, J.H.: Excretion of organic matter by marine phytoplankton. Do healthy cells do it? *Limnol. Oceanogr.* 22, 383 - 399 (1977).
- SIEBURTH, J.McN.: Distribution and activity of oceanic bacteria. *Deep-Sea Res.* 18, 1111 - 1121 (1971).
- , K.M. JOHNSON, C.M. BURNEY & D.M. LAVOIE: Estimation of in situ rates of heterotrophy using diurnal changes in dissolved organic matter and growth rates of picoplankton in diffusion culture. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 30, 565 - 574 (1977).
- SMETACEK, V.: Die Succession des Phytoplankton in der Kieler Bucht. Dissertation, Univ. Kiel (1975).
- SOROKIN, Y.I.: A quantitative study of the microflora in the Central Pacific Ocean. *J. Conseil.* 29, 25 - 40 (1964).
- : Bacterial populations as components of oceanic ecosystems. *Mar. Biol.* 11, 101 - 105 (1971).
- : On the feeding of some scleractinian coralls with bacteria and dissolved organic matter. *Limnol. Oceanogr.* 18, 380 - 385 (1973).
- SPENCER, M.J.: Microbial activity and biomass relationships in 26 oligotrophic to mesotrophic lakes in South Island, New Zealand. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20, 1175 - 1181 (1978).
- & A.J. RAMSAY: Bacterial populations, heterotrophic potentials and water quality parameters of Waikato river (North Island) and Maitai and Wakapuaka rivers (South Island), New Zealand. *New Zealand J. of Mar. & Freshwater Res.* 12, 415 - 427 (1978).
- STEINMANN, J.: Untersuchungen über den bakteriellen Abbau von Harnstoff und Harnsäure in der westlichen Ostsee. *Bot Mar.* 29, 47 - 58 (1976).
- STEVENSON, L.H.: A case for bacterial dormancy in aquatic systems. *Microbial Ecol.* 4, 127 - 133 (1978).
- STRICKLAND, J.D.H.: Microbial activity in aquatic environments. *Symp. Soc. Gen. Microbiol.* 21, 231 - 253 (1971).
- & T.R. PARSONS: A manual of sea water analysis. *Fish. Res. Board of Canada*, Ottawa (1965).
- SZWERINSKI, H.: Nitrification. In: RHEINHEIMER, G. (Hrsg.): *Microbial ecology of a brackish water environment*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 237 - 240 (1977).

- SZWERINSKI, H.: Nitrate formation by autotrophic nitrifying bacteria in coastal waters and sediment of the Kiel Bight. In: Proceedings of the 15th EMB Symp., Kieler Meeresforsch. Sonderh. 5, in press (1981).
- TAKAHASCHI, M. & S. ICHIMURA: Glucose uptake in ocean properties with special reference to temperature. Mar. Biol. 11, 206 - 213 (1971).
- THOMAS, J.P.: Release of dissolved organic matter from natural population of marine phytoplankton. Mar. Biol. 11, 311 - 323 (1971).
- THOMPSON, B. & R.D. HAMILTON: Some problems with heterotrophic uptake methodology. In: R.R. COLWELL & R.Y. MORITA (Ed.): Effect of the ocean environment on microbial activities. Univ. Park Press, Baltimore, Md., 566 - 575 (1974).
- THOMSEN, H.A.: A qualitative analysis of phytoplankton in the open Danish waters 1975 - 1977. The National Agency of Environmental Protection, Denmark (1979).
- UKELES, R. & W.E. ROSE: Observations on organic carbon utilization by photosynthetic marine microalgae. Mar. Biol. 37, 11 - 28 (1976).
- UNESCO: Determination of photosynthetic pigments in sea water. Monographs on oceanographic methodology. Paris, UNESCO (1966).
- VACCARO, R.F. & H.W. JANNASCH: Studies on heterotrophic activity in seawater based on glucose assimilation. Limnol. Oceanogr. 11, 596 - 607 (1966).
- VÄÄTÄNEN, P.: Microbiological studies in coastal waters of the Northern Baltic Sea. I. Distribution and abundance of bacteria and yeasts in the Tvärminne area. Walter and Adrée de Nottbeck Foundation, Scientific Reports 1, 1 - 58 (1976).
- : Effects of composition of substrate and inoculation technique on plate counts of bacteria in the Northern Baltic Sea. J. Appl. Bact. 42, 437 - 443 (1977).
- WACHS, B.: Probleme der bakteriellen Verschmutzung küstennaher Meeresgebiete. Wasser und Abwasser Forschung 3, 109 - 118 (1969).
- : Die organische Verschmutzung der Küstengewässer. Wasser und Abwasser Forschung 2, 50 - 52 (1970 a).
- : Abwasser-Bakterien im Küstenbereich der Nordsee. Wasser und Abwasser Forschung. 3, 71 - 80 (1970 b).
- WALKER, J.B. & R.R. COLWELL: Measuring the potential activity of Hydrocarbon-degrading bacteria. Appl. and Environment. Microbiol. 31, 189 - 197 (1967).
- WANGERSKY, P.J.: The role of particulate matter in the productivity of surface waters. Helgoländer wiss. Meeresunters. 30, 546 - 564 (1977).

- WATT, W.D.: Measuring the primary production rates of individual phytoplankton species in natural mixed populations. Deep Sea Res. 18, 329 - 339 (1971).
- WEARE, N.M., F. AZAM, T.J. MAGUE & O. HOLM-HANSEN: Microautoradiographic studies of the marine phycobionts Rhizosolenia and Richelia. J. of Phycology 10, 369 - 371 (1974).
- WERNERY, H., J. REICHMUTH, W. HEESCHEN & A. TOLLE: Automatisierung der Keimzählung von Plattenkulturen mit Hilfe der Computer-Bild-Analyse. Deutsche Molkerei Zeitung 94, 524 - 527 (1973).
- WEYLAND, H.: Untersuchungen über die Vermehrungsrate mariner Bakterien in Seewasser. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven Sonderbd. 2, 245 - 254 (1966).
- : Über das Verhalten von Colibakterien in Seewasser. Mitt. Internat. Verein. Limnol. 14, 271 - 273 (1968).
- WILLIAMS, P.J. LeB: Kinetic and dynamic aspects of heterotrophic micro-organisms in the sea. International Atomic Energy Agency, PL 515/5 (1972).
- : The validity of the application of simple kinetic analysis to heterogeneous microbial populations. Limnol. Oceanogr. 18, 159 - 165 (1973).
- & C. ASKEW: A method of measuring the mineralization by micro-organisms of organic compounds in sea water. Deep Sea Res. 15, 365 - 375 (1968).
- & C.S. YENTSCH: An examination of photosynthetic products, and heterotrophic utilization of dissolved organic compounds with reference to results from a coastal subtropical Sea. Mar. Biol. 35, 31 - 40 (1976).
- WINOGRADSKI, S.: Microbiologie du sol. Masson, Paris (1949).
- WIRSEN, C.O. & H.W. JANNASCH: Decomposition of solid organic materials in the deep sea. Environmental Sci. Technol. 10, 880 - 886 (1976).
- WOLTER, K.: Untersuchungen zur Exsudation organischer Substanzen und deren Aufnahme durch natürliche Bakterienpopulationen. Dissertation, Univ. Kiel (1980).
- WRIGHT, R.T.: Some difficulties in using ^{14}C -organic solutes in measure heterotrophic bacterial activity. In: STEVENSON, L.H. & R.R. COLWELL (Ed.): Estuarine microbial ecology. Univ. of South Carolina Press, Columbia (1973).
- : Mineralization of organic solutes by heterotrophic bacteria. In: COLWELL, R.R. & R.Y. MORITA (Ed.): Effect of the ocean environment on microbial activities. Univ. Park Press, Baltimore 546 - 565 (1974).

- WRIGHT, R.T. & J.E. HOBBIE: Use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. *Ecology* 47, 447 - 464 (1966).
- & B.K. BURNISON: Heterotrophic activity measured with radio-labelled organic substrates. Special technical publication 695, American Society for Testing and Materials, Philadelphia (1979).
- ZEITZSCHEL, B.: Zur Sedimentation von Seston; eine produktionsbiologische Untersuchung von Sinkstoffen und Sedimenten der Westlichen und Mittleren Ostsee. Dissertation, Univ. Kiel (1964).
- ZIMMERMANN, R.: Entwicklung und Anwendung von fluoreszenz- und rasterelektronenmikroskopischen Methoden zur Ermittlung der Bakterienmenge in Wasserproben. Dissertation Univ. Kiel (1975).
- : Estimation of bacterial number and biomass by epifluorescence microscopy and scanning electron microscopy. In: RHEINHEIMER, G. (Hrsg.): Microbial ecology of a brackish water environment. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 103 - 120 (1977).
- & L.-A. MEYER-REIL: A new method for fluorescence staining of bacterial populations on membrane filters. *Kieler Meeresforsch.* 30, 24 - 27 (1974).
- , R. ITURRIAGA & J. BECKER-BIRK: Simultaneous determination of the total number of aquatic bacteria and the number thereof involved in respiration. *Appl. Environ. Microbiol.* 36, 926 - 935 (1978).
- ZOBELL, C.E.: Marine Microbiology. Chronicle Botanica, Waltham, Mass (1946).
- : Domain of the marine microbiologists. In: OPPENHEIMER, C.H.: Symposium on marine microbiology, Springfield, Ill., Thomas, 3 - 24 (1963).
- ZSOLNAY, A.: Total labile carbon in the euphotic zone of the Baltic Sea as measured by BOD. *Mar. Biol.* 29, 125 - 128 (1975).