

Klaus Gocke, Jürgen Lenz, Helmut Westphal, Regine Koppe, Gerhard Rheinheimer und Hans-Georg Hoppe

Zur Tagesperiodik der mikrobiellen Aktivität in hypertrophen Küstengewässern

Diel variations in microbial activity in hypertrophic coastal waters

Heterotrophe Bakterien sind auf die Versorgung mit organischem Material zur Deckung ihres Kohlenstoff- und Energiebedarfs angewiesen. In Gewässern kann dieses Material durch die Primärproduktion des Phytoplanktons und Phytobenthos autochthon erzeugt werden oder allochthoner Herkunft sein. Auf drei Stationen, zwei in der inneren Schlei (Schleswig-Holstein) und eine im Oderhaff (Mecklenburg-Vorpommern), wurde durch Probenahmen in kurzen Abständen versucht, eine von der Primärproduktion des Phytoplanktons gesteuerte Tagesperiodik der Bakterienaktivität nachzuweisen. Beide Gewässer sind stark eutrophiert und haben eine Jahresprimärproduktion von 600 bis 800 g C m⁻². An den Untersuchungstagen (Anfang Juni in der Schlei und Ende August im Oderhaff) lag die Primärproduktion zwischen rd. 2,5 und 3,0 g C m⁻² pro Tag. Die Maximalwerte der Thymidin- und Leucin-Aufnahme beliefen sich auf 0,346 bzw. 4,01 nmol l⁻¹ h⁻¹ und die höchsten Umsatzraten von Glucose und Acetat als Vertreter der niedermolekularen organischen Verbindungen betragen 99 bzw. 67 % h⁻¹. Statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten der Tages- bzw. Nachtmessungen konnten bei keinem Parameter nachgewiesen werden. Der einzige Hinweis auf eine eventuelle Tagesrhythmik fand sich bei der in der ersten Nachthälfte deutlich geringeren Umsatzrate von Glucose. Ein mehrtägiges Laborexperiment mit einer Vergleichsprobe aus der Schlei, die unter kontrollierten Bedingungen im Lichtinkubator gehalten wurde, bestätigte das Fehlen eines Tag-Nacht-Rhythmus. Aus diesen Befunden wird gefolgert, dass einerseits die Versorgung der Bakterien mit organischem Material allochthoner Herkunft groß ist und dass andererseits tageszeitlich nicht gebundene Prozesse wie Zooplanktonfraß oder Hydrolyse in diesen hypertrophen Systemen eine so bedeutende Rolle spielen, dass die Primärproduktion trotz ihrer absoluten Höhe keine messbaren, an die Tageszeit gebundenen Rhythmen der Bakterien hervorruft.

Schlagwörter: Bakterielle Aktivität, Oderhaff, Primärproduktion, Schlei, Tagesrhythmus

Heterotrophic bacteria depend for their carbon and energy supply on organic matter, which in aquatic systems is produced either autochthonously through primary production by phytoplankton and phytobenthos or is washed in from allochthonous sources. Studies were conducted in two hypertrophic coastal systems of the Baltic Sea, the upper Schlei fjord in Schleswig-Holstein, and the Oderhaff lagoon in Mecklenburg-Western Pomerania, to explore whether diel variations in bacterial activity can be found that correlate with the daily pattern of primary production. Both systems are highly eutrophied, with an annual primary production between 600 and 800 g C m⁻². During the study period in early June (Schlei) and late August (Oderhaff), daily primary production ranged from 2.5 to 3.0 g C m⁻²; highest values for thymidine and leucine incorporation were 0.346 and 4.01 nmol l⁻¹ h⁻¹ respectively. The maximal turnover rate of glucose was 99 % h⁻¹ and that of acetate 67 % h⁻¹, both representing low-molecular organic compounds. None of these bacteriological parameters yielded statistically significant differences between the mean values for day and night. The only evidence of a possible diel variation was a sharp drop in the turnover rates of glucose in the early nocturnal phase in the Schlei. Nor could a diel rhythm be discerned in the measurements from a water sample obtained from the upper Schlei that was kept for several days under controlled laboratory conditions in a light incubator. It is assumed that the bacteria are abundantly supplied with organic matter from allochthonous sources and that processes independent of diel variations, such as zooplankton grazing or hydrolysis, prevail in these hypertrophic systems. Thus, despite its high values, primary production does not induce a diel rhythm in bacterial activity in highly eutrophied systems that receive a substantial input of organic matter from allochthonous sources.

Keywords: Bacterial activity, diel variation, Oderhaff, primary production, Schlei fjord

1 Einleitung

In den aquatischen Systemen stammt die organische Substanz entweder aus autochthonen Quellen (Phytoplankton und Phytobenthos) oder aus allochthonem Landeintrag. Das regionale und zeitliche Angebot von Menge und Zusammensetzung dieser organischen Substanz steuert die Dynamik der bakteriellen Aktivität.

Die Bedeutung des regionalen Angebots zeigt sich darin, dass Bakterienabundanz und -aktivität in der Regel in Küstengewässern weitaus größer sind als in der offenen See. Die Küstennähe bedingt meist einen größeren Eintrag von allochthonem Material und in der Regel auch eine höhere Primärproduktion infolge eines erhöhten Nährstoffeintrags. Bei der Betrachtung der verschiedenen aquatischen Systeme zeigt sich im Großen und

Ganzen eine relativ gute Übereinstimmung zwischen der Primärproduktion und der bakteriellen Produktion (COLE et al. 1988).

Der Einfluss des jahreszeitlichen Rhythmus der Primärproduktion wird deutlich anhand der zeitlichen Dynamik der bakteriellen Aktivität. Neben der zumindest in temperierten Regionen meist klar ausgeprägten jahreszeitlichen Variation zeigen sich in der Regel auch rascher ablaufende Änderungen wie die zeitliche Anbindung der Bakterienaktivität an eine Algenblüte (DUCKLOW et al. 1993). Da die Primärproduktion des Phytoplanktons einer tageszeitlichen Rhythmik unterliegt, sollte auch eine tageszeitliche Variation der Bakterienaktivität zumindest dann beobachtet werden können, wenn das von den Algen produzierte organische Material einen Großteil des bakteriellen Nahrungsbedarfs darstellt. Dieses dürfte besonders in küstenfernen Meeresgebieten zu erwarten sein. Viele diesbezügliche Untersuchungen, von denen hier nur eini-

ge genannt werden sollen, zeigten, dass eine derartige Periodik der Bakterienaktivität tatsächlich vorliegt. So beobachteten VAN WAMBEKE et al. (2008) in oligotrophen Gebieten des Südpazifiks eine signifikante tageszeitliche Anbindung der Bakterienproduktion an die Primärproduktion. GASOL et al. (1998) fanden im westlichen Mittelmeer auf einem Transekt von der Küste ins offene Meer, dass nur auf den küstenfernen oligotrophen Stationen, die bereits über 2000 m tief waren, tagsüber stets eine höhere Bakterienproduktion vorlag als in den Nachtstunden. In den weniger oligotrophen Küstengebieten war dies dagegen nie und über dem Kontinentalabhang nur manchmal der Fall. Ebenso konnte in küstennahen Regionen und in vielen limnischen Systemen ein tageszeitlicher Zusammenhang zwischen der Primärproduktion und der bakteriellen Aktivität in der Regel nicht nachgewiesen werden (GOCKE et al. 1987, RIEMANN et al. 1984, RIEMANN & SONDERGARD 1984, SCHIEWER et al. 1997).

Auch wenn nicht alle Untersuchungen zu übereinstimmenden Ergebnissen führten, so scheint doch zumindest weitgehend Konsens darin zu bestehen, dass in oligotrophen Systemen eher mit einer Tagesperiodizität der Bakterienproduktion, die an den tageszeitlichen Ablauf der Primärproduktion gekoppelt ist, gerechnet werden kann als in eutrophen küstennahen oder limnischen Bereichen. Der wesentliche Grund für diesen fehlenden Gleichlauf von Primär- und bakterieller Sekundärproduktion wird darin gesehen, dass in den landbeeinflussten Gebieten ein Großteil der bakteriell genutzten Substanz aus allochthonen Quellen stammt, die keinem tageszeitlichen Rhythmus unterliegen.

Die vorliegende Arbeit versucht der Frage nach zu gehen, ob nicht in extrem produktiven Küstengewässern doch eine Tagesrhythmik der bakteriellen Aktivität beobachtet werden kann. Die Prämisse ist, dass hier zwar eine hohe Grundkonzentration von allochthonem Material vorherrscht, andererseits die Primärproduktion aber so groß ist, dass sich ihre Tagesperiodik in der Bakterienaktivität widerspiegeln sollte.



Abbildung 1
Lage der Untersuchungsstationen¹. Die Spitzen der gelben Pfeile zeigen auf die Stationen in der inneren Schlei (S) und im Oderhaff (O).

Position of sampling stations. The yellow arrows point at the upper Schlei fjord (S) and the Oderhaff lagoon (O).

¹ (aus: Atlas Unsere Welt, Cornelsen-Verlag, Berlin 1998, verändert)

2 Beschreibung der Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungen wurden in zwei hypertrophen Küstengewässern in Norddeutschland durchgeführt und zwar in der inneren Schlei und im Oderhaff (Abb. 1).

Schlei

Die Topographie und Hydrographie der Schlei werden ausführlich von KÖNIG (1970) und NELLEN & RHEINHEIMER (1970) behandelt. Sie stellt ein ca. 40 km langes fjordartiges Gewässer an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins dar (Abb. 1), deren innerer Teil, in dem die Untersuchungsstelle lag, eine seenartige Erweiterung mit einer mittleren Tiefe von ca. 2 m bildet. Mehrere Verengungen schränken den freien Wasseraustausch der Schlei mit der Ostsee ein. Der Süßwasserzufluss ist gering und erfolgt hauptsächlich im inneren Teil. Hier schwankt der Salzgehalt im Laufe des Jahres zwischen 3 und 7 PSU. In der Regel ist der Wasserkörper geschichtet, wobei die Grenze zwischen dem oberen und unteren Wasserkörper in den tieferen Abschnitten meist bei 1,5–2,5 m liegt. Die enge Verzahnung zwischen der Schlei und dem umgebenden Land bewirkt einen ausgeprägten terrestrischen Einfluss auf das aquatische System. Der Eintrag aus der landwirtschaftlich intensiv genutzten Umgebung und der Zufluss von vollständig geklärten Abwässern der Stadt Schleswig führen zu hohen Nährstoffeinträgen. Diese wirken sich wegen des geringen Wasseraustausches mit der sauberen Ostsee besonders stark in der inneren Schlei aus und führen hier zu einer ausgeprägten Hypertrophie. Im Jahre 1992 betrug die Jahresprimärproduktion 817 g C m⁻² (GOCKE et al. 2003).

Oderhaff

Das Oderhaff (auch Stettiner Haff genannt) liegt an der südwestlichen Ostseeküste im Grenzbereich von Mecklenburg-Vorpommern und Polen. Es bildet die Mündungsregion der Oder, des mit einem mittleren Oberwasser-Abfluss von 560 m³ s⁻¹ sechstgrößten Ostseezuflusses. Das gesamte Haff besteht aus dem Kleinen

Haff (277 km²) und dem Großen Haff (410 km²). Das Oderhaff ist ein gezeitenloses, nicht geschichtetes Ästuar (CORRENS 1979). Der Wasseraustausch des Haffs mit der Ostsee ist unregelmäßig. Gelegentliche Einstromsituationen führen dazu, dass der Salzgehalt des Kleinen Haffs im Jahresmittel bei etwa 1,5 PSU liegt (LEIPE et al. 1998). Hohe Nährstoffeinträge aus dem vorwiegend agrarisch genutzten Einzugsgebiet sowie über die kommunalen Abwässer der Großstadt Stettin, die ca. 20 km oberhalb der Mündung der Oder in das Haff liegt, bewirken eine deutliche Hypertrophierung des Oderhaffs. Die Jahresprimärproduktion liegt bei rd. 600 g C m⁻² (WESTPHAL & LENK 1998).

3 Probenahme

Freilanduntersuchungen

Die Untersuchungen in der Schlei wurden am 1./2. Juni 1995 und 7./8. Juni 1996 mit dem Forschungskutter „Littorina“ an der Pier des Schleswiger Hafens und am 28./29. August 1995 im Oderhaff auf einer verankerten Forschungsplattform (53° 51'N und 14° 06'E) durchgeführt. Die für die Deckschicht repräsentativen Proben wurden mit 5 l-Niskinschöpfern aus 0,5 m Wassertiefe genommen und sofort verarbeitet (Primärproduktion und bakterielle Aktivität) oder für die spätere Aufarbeitung im Labor vorbereitet (Chlorophyllgehalt und Bakterienzahl).

Laborexperiment

Als Ergänzung zu den Freilandexperimenten wurde ein viertägiges Laborexperiment durchgeführt. Eine am Vorabend aus der inneren Schlei entnommene Wasserprobe wurde am frühen Morgen des 18. Juni 1996 auf zwei 5 l-Glasflaschen aufgeteilt und im Lichtinkubator unter ständigem Schütteln bei 20 °C inkubiert. Die Beleuchtungsstärke betrug $600 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und die Lichtphasen dauerten jeweils von 6:00 bis 22:00 Uhr. Eine der beiden Flaschen war dem Wechsel Licht-Dunkel ausgesetzt, während die andere als Kontrolle vollständig mit Aluminiumfolie abgedunkelt war. Die Entnahme von Unterproben erfolgte jeweils direkt nach Beginn der Licht- und Dunkelphasen.

4 Methoden

Die Temperatur- und Salzgehaltsprofile wurden mit einer WTW-Sonde (Wissenschaftlich-Technische Werkstätten, Weilheim, Deutschland) aufgenommen.

Die Intensität der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR: 400–700 nm) an der Wasseroberfläche wurde mit dem Li-COR Quantameter (Modell Li-185 B mit einem flachen 2π -Lichtsensor) in Abständen von ca. 15 min gemessen und daraus die Mittelwerte für die 1,5-stündigen Perioden der aufeinander folgenden Inkubationsintervalle berechnet.

Zur Bestimmung des Chlorophyllgehaltes als Maß für die Menge des Phytoplanktons wurden 20–50 ml Wasserproben (Triplikate) durch Whatman GF/F Glasfilter filtriert. Die Filter wurden mit 90 % Äthanol extrahiert und die fluorimetrische Pigmentanalyse erfolgte nach den Guidelines for the Baltic Monitoring Programme (HELCOM 1988). Bei den Messungen auf der ersten Schlei-Station (1995) wurde im Gegensatz zu den folgenden Messungen keine Auftrennung der Pigmente in Chlorophyll α und Phaeopigmente vorgenommen. Dies erfolgte erst bei den weiteren Untersuchungen.

Die Primärproduktion wurde in Anlehnung an die Methode von STEEMANN-NIELSEN (1952) bestimmt. Jeweils $4 \mu\text{Ci NaH}^{14}\text{CO}_3$ (Amersham & Buchler) wurden in 14 Polycarbonat-Flaschen (30 ml) gegeben, die mit Wasser aus 0,5 m Tiefe gefüllt waren. Anschließend wurden die Flaschen paarweise in 0, 20, 40, 70, 100 und 150 cm Wassertiefe inkubiert. Die beiden übrigen Flaschen dienten als Dunkelproben. Nach den jeweils 1,5-stündigen Inkubationsperioden wurden aliquote Volumina von 5 ml durch Cellulose-Acetat Filter (Porenweite $0,2 \mu\text{m}$) filtriert und die inkorporierte Radioaktivität in einem Packard Scintillationszähler (TRI-CARB 2100 TR) gemessen. Die Werte der Dunkelproben wurden von den Hellproben subtrahiert. Die zur Bestimmung

der Primärproduktion erforderliche Messung der Konzentration von gelöstem anorganischem Kohlenstoff (DIC) erfolgte anhand von Temperatur, Salzgehalt, pH und Alkalinität. Letztere wurde nach der von GRASSHOFF et al. (1999) beschriebenen Methode (Standardsäure-Zugabe) gemessen.

Die Bakterienzahl wurde nach der Methode von HOBBIÉ et al. (1977) ermittelt. Hierzu wurden die Proben durch Polycarbonat-Filter (Nuclepore) filtriert, die zurückgehaltenen Bakterien mit Acridin-Orange angefärbt und im Auflicht-Fluoreszenzmikroskop ausgezählt.

Zur Bestimmung der bakteriellen Aktivität wurden die Inkorporationsraten von tritiiertem Thymidin (TI) und tritiiertem Leucin (LI) gemessen. Mit beiden Methoden lässt sich die bakterielle Sekundärproduktion berechnen. Zur Bestimmung der Thymidin-Aufnahme nach FUHRMAN & AZAM (1982) wurden zu 5 ml Wasserproben (Triplikate) und einer Formol-fixierten Blindprobe jeweils $5 \mu\text{Ci } ^3\text{H-Thymidin}$, entsprechend einer Konzentration von $20,8 \text{ nmol l}^{-1}$ Thymidin, pipettiert. In gleicher Weise wurde die Leucin-Aufnahme mit einer Zugabe von $5 \mu\text{Ci } ^3\text{H-Leucin}$ plus 1 nmol unmarkiertem Leucin ermittelt (SIMON & AZAM 1989). Das entspricht einer Endkonzentration von 207 nmol l^{-1} Leucin. Anschließend wurden die Proben 20 Minuten bei in situ-Temperatur ($\pm 1 \text{ } ^\circ\text{C}$) inkubiert, danach durch Polycarbonat-Filter mit $0,2 \mu\text{m}$ Porenweite filtriert und die zurückgehaltene Radioaktivität in einem Szintillationszähler gemessen. Die Reproduzierbarkeit der Messungen war sehr gut. Die mittleren Standardfehler der Mittelwerte lagen bei 2,5 % (TI) und 1,3 % (LI). Zur Berechnung der Bildung neuer Bakterien nach der Thymidin-Methode wurde ein Konversionsfaktor von 2×10^9 neu gebildete Bakterienzellen pro nmol aufgenommenes Thymidin (SMITS & RIEMANN 1988) verwendet. Für die Berechnung der Biomasseproduktion aus der Leucin-Aufnahme wurde ein Konversionsfaktor von $3,091 \mu\text{g C pro nmol}$ angewandt (SIMON & AZAM 1989).

Für die Bestimmung der Umsatzraten von niedermolekularen gelösten organischen Substanzen wurden Glucose (Tr Glu) und Acetat (Tr Ac) als Vertreter dieser Klasse von Substanzen verwendet. Zu 5 ml Wasserproben (ebenfalls in Triplikaten und einer Blindprobe) wurden $0,01 \mu\text{Ci } ^{14}\text{C-Glucose}$ (spez. Aktivität 290 mCi/mmol) bzw. $0,01 \mu\text{Ci } ^{14}\text{C-Acetat}$ (spez. Aktivität 100 mCi/mmol) pipettiert, und zwar beide Substanzen als gleichförmig markierte Verbindungen. Die Proben wurden anschließend für 20 Minuten bei in situ-Temperatur ($\pm 1 \text{ } ^\circ\text{C}$) inkubiert und danach durch $0,2 \mu\text{m}$ Celluloseacetat-Membranfilter filtriert. Ebenso wie bei der Thymidin- und Leucin-Inkorporation waren auch bei den Bestimmungen der Aufnahmezeiten die mittleren Standardfehler der Mittelwerte mit 3,4 % (Tr Glu) und 2,6 % (Tr Ac) sehr gering. Die Umsatzrate entspricht dem Quotienten aus der von den Bakterien aufgenommenen (Brutto-Aufnahme) und der gesamten zur Probe zugegebenen Radioaktivität. Da sich aus der auf dem Filter zurückgehaltenen Radioaktivität unmittelbar nur die Netto-Aufnahme ergibt, wurde nach früheren eingehenden Messungen von GOCKE (1977) angenommen, dass Glucose zu 25 % und Acetat zu 35 % veratmet wird. Dementsprechend wurden die gemessenen Netto-Aufnahmewerte korrigiert, um die Brutto-Aufnahme zu erhalten.

Mithilfe eines t-Tests wurde geprüft, ob sich die Mittelwerte der bakteriellen Aktivitäten in der Lichtperiode signifikant von denen

der Dunkelperiode unterschieden. Dabei wurde die Messung bei Sonnenaufgang der Dunkel- und die Messung bei Sonnenuntergang der Lichtperiode zugerechnet.

5 Ergebnisse

5.1 Freilanduntersuchungen

Meteorologische und hydrographische Daten

Obwohl die beiden Untersuchungen in der Schlei an fast übereinstimmenden kalendarischen Daten im Frühsommer zweier aufeinander folgender Jahre stattfanden, unterschieden sie sich in vielen Aspekten jedoch grundlegend (Tab. 1). Im Jahre 1995 herrschte an beiden Untersuchungstagen ein andauernd trübes und nasskaltes Wetter mit einer Spannbreite der Wassertemperatur von 16,2–16,6 °C und einer Tagessumme der Einstrahlung von lediglich 8,6 E m⁻². 1996 dagegen war der Himmel über der Schlei völlig wolkenlos. Der Maximalwert der Einstrahlung betrug 1610 µE m⁻² s⁻¹ und die Tagessumme erreichte 52,3 E m⁻². Die Wassertemperatur lag bei 19,2–23,2 °C und zeigte einen deutlichen tageszeitlichen Anstieg.

Die Untersuchung im Oderhaff im Spätsommer 1995 begann aus logistischen Gründen nicht mit dem Sonnenaufgang, sondern mit dem Sonnenuntergang des Vortages und dauerte bis zum folgenden Sonnenuntergang. Es herrschte bis etwa zur Kulmination ein sehr sonniges Wetter, auf das in der zweiten Tageshälfte eine starke Eintrübung folgte. Die Tageseinstrahlung betrug 23,7 E m⁻² und die Temperatur 17,7–19,5 °C. Während der drei Untersuchungskampagnen herrschte ruhiges, fast windstilles Wetter.

Biologische Daten

Die Abbildungen 2–4 geben den Tagesgang der gemessenen Parameter wieder und in Tabelle 1 sind die Mittelwerte, Minima und Maxima der gemessenen Parameter dargestellt. Die Chlorophyllkonzentrationen unterschieden sich in ihrer absoluten Höhe deutlich. Hier wurden in der Schlei 1995 mit einem Mittelwert von 173 µg l⁻¹ rd. dreimal so hohe Konzentrationen gemessen wie bei den beiden anderen Untersuchungen. Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, dass die sehr hohen Werte aus der Schlei 1995 ein verfälschtes Bild wiedergeben, da hier im Gegensatz zu den beiden anderen Stationen der Phaeopigmentanteil in der Pigmentbestimmung mitenthalten ist, während bei den beiden anderen Untersuchungen nur die Chl α-Konzentration angegeben wird. Für die Fragestellung der vorliegenden Untersuchung interessant ist, dass die Konzentrationsverläufe nur eine geringe zeitliche Variabilität ohne erkennbaren Unterschied zwischen den Tag- und Nachtphasen aufwiesen.

Die Tagessummen der Primärproduktion stimmten bei den drei Untersuchungen weitgehend überein (Tab. 1). Dies ist besonders erstaunlich bei der Schlei, da sich die beiden Untersuchungen hinsichtlich Lichteinstrahlung und Chlorophyllgehalt deutlich unterschieden. Bei der ersten Schlei-Station wurde möglicherweise das geringere Lichtangebot durch eine wesentlich höhere Phytoplankton-Konzentration kompensiert. Bei beiden Schlei-Untersuchungen lag eine annähernd symmetrische Verteilung der Primärproduktion um den Kulminationspunkt vor, während sie im Oderhaff in der ersten Tageshälfte parallel zu der hier sehr hohen Lichteinstrahlung deutlich größer war als in der zweiten Tageshälfte (Abb. 2–4).

Tabelle 1
 Übersicht über Mittelwerte sowie Minima und Maxima der meteorologischen, hydrographischen und biologischen Parameter (PAR = Photosynthetisch Aktive Strahlung)
 Summary of mean values together with minima and maxima of meteorological, hydrographical and biological parameters
 (PAR = Photosynthetic Active Radiation)

	Schlei 1./2. Juni 1995	Schlei 7./8. Juni 1996	Oderhaff 28./29. Aug. 1995
Sonnenaufg. – Kulmin. – Sonnenunterg.	5:01 – 13:19 – 21:38	4:57 – 13:20 – 21:44	6:12 – 13:05 – 19:57
Max. PAR (µE m ⁻² s ⁻¹) mit Uhrzeit	335 (16:30)	1.610 (14:00)	1.450 (12:00)
Tagessumme der PAR (E m ⁻²)	8,6	52,3	23,7
Temperatur (°C)	16,2–16,6	19,2–23,2	17,7–19,5
Salzgehalt (PSU)	4,5–4,6	6,8	1,4
Sauerstoff-Sätt. (%) an der Oberfläche	140–150	140–220	100–116
Chlorophyll-Konzentration (µg l ⁻¹)	173 (167–180)	66,1 (54–80)	56,5 (49–65)
Max. Primärproduktion (µg C m ⁻² h ⁻¹)	263	282	368
Tages-Primärproduktion (mg C m ⁻² d ⁻¹)	2.430	3.070	2.420
Bakterienzahl (10 ⁹ l ⁻¹)	21,7 (16,9–27,2)	48,0 (34,0–59,6)	8,8 (8,1–9,8)
Thymidin-Aufnahme (nmol l ⁻¹ h ⁻¹)	0,212 (0,131–0,285)	0,346 (0,305–0,387)	0,077 (0,063–0,105)
Bakterien-Neubildung (10 ⁹ Zellen l ⁻¹ h ⁻¹)	0,424 (0,262–0,570)	0,692 (0,610–0,774)	0,144 (0,126–0,210)
Leucin-Aufnahme (nmol l ⁻¹ h ⁻¹)	2,08 (1,39–2,62)	4,01 (2,60–4,91)	1,33 (0,57–1,70)
Bakt. Produktion pro Tag (mg C m ⁻² d ⁻¹) ^x	308	595	198
Glucose-Umsatzrate (% h ⁻¹)	75 (27–110)	99 (25–129)	30 (16–41)
Acetat-Umsatzrate (% h ⁻¹)	50 (37–62)	67 (41–87)	31 (8–43)

^x Die Bakterielle Produktion wurde aus der Leucin-Aufnahme berechnet. Sie stellt die Tagesproduktion in den oberen 2 m der Wassersäule dar.

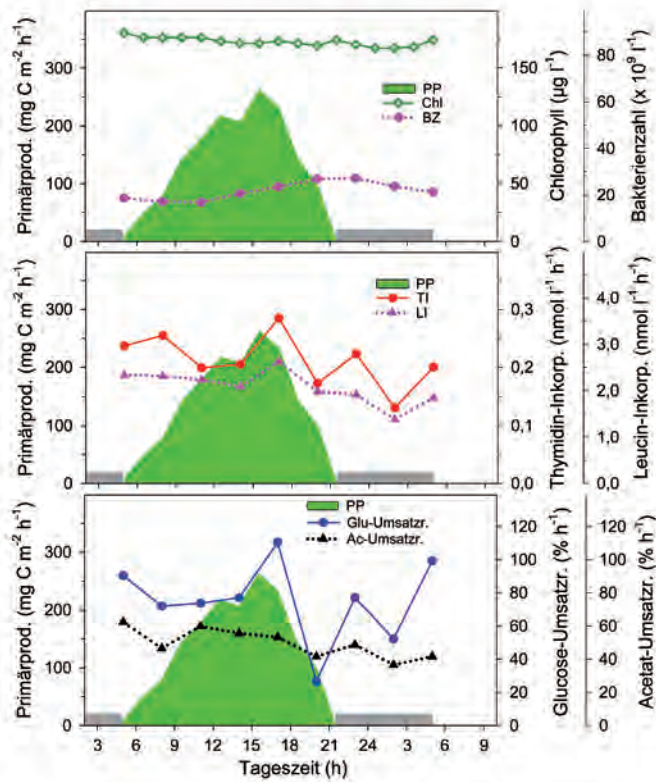


Abbildung 2
Tagesgang der planktologischen und mikrobiologischen Parameter in der inneren Schlei am 1./2. Juni 1995. Die dunklen Balken markieren die Dunkelphase zwischen Sonnenunter- und -aufgang.
Diel variations of planktological and microbiological parameters in the upper Schlei (June 1./2., 1995). The grey bars indicate the dark phase between sunset and sunrise.

Die Bakterienzahlen unterschieden sich bei den drei Untersuchungen deutlich sowohl in der Höhe als auch im Tagesverlauf. Während bei der ersten Schlei-Untersuchung (1995) und im Oderhaff niedrige Werte und ein sehr gleichmäßiger Kurvenverlauf beobachtet wurden, zeigte die zweite Schlei-Untersuchung (1996) viel höhere Werte mit einem im Vergleich zu den beiden anderen Stationen relativ unruhigen Verlauf.

Ebenso wie die beiden Bestandsparameter Chlorophyllgehalt und Bakterienzahl unterschieden sich auch die Aktivitätsparameter Thymidin- und Leucin-Inkorporation deutlich zwischen den Untersuchungsgebieten (Tab. 1). So betrug der Mittelwert der Thymidin-Inkorporation im Oderhaff mit $0,077 \text{ nmol l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ weniger als ein Viertel des Wertes in der Schlei von 1996, der bei $0,346 \text{ nmol l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ lag. Bei der Leucin-Inkorporation waren die Unterschiede weniger stark ausgeprägt. Anders jedoch als die Bestandsparameter wiesen die Aktivitätsparameter eine erheblich größere zeitliche Variabilität auf. Eine Korrelation zwischen den beiden Parametern TI und LI wurde jedoch bei keiner der drei Untersuchungen beobachtet. Die aus der Leucin-Aufnahme berechnete bakterielle Biomasseproduktion in der durchmischten Deckschicht, d.h. in den oberen 2 m der Wassersäule, lag pro Quadratmeter und Tag zwischen 595 und 198 mg C. Sie belief sich damit auf rd. 13 % (Schlei 1995), 19 % (Schlei 1996) und 8 % (Oderhaff) der Tages-Primärproduktion.

Die höchsten Umsatzraten von Glucose und Acetat wurden bei der Schlei-Untersuchung von 1996 gemessen. Hier lag der Umsatz von Glucose bei fast $100 \% \text{ h}^{-1}$, d.h. der Pool der gelösten Glucose wurde in nur einer Stunde einmal vollständig umgesetzt. Im Jahr 1995 betrug der Wert an derselben Station $75 \% \text{ h}^{-1}$. Die Acetat-Umsatzraten in der Schlei waren im Mittel um ein Drittel geringer (Tab. 1). Im Oderhaff waren die Raten von Glucose und Acetat insgesamt deutlich niedriger und verliefen weitgehend parallel (Tab. 1 und Abb. 5). Wie die Abbildungen 2 und 3 zeigen, fielen die Glucose-Umsatzraten bei den Schlei-Untersuchungen von hohen Werten während des Tages auf einen sehr niedrigen Wert gegen Ende der Lichtperiode (1995) bzw. zu Beginn der Nacht (1996).

5.2 Laborexperiment

In der Abbildung 5 sind der zeitliche Verlauf des Chlorophyllgehaltes, der Bakterienzahl, der Aktivitätsparameter (TI und LI) sowie der Umsatzraten von Glucose und Acetat in einer Wasserprobe aus der Schlei dargestellt, die unter kontrollierten Bedingungen inkubiert wurde. Dadurch sollte ausgeschlossen werden, dass Wasserbewegungen und damit Beprobungen unterschiedlicher Wasserkörper, die bei Freilanduntersuchungen häufig auftreten, einen Tag-Nacht-Rhythmus vortäuschen (oder ihn maskieren).

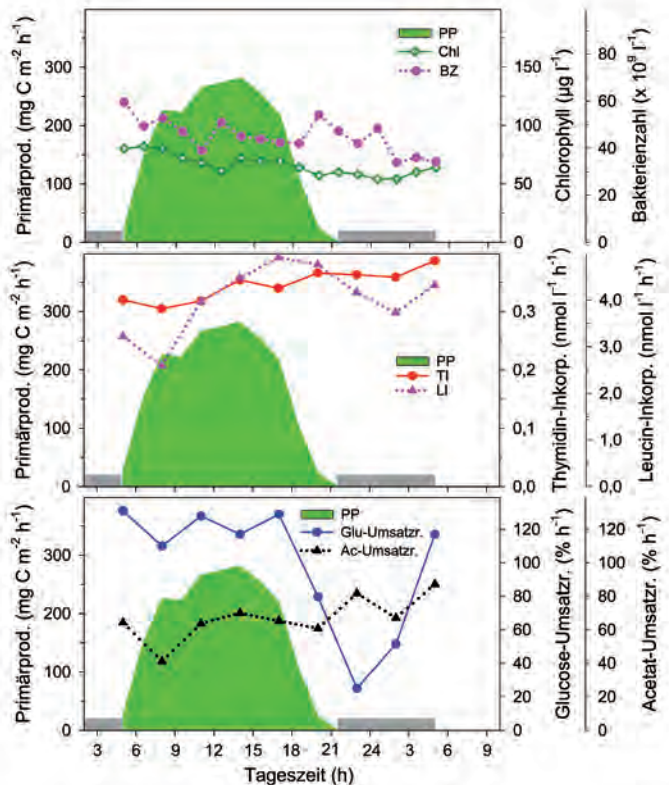


Abbildung 3
Tagesgang der planktologischen und mikrobiologischen Parameter in der inneren Schlei am 7./8. Juni 1996. Die dunklen Balken markieren die Dunkelphase zwischen Sonnenunter- und -aufgang.
Diel variations of planktological and microbiological parameters in the upper Schlei (June 7./8., 1996). The grey bars indicate the dark phase between sunset and sunrise.

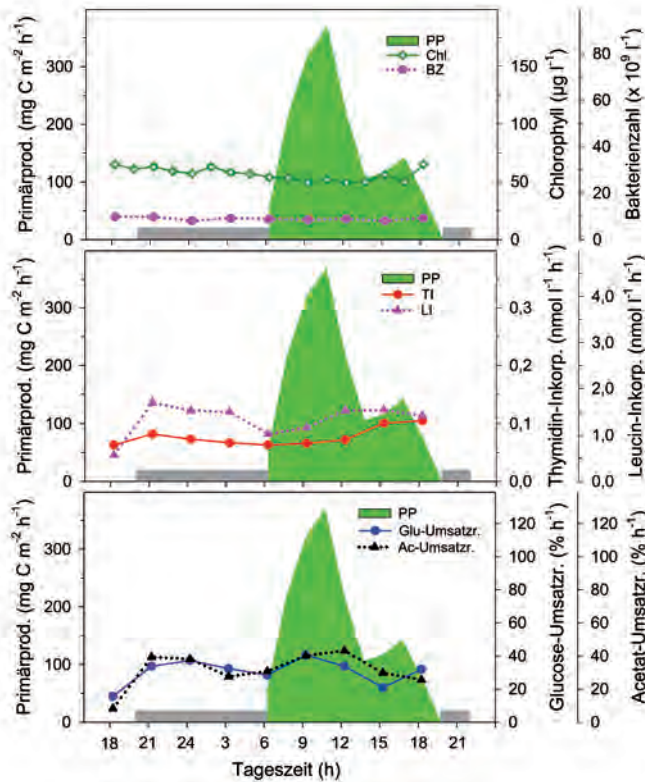


Abbildung 4
Tagesgang der planktologischen und mikrobiologischen Parameter im Oderhaff am 28./29. August 1995. Die dunklen Balken markieren die Dunkelphase zwischen Sonnenunter- und -aufgang.
Diel variations of planktological and microbiological parameters in the Oderhaff (August 28./29., 1995). The grey bars indicate the dark phase between sunset and sunrise.

Die Probe für die Laboruntersuchung wurde am 17. Juni 1996 aus der inneren Schlei genommen. Die Ausgangswerte der untersuchten Parameter lagen innerhalb der Variationsbreite der 10 Tage zuvor an der gleichen Station durchgeführten Tag- und Nachtuntersuchung. Anders als bei den Freilanduntersuchungen übertraf jedoch die Umsatzrate von Acetat diejenige von Glucose. Während der 88-stündigen Inkubation der Proben fielen bei vier Parametern die Werte kontinuierlich ab und zwar weitgehend übereinstimmend bei der dauernd dunkel und der dem Hell-Dunkel-Rhythmus ausgesetzten Probe. Der Rückgang auf rd. die Hälfte war bei der Umsatzrate von Acetat besonders ausgeprägt, während die Umsatzrate von Glucose leicht anstieg (Abb. 5). Anders als in der Hell-Dunkel-Probe, in der die Chl-Konzentration ebenfalls zurückging, stieg diese in der dauernd dunkel gehaltenen Probe deutlich an. Offensichtlich versuchte das Phytoplankton zumindest anfänglich mit einer vermehrten Chlorophyll-Synthese den Lichtmangel zu kompensieren (GEIDER et al. 1985).

6 Diskussion

Bei den Untersuchungen, die sich jeweils über 24 Stunden erstreckten, wurden stets neun Messungen von mikrobiologischen Parametern in dreistündigen Abständen durchgeführt. Die An-

zahl der Probenahmen übertrifft die der meisten vergleichbaren Studien, bei denen in der Regel nur 4–5 über den Tag verteilte Messungen gemacht wurden. Die hohe Anzahl der Proben sollte helfen, die immer vorhandene Zufallsstreuung nicht fälschlich als Tagesrhythmus zu interpretieren, ein Problem, das gerade bei Zeitserien mit nur wenigen Messpunkten leicht auftreten kann.

Eine Grundvoraussetzung dafür, dass sich ein Tag-Nacht-Rhythmus der Bakterien ausbilden kann, besteht darin, dass ihre Wachstumsprozesse sehr rasch ablaufen müssen, damit sie überhaupt auf einen vom Phytoplankton vorgegebenen Produktionsrhythmus reagieren können. Bestimmte Bakterienstämme weisen unter günstigen Laborbedingungen Generationszeiten auf, die nur Bruchteile von Stunden dauern. Bei Untersuchungen in natürlichen Gewässern zeigte sich jedoch, dass die Wachstumsraten der Gesamt-Bakterienpopulation in den verschiedenartigsten aquatischen Biotopen erheblich geringer sind. Der Grund liegt unter anderem darin, dass in der Regel nur ein gewisser Teil der Population metabolisch aktiv ist (COTTRELL & KIRCHMAN 2003, SØNDERGAARD & DANIELSEN 2001). Aus den Messungen der Thymidin-Inkorporation lässt sich berechnen, dass im Mittel in der Schlei pro Liter und Stunde $0,42 \times 10^9$ (1995) und $0,69 \times 10^9$

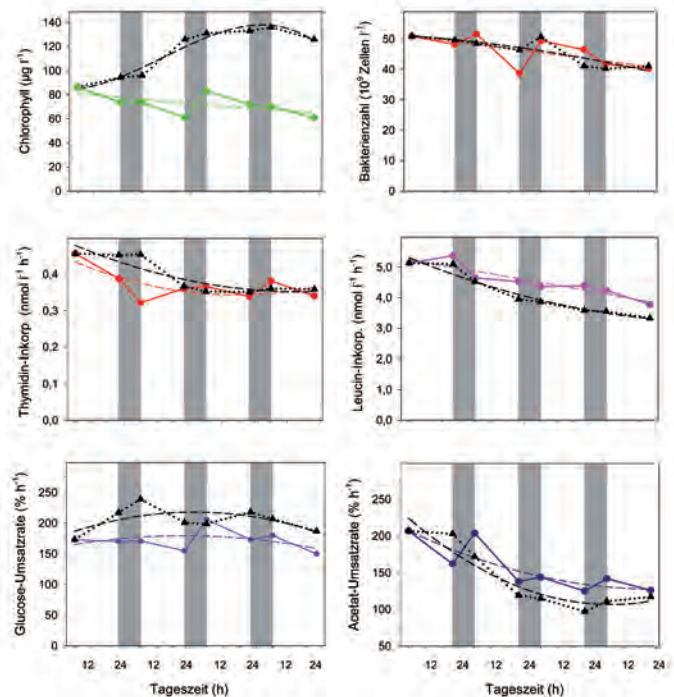


Abbildung 5
Tagesgang der planktologischen und mikrobiologischen Parameter in einem Laborexperiment mit Wasser aus der inneren Schlei. Die Messwerte der dem Tag-Nacht-Wechsel ausgesetzten Probe sind farbige und die der dauernd dunkel gehaltenen schwarz gezeichnet. Zusätzlich sind die Trendlinien dargestellt. Die Dunkelphasen dauerten von 22:00 bis 6:00 Uhr (dunkle Balken).
Daily course of planktological and microbiological parameters under laboratory conditions in a water sampled from the upper Schlei fjord. The sample exposed to a day-night-change is represented by coloured lines and that kept in the dark by black lines. Additionally, the trend lines are shown. The dark phases, which are shown as grey bars, lasted from 22:00 till 6:00.

(1996) sowie $0,15 \times 10^9$ Bakterien im Oderhaff neu gebildet wurden. Daraus ergibt sich wiederum, dass die mittleren Verdopplungszeiten der Gesamtpopulation in der Schlei 50 h (1995) und 63 h (1996) sowie 56 h im Oderhaff betragen. Damit war der prozentual relativ kleine Zuwachs an Zellen offensichtlich zu gering, um sich in messbaren Veränderungen der Bakterienzahl niederzuschlagen, insbesondere auch deshalb, weil durch das gleichzeitig stattfindende Bakteriengrazing der reale Zuwachs noch geringer ausgefallen sein dürfte. Auch STRAŠKRABOVA & FUKSA (1982) konnten bei ihren Untersuchungen in einem Stausee keinen Tagesrhythmus der Bakterienzahlen beobachten.

In der Studie wurden zwei Methoden zur Bestimmung der bakteriellen Sekundärproduktion angewendet. Das war zum einen die Messung der Thymidin-Inkorporation (TI), die ein Maß für die DNA-Synthese darstellt und mit deren Hilfe sich die Zahl der neu gebildeten Bakterienzellen berechnen lässt. Zum anderen wurde die Leucin-Inkorporation (LI) bestimmt, über die die Protein-Synthese ermittelt und der Biomassezuwachs berechnet werden kann. Die Untersuchung erbrachte, dass die tageszeitlichen Veränderungen der Thymidin- und Leucin-Aufnahmeraten keine Beziehung zu einem von der Primärproduktion gesteuerten Tag-Nacht-Rhythmus aufwiesen. In Vergleichen aquatischer Systeme unterschiedlichen Trophiegrades zeigte sich, dass die Thymidin- und Leucin-Inkorporationsraten im Großen und Ganzen gut miteinander korreliert sind (PETIT et al. 1999, SHERR et al. 2001). Eine parallele Zunahme der beiden Raten steht nach Literaturangaben für ein ausgeglichenes Wachstum (balanced growth), d.h. Biomasse- und Zellzahl-Zunahme stehen miteinander im Gleichgewicht (CHIN-LEO & KIRCHMAN 1988, LONGNECKER et al. 2006). Die Relation der Leucin- zur Thymidin-Inkorporation (LI/TI) betrug im Mittel 9,9 (Schlei 1995), 11,6 (Schlei 1996) und 17,5 (Oderhaff). Dabei variierten die Einzelwerte dieses Quotienten ohne eine erkennbare Beziehung zu einem von der Primärproduktion beeinflussten Tag-Nacht-Rhythmus, ähnlich wie das auch von GASOL et al. (1998) und CHIN-LEO & KIRCHMAN (1990) beobachtet wurde. Eine je nach Tageszeit bevorzugte Zellneubildung oder ein Biomassezuwachs traten demnach nicht auf.

Eine unmittelbare zeitliche Anbindung der Bakterienaktivität an die Primärproduktion erfolgt weniger über das partikuläre organische Material als über die gelöste organische Substanz, da die Bakterien nur niedermolekulare organische Substanzen direkt aufnehmen können (FUHRMAN et al. 1985). Das bedeutet, dass das produzierte partikuläre organische Material, also die frisch gebildete Algenbiomasse, erst durch die Fraßaktivität des Zooplanktons (Exkretion, sloppy feeding) und in geringem Maße auch durch Hydrolyse in die gelöste Form überführt werden muss. Diese Prozesse sind entweder nicht tageszeitlich gesteuert oder weisen eine lag-Phase auf, sodass ein eventueller Tag- Nacht-Rhythmus maskiert wird.

Ein direkter zeitlicher Zusammenhang ist am ehesten zwischen der Primärproduktion und den bei diesem Prozess vom Phytoplankton aktiv ausgeschiedenen oder passiv verlorenen niedermolekularen Verbindungen zu erwarten. Dabei handelt es sich in erster Linie um Substanzen wie freie Kohlenhydrate, Aminosäuren und Überschussprodukte wie Glykolsäure (TOLBERT 1974). Es besteht weitgehend Konsens darüber, dass ein gewisser Teil des Primärproduktes in gelöster Form ausgeschieden wird.

Messungen haben ergeben, dass dieses gelöste Material einen Anteil von bis zu rd. einem Drittel der gesamten Primärproduktion erreichen kann (FOGG et al. 1965). Dieses trifft besonders auf oligotrophe Gebiete mit hoher Lichtintensität zu, während in eutrophen Regionen der Anteil eher gering ist (BERMAN & HOLM-HANSEN 1974, MAGUE et al. 1980). Frühere Messungen in der Schlei (GOCKE et al., unveröff.) haben ergeben, dass in diesem hypertrophen Gewässer rd. 5 % der Primärproduktion in gelöster Form ausgeschieden wurden. Ein ähnlicher Wert mit 4,5 % im jahreszeitlichen Mittel wurde in einem hypertrophen See in Südafrika gemessen (ROBARTS & SEPHTON 1989).

Falls bei den Messungen überhaupt ein von den Bakterien verursachter, kurzzeitig sich stark ändernder Prozess beobachtet werden konnte, so betraf dieser die Umsatzrate von gelöster Glucose und in abgeschwächter Form die von Acetat. Die Aufnahme niedermolekularer organischer Verbindungen durch Bakterien erfolgt mithilfe von speziellen, in der Regel substratspezifischen Enzymen, den sogenannten Permeasen, die die jeweilige Verbindung (das Substrat) durch die Zellwand hindurch in das Zellinnere schleusen. Aufgrund der Beziehung zwischen Konzentration und Reaktionsgeschwindigkeit muss eine Erhöhung der Substratkonzentration zu einer Vergrößerung der Enzymaktivität führen. In den Gewässern dürften die Konzentrationen der meisten leicht abbaubaren organischen Verbindungen sehr niedrig sein und deutlich unterhalb der Sättigungskonzentration liegen (LEMKE et al. 2010, MEON & JÜTTNER 1999). In diesem Fall führt eine Erhöhung der Konzentration um einen bestimmten Prozentsatz zu einer prozentual praktisch gleich großen Erhöhung der Aufnahmegeschwindigkeit nach der Michaelis-Menten-Enzymkinetik. Die Umsatzrate einer Verbindung, die sich als Quotient von Aufnahmegeschwindigkeit und Konzentration darstellt, wäre demnach kaum von der Konzentrationserhöhung beeinflusst. Messbare Veränderungen dürften daher nur dann auftreten, wenn die Konzentrationsänderungen sehr stark sind oder wenn sich die Größe des Enzympools ändert, also bei quantitativen und/oder qualitativen Änderungen der Bakterienpopulation. Größere quantitative Populationsveränderungen konnten bei den Untersuchungen jedoch nicht beobachtet werden. Nach diesen Überlegungen dürfte die Umsatzrate derjenige mikrobiologische Aktivitätsparameter sein, der die geringsten kurzzeitigen Veränderungen aufweisen sollte. Gerade das Gegenteil war aber zumindest bei den beiden Untersuchungen in der Schlei und hier besonders bei Glucose der Fall. Hier war der Rückgang der Rate gegen Ende der Lichtperiode auf rd. ein Viertel (Schlei 1995) und ein Fünftel (Schlei 1996) sehr deutlich ausgeprägt (Abb. 2 und 3). Die Mittelwerte der Umsatzraten für die Tag- und Nachtphasen waren allerdings nicht signifikant voneinander unterschieden. Dies war jedoch der Fall in einem Stausee in Tschechien, in dem die mittleren Umsatzraten für Glucose während des Tages $12,5 \% h^{-1}$ und $17,2 \% h^{-1}$ in der Nacht betragen (STRAŠKRABOVA & FUKSA 1982).

Ein großes Problem, das sich bei Freiland-Untersuchungen von Tag- und Nachtrhythmen immer wieder stellt, ist die Gefahr, unterschiedliche Wasserkörper im Laufe der Messungen zu beproben. Dadurch können tageszeitliche Variationen vorge-täuscht, genau so gut aber auch maskiert werden. Tidebedingte Strömungen würden hierunter fallen. Bei den Freilanduntersuchungen traten leichte Änderungen beim Salzgehalt in der Schlei (1995) auf, während dieser bei den beiden anderen Un-

tersuchungen stabil blieb. Problematisch wird es dann, wenn die vorbeiströmende Wassermasse eine unterschiedliche biologische Vorgeschichte hat. Das dürfte bei den Untersuchungen aber kaum der Fall gewesen sein, da keine Strömungen sichtbar waren, und wenn sie doch vorgelegen haben sollten, dann dürfte das Wasser aus der unmittelbaren Umgebung stammen. Da das Problem der unterschiedlichen Wasserkörper trotzdem nicht ganz ausgeschlossen werden kann, sollte das Laborexperiment zeigen, ob ein durch die Primärproduktion gesteuerter Tag-Nacht-Rhythmus in der hypertrophen Schlei überhaupt zu erwarten ist. Diese Untersuchungen, bei denen jegliche Wasserdriftung ausgeschlossen war, ergaben, dass Unterschiede zwischen den direkt nach den Licht- und Dunkelphasen genommenen Proben zwar auftraten, diese jedoch meist sehr klein und auch nicht konsistent waren. Außerdem waren auch die generellen Unterschiede zwischen der ganzzzeitig dunklen und der Tag-Nacht-Probe z.T. relativ gering. Der sehr langsame und mehr oder weniger parallele Rückgang der Parameter in beiden Proben zeigt, dass offensichtlich die Grundversorgung der Bakterien an abbaubarem organischem Material unabhängig von seiner Herkunft in der hypertrophen Schlei so groß ist, dass sich der absolut zwar große, relativ jedoch eher kleine, tägliche Zuwachs durch die Primärproduktion nicht messbar auswirkt.

In der vorliegenden Arbeit wurde in erster Linie der mögliche Einfluss der Nährstoffversorgung auf die Tagesrhythmik der Bakterienaktivität diskutiert. Dabei wurde unterstellt, dass diese Versorgung hauptsächlich über das Phytoplankton läuft und damit einem lichtabhängigen Tageszyklus unterliegt. Andere Ursachen, wie z. B. der Fraßdruck auf die Bakterien, wurden dagegen nicht näher betrachtet. So sah SIMON (1994) in der Vertikalwanderung des Zooplanktons und dessen Fraßaktivität eine wichtige Ursache für die tageszeitlichen Schwankungen des Bakterienwachstums. Wahrscheinlich spielen diese Vertikalwanderungen des Zooplanktons und damit ihr Einfluss auf eine Tagesrhythmik der Bakterien in der Schlei und im Oderhaff wegen der hohen Trübung und der geringen Wassertiefe keine große Rolle.

Die Untersuchungen ergaben, dass sich in den beiden hypertrophen Küstengewässern Schlei und Oderhaff ein tageszeitlicher Zusammenhang zwischen der Primärproduktion und den bakteriologischen Parametern nicht eindeutig nachweisen ließ. Eine Ausnahme bildet hier die Umsatzrate von Glucose in der Schlei. Bei den anderen Parametern wurden zwar zum Teil deutliche Unterschiede zwischen den Mittelwerten der Tages- und Nachtzeiten gefunden, diese waren jedoch in keinem Fall statistisch signifikant ($p \gg 0,05$, t-Test). Das gilt für die Einzeluntersuchungen mit ihren allerdings nur relativ geringen Datenmengen von $n = 5$ für die Tag- und $n = 4$ für die Nachtuntersuchungen. Genauso trifft es aber auch dann zu, wenn alle Werte der Tages- ($n = 15$) bzw. Nachtmessungen ($n = 12$) eines Parameters der drei Untersuchungen zusammen getestet wurden, nachdem vorher die Werte auf den jeweiligen Mittelwert normiert worden waren.

7 Zusammenfassung

In der inneren Schlei und im Oderhaff, zwei hypertrophen Küstengewässern der Ostsee, wurden Tag-Nacht-Untersuchungen mit einer hohen zeitlichen Abfolge von Probenahmen durch-

geführt. Das Ziel dieser Studie bestand darin, festzustellen, ob die Aktivität der Bakterien einem tageszeitlichen Rhythmus folgt, der von der Primärproduktion vorgegeben wird. Einen besonders deutlich Rhythmus-gebenden Einfluss dürfte die Freisetzung gelöster organischer Verbindungen durch die Primärproduktion haben, da Bakterien als mehrheitlich heterotrophe Organismen auf die Versorgung mit organischem Material angewiesen sind, das einerseits durch die Primärproduktion im Gewässer selbst erzeugt wird, andererseits aber auch aus allochthonen Quellen in die aquatischen Systeme eingetragen wird. Die Prämisse war, dass in hypertrophen Küstengewässern die bei der Primärproduktion mit ihrer naturgegebenen Rhythmik erzeugte Menge an organischem Material so groß ist, dass dadurch selbst bei einem hohen allochthonen Eintrag ein tageszeitlich geprägter Verlauf der Bakterienaktivität hervorgerufen wird.

Die Werte für die Primärproduktion lagen zwischen 2.420 (Oderhaff) und 3.070 mg C m⁻² d⁻¹ (Schlei). Sie belegen die extreme Hypertrophie der Untersuchungsgebiete. Die Bakterienaktivität wurde anhand der Thymidin- und Leucin-Inkorporation gemessen, beides Methoden, die zur Bestimmung der bakteriellen Sekundärproduktion eingesetzt werden. Die Thymidin-Inkorporation lag zwischen 0,077 (Oderhaff) und 0,346 nmol l⁻¹ h⁻¹ (Schlei), während sich die Leucin-Inkorporation zwischen 1,33 (Oderhaff) und 4,01 nmol l⁻¹ h⁻¹ (Schlei) bewegte. Außerdem wurden die Umsatzraten von Glucose und Acetat als Vertreter der niedermolekularen gelösten organischen Verbindungen bestimmt. Auch hier weisen die hohen Raten von maximal 99 % h⁻¹ (Glucose) und 67 % h⁻¹ (Acetat) auf einen extrem schnellen Umsatz dieser Verbindungen hin. Bei allen Parametern wurden deutliche zeitliche Veränderungen beobachtet. Besonders auffallend war hier der sehr ausgeprägte Abfall der Umsatzrate von Glucose gegen Ende der Lichtphase in der Schlei. Die zeitlichen Änderungen der Bakterienaktivität und der Umsatzraten zeigten jedoch keine klar erkennbare Beziehung zur Primärproduktion. So war bei keinem Parameter ein statistisch signifikanter Unterschied zwischen den Mittelwerten der Tages- und Nachtperioden zu erkennen.

Derartige Freilanduntersuchungen in natürlichen Gewässern laufen stets Gefahr, dass infolge von Strömungen unterschiedliche Wasserkörper beprobt werden können. Dadurch kann eine zeitliche Rhythmik vorgetäuscht, aber auch maskiert werden. Um dieses Problem zu vermeiden, wurde eine Wasserprobe aus der Schlei über mehrere Tage unter kontrollierten Bedingungen im Lichtinkubator gehalten. Dabei war ein Teil der Probe einem 16:8 Stunden Hell-Dunkel-Wechsel unterworfen, während der andere Teil ständig dunkel gehalten wurde. In beiden Proben zeigten die bakteriellen Parameter einen leichten Rückgang, der mehr oder weniger parallel verlief, ohne dass in der Hell-Dunkel-Probe ein Tag-Nacht-Rhythmus beobachtet werden konnte.

Die Ergebnisse dieses Laborexperimentes zusammen mit den Freilandstudien ergaben, dass die Primärproduktion trotz ihrer absoluten Größe nicht dazu führte, einen tageszeitlich gesteuerten Rhythmus der Bakterienaktivität auszulösen. Die Ursache hierfür dürfte in erster Linie darin bestehen, dass unter hypertrophen Verhältnissen eine hohe Grundversorgung mit allochthonen Substanzen vorherrscht, die keinem Tagesgang unterliegt. Ein weiterer wesentlicher Grund könnte darin liegen, dass in hypertrophen Gewässern der Anteil der Primärproduk-

tion, der als gelöstes organisches Material freigesetzt wird, relativ gering ist. Das bedeutet, dass das partikuläre Primärprodukt erst einmal aufgeschlossen werden muss, bevor es von den Bakterien genutzt werden kann. Dazu könnten die Exkretion und das sloppy feeding des Zooplanktons sowie die Hydrolyse beitragen. Diese Prozesse weisen entweder keinen Rhythmus auf oder sind zeitlichen Verzögerungen unterworfen, die eventuelle Tag-Nacht-Rhythmen maskieren könnten.

Summary

At three stations situated in two hypertrophic coastal waters of the western Baltic Sea, the upper reaches of the Schlei fjord and the Oderhaff lagoon, a programme with high sampling frequency was carried out over 24 hours to explore whether the bacterial activity follows a diel rhythm corresponding to the release of dissolved organic matter in phytoplankton primary production. Heterotrophic bacteria depend on the supply of organic matter produced by primary producers in the waters they inhabit, but also on allochthonous matter carried into these waters. It was hypothesized that in hypertrophic coastal waters the amount of organic matter released through primary production is sufficient to induce a diel rhythm in bacterial activity even in the presence of a high concentration of allochthonous matter.

Primary production ranged from 2,420 (Oderhaff) to 3,070 mg C m⁻² d⁻¹ (Schlei), attesting to the highly hypertrophic status of these waters. Bacterial activity was measured by means of thymidine and leucine incorporation. Both methods are used to determine bacterial secondary production. Thymidine incorporation ranged from 0.077 (Oderhaff) to 0.346 nmol l⁻¹ h⁻¹ (Schlei) and leucine incorporation from 1.33 (Oderhaff) to 4.01 nmol l⁻¹ h⁻¹ (Schlei). In addition, turnover rates of glucose and acetate were measured as representatives of low-molecular dissolved organic compounds. The high turnover rates of up to 99 % h⁻¹ (glucose) and 67 % h⁻¹ (acetate) indicate an extremely rapid cycling of both compounds. All parameters measured showed temporal variations. Most striking was the sharp decrease in the glucose turnover rate at the end of the light phase at the Schlei stations. However, these temporal variations in bacterial activity and turnover rates failed to reveal a correlation with the daily course of primary production. Thus a statistically significant difference between the mean values of the day and night periods could not be detected.

In-situ investigations are always subject to external influences like wind and currents, so that it is not always the same body of water that is sampled, what may wrongly suggest temporal patterns or mask existing ones. Therefore a laboratory experiment was conducted in which a water sample from the Schlei was exposed to a 16/8-hour day/night rhythm over four days in an incubator. A parallel sample was kept dark throughout the experiment. Bacterial parameters were found to have decreased slightly and more or less in parallel in both samples, no diel rhythm being discernible.

Both experiment results and in-situ studies suggest that the daily rise and fall in primary production is not sufficient to induce a day/night rhythm in bacteria activity. One reason could be the abundant supply of allochthonous organic matter in these hypertrophic waters. Another possible explanation could lie in the

low percentage of dissolved as against particulate organic matter produced by the phytoplankton, the latter being subject to excretion, sloppy feeding by zooplankton and hydrolysis, all of which do not follow a day/night rhythm.

Danksagung

Die Autoren danken der Besatzung des Forschungskutters „Littorina“ für ihre tatkräftige Unterstützung bei den Untersuchungen in der inneren Schlei und der Besatzung des Forschungskutters „Ludwig Prandtl“ bei den Arbeiten im Oderhaff. Weiterhin danken wir Frau Dr. M. Köster aus dem Institut für Mikrobielle Ökologie, Universität Greifswald, sowie Herrn Prof. R. Lampe aus dem Institut für Geographie und Geologie, Universität Greifswald, für ihre vielen hilfreichen Hinweise. Frau Shamim Lenz gebührt unser Dank für die englische Übersetzung und zwei anonymen Gutachtern für ihre sorgfältige Durchsicht des Manuskriptes und ihre vielen wertvollen Verbesserungsvorschläge.

Anschrift der Verfasser:

Dr. K. Gocke
Prof. J. Lenz
Frau R. Koppe
Prof. G. Rheinheimer
Prof. H.-G. Hoppe
GEOMAR Helmholtz-Zentrum für Ozeanforschung Kiel
Düsternbrooker Weg 20, 24105 Kiel
kgocke@ifm-geomar.de

Dr. H. Westphal
Institut für Geographie und Geologie, Univ. Greifswald
Friedrich-Ludwig-Jahn-Str. 17A, 17487 Greifswald

Literaturverzeichnis

- BERMAN, T. & O. HOLM-HANSEN (1974): Release of photoassimilated carbon as dissolved organic matter by marine phytoplankton. – *Mar. Biol.* 28, 305–310
- CHIN-LEO, G. & D.L. KIRCHMAN (1988): Estimating bacterial production in marine waters from the simultaneous incorporation of thymidine and leucine. – *Appl. Environ. Microbiol.* 54, 1934–1939
- CHIN-LEO, G. & D.L. KIRCHMAN (1990): Unbalanced growth in natural assemblages of marine bacterioplankton. – *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 63, 1–8
- COLE, J.J., S. FINDLAY & M.L. PACE (1988): Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: A cross-system overview. – *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 43, 1–10
- CORRENS, M. (1979): Der Wasserhaushalt der Bodden- und Haffgewässer der DDR als Grundlage für die weitere Erforschung ihrer Nutzungsfähigkeit zu Trink- und Brauchwasserzwecken. – *Diss. B, Humboldt-Univ. Berlin*, 254 S.
- COTTRELL, M.T. & D.L. KIRCHMAN (2003): Contribution of major bacterial groups to bacterial biomass production (thymidine and leucine incorporation) in the Delaware estuary. – *Limnol. Oceanogr.* 48, 168–178
- DUCKLOW, H.W., D.L. KIRCHMAN, H.L. QUINBY, C.A. CARLSON & H.G. DAM (1993): Stocks and dynamics of bacterioplankton carbon during the spring bloom in the eastern North Atlantic Ocean. – *Deep-Sea Res. II* 40, 245–263

- FOGG, G.E., C. NALEWAJKO & W.D. WATT (1965): Extracellular products of phytoplankton photosynthesis. – *Proc. R. Soc. (Ser. B)* 162, 517–534
- FUHRMAN, J.A. & F. AZAM (1982): Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: evaluation and field results. – *Mar. Biol.* 66, 109–120
- FUHRMAN, J.A., R.W. EPPLEY, Å. HAGSTRÖM & F. AZAM (1985): Diel variations in bacterioplankton, phytoplankton, and related parameters in the Southern Californian Bight. – *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 27, 9–20
- GASOL, J.M., M.D. DOVAL, J. PINHASSI, J.I. CALDERÓN-PAZ, N. GUIXA-BOIXAREU, D. VAQUÉ & J. PEDRÓS-ALIÓ (1998): Diel variations in bacterial heterotrophic activity in the northwestern Mediterranean Sea. – *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 164, 107–124
- GEIDER, R.J., B.A. OSBORNE & J.A. RAVEN (1985): Light dependence of growth and photosynthesis in *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae). – *J. Phycol.* 21, 609–619
- GOCKE, K. (1977): Comparison of methods for determining the turnover times of dissolved organic compounds. – *Mar. Biol.* 42, 131–141
- GOCKE, K., K. KREMLING, C. OSTERROHT & A. WENK (1987): Short-term fluctuations of microbial and chemical variables during different seasons in coastal Baltic waters. – *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 40, 137–144
- GOCKE, K., G. RHEINHEIMER & W. SCHRAMM (2003): Hydrographische, chemische und mikrobiologische Untersuchungen im Längsprofil der Schlei. – *Schr. Naturwiss. Ver. Schlesw.-Holst.* 68, 31–62
- GRASSHOFF, K., M. EHRHARDT & K. KREMLING (eds.) (1999): *Methods of seawater analysis*. Third, completely revised and extended edition. – Wiley-VCH, Weinheim
- HELCOM (1988): *Guidelines for the Baltic Monitoring Programme for the Third Stage*. Part D. Biological Determinants. – *Baltic Sea Environ. Proc. No. 27 D*, 161 pp.
- HOBBIE, J.E., R. DALEY & S. JASPER (1977): Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. – *Appl. Environ. Microbiol.* 33, 1225–1228
- KÖNIG, D. (1970): Landschaftlich-ökologische Fakten und Abwasserbelastung. – In: *Chemische, mikrobiologische und planktologische Untersuchungen in der Schlei im Hinblick auf Abwasserbelastung*. – *Kieler Meeresforsch.* 26, 111–119
- LEIPE, T., J. EIDAM, R. LAMPE, H. MEYER, T. NEUMANN, A. OSADCZUK, W. JANKE, T. PUFF, T. BLANZ, F.X. GINGELE, D. DANNENBERGER & G. WITT (1998): *Das Oderhaff*. Beiträge zur Rekonstruktion der holozänen geologischen Entwicklung und anthropogenen Beeinflussung des Oder-Ästuars. – *Meereswiss. Berichte* 28, Warnemünde, 61 S. + Appendix
- LEMKE, A., M. LUNAU, T.H. BADEWIEN & M. SIMON (2010): Short-term and seasonal dynamics of bacterial biomass production and amino acid turnover in the water column of an intertidal ecosystem, the Wadden Sea. – *Aquat. Microb. Ecol.* 61, 205–218
- LONGNECKER, K., B.F. SHERR & E.B. SHERR (2006): Variation in cell-specific rates of leucine and thymidine incorporation by marine bacteria with high and with low nucleic acid content off the Oregon coast. – *Aquat. Microb. Ecol.* 43, 113–125
- MAGUE, T.H., E. FRIBERG, D.J. HUGHES & I. MORRIS (1980): Extracellular release of carbon by marine phytoplankton: a physiological approach. – *Limnol Oceanogr.* 25, 262–279
- MEON, B. & F. JÜTTNER (1999): Concentration and dynamics of mono- and oligosaccharides in a shallow eutrophic lake measured by thermospray mass spectrometry. – *Aquat. Microb. Ecol.* 16, 281–293
- NELLEN, W. & G. RHEINHEIMER (1970): Salzgehalt. – In: *Chemische, mikrobiologische und planktologische Untersuchungen in der Schlei im Hinblick auf Abwasserbelastung*. – *Kieler Meeresforsch.* 26, 123–126
- PETIT, M., P. SERVAIS & P. LAVANDIER (1999): Bacterial production measured by leucine and thymidine incorporation rates in French lakes. – *Freshwat. Biol.* 42, 513–524
- RIEMANN, B., P. NIELSEN, M. JEPPESEN, B. MARCUSSEN & J.A. FUHRMAN (1984): Diel changes in bacterial biomass and growth rates in coastal environments, determined by means of thymidine incorporation into DNA, frequency of dividing cells (FDC), and microautoradiography. – *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 17, 227–235
- RIEMANN, B. & M. SONDERGAARD (1984): Measurements of diel rates of bacterial secondary production in aquatic environments. – *Appl. Environ. Microbiol.* 47, 632–638
- ROBARTS, R.D. & L.M. SEPHTON (1989): Phytoplankton extracellular dissolved organic carbon production in a hypertrophic African lake. – *Hydrobiologia* 182, 137–148
- SCHIEWER, U., G. JOST, K. GOCKE, R. SCHUMANN, P. SPITTLER & R. HEERKLOSS (1997): Daily pattern of microbial communities in mesocosms. – In: *Proceedings of the 14th Baltic marine biologists symposium – Biodiversity in the Baltic Ecosystems*. Ojaveere, E. (Ed.), Estonian Acad. Publ., Tallinn, 248–259
- SHERR, E.B., B.F. SHERR & T.J. COWLES (2001): Mesoscale variability in bacterial activity in the Northeast Pacific Ocean off Oregon, USA. – *Aquat. Microb. Ecol.* 25, 21–30
- SIMON, M. (1994): Diel variability of bacterioplankton biomass production and cell multiplication in Lake Constance. – *Arch. Hydrobiol.* 130, 283–302
- SIMON, M. & F. AZAM (1989): Protein content and protein synthesis rates of planktonic bacteria. – *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 51, 201–213
- SMITS, J.D. & B. RIEMANN (1988): Calculation of cell production from [³H] thymidine incorporation with freshwater bacteria. – *Appl. Environ. Microbiol.* 54, 2213–2219
- SØNDERGAARD, M. & M. DANIELSEN (2001): Active bacteria (CTC+) in temperate lakes: temporal and cross-system variations. – *J. Plankton Res.* 23, 1195–1206
- STEEMANN-NIELSEN, E. (1952): The use of radioactive carbon (C¹⁴) for measuring organic production in the sea. – *J. Cons. Int. Explor. Mer* 18, 117–140

STRAŠKRABOVA, V. & J. FUKSA (1982): Diel changes in numbers and activities of bacterioplankton in a reservoir in relation to algal production. – *Limnol. Oceanogr.* 27, 660–672

TOLBERT, N.E. (1974): Photorespiration. – In: *Algal physiology and biochemistry* (W. D. P. Stewart, ed.). – Blackwell Scientific Publications, Oxford, 474–504

VAN WAMBEKE, F., M. TEDETTI, S. DUHAMEL & R. SEMPÉRÉ (2008): Diel variability of heterotrophic bacterial production and UV doses in the eastern South Pacific. – *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 387, 97–108

WESTPHAL, H. & B. LENK (1998): Die räumlich-zeitliche Verteilung von Primärproduktion und Bakterienkeimzahlen. – *Greifswalder Geographische Arbeiten* 16, 228–249