

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Untersuchungen über die Aufnahme von gelöster Glukose unter natürlichen Verhältnissen durch größenfraktioniertes Nano- und Ultrananoplankton*

Von KLAUS GÖCKE

Zusammenfassung: Die Inkorporation von (^{14}C) — Glukose in Konzentrationen von $1\mu\text{g C/l}$ durch größenfraktioniertes natürliches Plankton wurde in Wasserproben aus der Kieler Förde bestimmt. Die Gröößenfraktionierung wurde durch Filtration mit Nuclepore-Filtern abgestufter Porengröße durchgeführt. Organismen, deren Durchmesser weniger als 1μ betragen, waren in erster Linie (zu mehr als 69%) an der Aufnahme der Glukose beteiligt. Hierbei handelt es sich zweifellos um Bakterien. Von den größeren Fraktionen wurde relativ wenig Substrat heterotroph aufgenommen. Durch mikroskopische Untersuchungen und durch Kulturverfahren konnte nachgewiesen werden, daß auch in diesen Gröößenklassen die Glukose-Aufnahme durch Bakterien (auf Detritus) anteilmäßig beträchtlich ist. Die Beobachtungen führen zu dem Schluß, daß zumindest bei natürlichen Substratkonzentrationen die Aufnahme der gelösten organischen Verbindungen fast ausschließlich auf Bakterien zurückzuführen ist.

The uptake of dissolved glucose by size-fractionated nano- and ultrananoplankton under natural conditions (Summary): In water samples of the Kiel Fjord the incorporation of (^{14}C)-glucose at concentrations of $1\mu\text{g C/l}$ by sizefractionated plankton was measured. The size-fractionation was achieved by filtration with nuclepore-filters of different pore size. Organisms with diameters less than 1μ were mainly responsible (to more than 69%) for the uptake of the glucose. These organisms are most probably bacteria. The heterotrophic uptake by the fractions of a larger size was relatively low. It could be shown by microscopy and by the plate technique that also in these size-classes the bacteria attached to detritus were responsible to a large degree for the incorporation of glucose. The measurements indicate that at natural substrate concentrations the heterotrophic uptake is for the most part due to bacteria.

Einleitung

Obwohl die Konzentration des gelösten organischen Materials im Seewasser relativ hoch ist und in den meisten Fällen die Menge der partikulären organischen Substanz weit übertrifft, sind die leicht abbaubaren gelösten Verbindungen nur in Spuren vertreten. Die Konzentrationen von biochemisch wertvollen Substanzen, wie freien Zuckern, Aminosäuren und organischen Säuren, liegen im Mikrogrammbereich (VALLENTYNE 1957, DEGENS et al. 1964, CHAU und RILEY 1966, SIEGEL und DEGENS 1966, HOBBIÉ et al. 1968, VACCARO et al. 1968, BOHLING 1970, ANDREWS und WILLIAMS 1971). Diejenigen Organismen, die diese niedrigen Konzentrationen nutzen können, müssen demnach über sehr wirksame Aufnahmemechanismen verfügen. Es ist bekannt, daß die Gewässerbakterien derartige Transport-Enzyme (Permeasen) besitzen, deren Konstanten bei wenigen Mikrogramm Substrat/l liegen (WRIGHT und HOBBIÉ 1966, VACCARO und JANNASCH 1966, JANNASCH 1968).

Hinweise, daß auch Algen zur heterotrophen Lebensweise befähigt sein könnten, ergaben sich sowohl aus Freiland- als auch aus Laboruntersuchungen. So wurden augenscheinlich gesunde Algenpopulationen an Standorten gefunden, an denen offensichtlich keine Photosynthese mehr möglich ist (ROHDE 1955, WRIGHT 1964, MUNRO und BROCK 1968). In Laborversuchen konnte bei einer Reihe von Algen heterotrophes Wachstum

*) Beitrag Nr. 78 aus dem Sonderforschungsbereich 95 „Wechselwirkung Meer — Meeresboden“, Universität Kiel.

beobachtet werden. Hierüber liegen Arbeiten vieler Autoren vor, von denen hier nur einige genannt sein sollen, wobei die mehr oder weniger physiologisch ausgerichteten Untersuchungen nicht berücksichtigt zu werden brauchen, da bei diesen mit ökologisch viel zu hohen Substratkonzentrationen experimentiert wurde. NORTH und STEPHENS (1967) konnten an Reinkulturen des Flagellaten *Platymonas* eine Aminosäure-Aufnahme im Bereich von 10^{-6} — 10^{-7} M nachweisen. Nach HELLEBUST (1970) besitzt die marine Diatomee *Melosira mummuloides* ein aktives Transportsystem für Aminosäuren, dessen Konstante (K_t) einen Wert von $7,7 \cdot 10^{-6}$ M aufweist. Nach NORTH und STEPHENS beträgt K_t für die Argininaufnahme 1,47 μ M in N-Mangelkulturen und 2,01 μ M in N-reichen Kulturen von *Nitzschia ovalis*. ELLBRÄCHTER (1972) beobachtete bei *Amphidinium* (Dinoflagellata) eine Zellvolumenvergrößerung von 6,1% in Gegenwart von 50 mg/l Aminosäuren. Aktive Transportsysteme für Glukose konnten HELLEBUST (1971) bei *Cyclotella* ($K_t = 5,8 \cdot 10^{-7}$ M) und BENNETT und HOBBI (1972) bei *Chlamydomonas* ($K_t = 5$ mg/l) nachweisen. Die letztgenannten Autoren vermuten jedoch, daß Transportsysteme mit derartigen Konstanten unter natürlichen Bedingungen unwirksam sind, da hier die Substratkonzentrationen nur wenige Mikrogramm/l betragen. In diese Richtung weisen die mit autoradiographischen Techniken gewonnenen Ergebnisse von MUNRO und BROCK (1968), die keine Aufnahme von Acetat durch Diatomeen beobachten konnten. SAUNDERS (1972) fand dagegen mit der gleichen Methode eine Inkorporation von Glukose und Acetat unter natürlichen Bedingungen bei einigen Blaualgen-Arten.

Untersuchungen über das Mengenverhältnis der von Bakterien bzw. von anderen Planktonorganismen aufgenommenen organischen Substanzen wurden von WILLIAMS (1970) durchgeführt. Mit Hilfe einer Größenfraktionierung des Planktons nach vorangehender Inkubation mit radioaktiven organischen Verbindungen konnte dieser Autor an Wasserproben aus dem Mittelmeer und Englischen Kanal nachweisen, daß hauptsächlich Bakterien für die Aufnahme der markierten Verbindungen verantwortlich sind. Ähnliche Untersuchungen führten ALLEN (1971) zu dem Schluß, daß im Star Lake (USA) dagegen Mikroflagellaten die dominierende Rolle bei der heterotrophen Substrataufnahme spielen.

Anscheinend differieren die Befunde von Gewässer zu Gewässer. Sie sind offensichtlich beeinflußt von Faktoren wie z. B. der Phytoplanktonzusammensetzung und der Konzentration an gelösten organischen Verbindungen. Es wurde daher für die Kieler Förde untersucht, wie groß der Anteil der Bakterien und der Algen an der Aufnahme gelöster organischer Verbindungen unter natürlichen Bedingungen ist.

Methoden

Die Probenentnahme aus der inneren Kieler Förde (1 m Tiefe) und sämtliche weiteren Versuchsschritte wurden unter strikter Einhaltung steriler Bedingungen durchgeführt, um eine Einschleppung gewässerfremder Bakterien zu vermeiden. Die Wasserproben wurden sofort nach der Entnahme verarbeitet.

1. Größenfraktionierung der heterotrophen Organismen

In zwei je 1,3 l fassende Glasschliff-Flaschen wurden 1,25 l (Hauptprobe) bzw. 0,42 l (Blindprobe) Probenwasser gefüllt. Die Blindprobe wurde sofort mit 1,2 ml 40% Formalin fixiert. Danach wurden beide Flaschen mit (^{14}C) -Glukose (uniformly labelled) in einer Konzentration von 1 μ g C/l versetzt und 2 Stunden bei in situ-Temperatur (Kühlbrutschrank im Dunkeln) inkubiert. Nach der Inkubation wurde die Hauptprobe ebenfalls mit Formalin (3,6 ml) fixiert.

Zur Größenbestimmung der heterotrophen (und fakultativ heterotrophen) Planktonorganismen wurden je 50 ml der Probe durch Nuclepore-Filter mit folgenden Porendurchmessern filtriert: 8; 5; 3; 1; 0,8; 0,6; 0,4; 0,2 μ . Die Filter wurden mit einer 1,5% NaCl-Lösung (etwa dem Salzgehalt der Förde entsprechend) nachgewaschen. Filtrat und Waschwasser wurden verworfen. Von der Hauptprobe wurden je 3 Parallelen und von der Blindprobe je eine pro Filtertyp angesetzt. Die Messung der Radioaktivität erfolgte im Flüssigszintillationszähler (Betaszint 5000, Berthold & Friescke). Die Messung der Blindproben diente zur Bestimmung der physikalischen Adsorption des radioaktiven Materials an Partikel und Filter. Ihre Werte wurden von denen der zugehörigen Hauptproben subtrahiert. Die Ermittlung der von jeder Größenklasse aufgenommenen markierten Glukose erfolgte auf rechnerischem Wege. Zur Berechnung des prozentualen Anteils der auf jede Größenklasse fallenden Aktivität wurde die Radioaktivität der 0,2 μ Filter gleich 100% gesetzt. Eine einmalige Untersuchung mit einem 0,1 μ Filter ergab, daß von den 0,2 μ Filtern praktisch sämtliche markierten Partikel zurückgehalten werden.

2. Größenfraktionierung der saprophytischen Bakterien

Zur Größenfraktionierung der Saprophyten wurde das Probenwasser mit steril filtriertem Fördewasser im Verhältnis 1 : 100 verdünnt, um eine gut auswertbare Keimdichte zu erzielen. Von dieser Verdünnung wurden je 20 ml durch sterile Nuclepore-Filter der bereits erwähnten Porengröße filtriert. Die Bestimmung der Saprophytenzahl in den einzelnen Größenfraktionen erfolgte aus dem Filtrat mit Hilfe des Koch'schen Plattenverfahrens. Als Nährmedium diente ZoBell's Agar 2216 E mit einem Salzgehalt von 8‰. Nach RHEINHEIMER (1968, 1971) werden auf diesem Medium die höchsten Keimzahlen in den Ostseeförden beobachtet. 5 Parallelen aus jedem Filtrat wurden angesetzt und 14 Tage bei 20° C bebrütet. Die Berechnung der prozentual in jeder Größenfraktion vorhandenen Saprophyten geschah in der unter 1. angegebenen Weise.

3. Die mikroskopische Zählung und Größenbestimmung der Bakterien erfolgte nach der von ZIMMERMANN und MEYER-REIL (1974) beschriebenen Methode mit Hilfe der Auflicht-Fluoreszenzmikroskopie. Dieses Verfahren wurde nur bei einer der untersuchten Proben angewendet.

4. Größenfraktionierung der autotrophen (und heterotrophen) Planktonorganismen

Zur Größenbestimmung der autotrophen (und heterotrophen) Organismen wurden in die Hauptprobe (1,25 l) 120 μ Ci und in die Blindprobe (0,42 l) 40 μ Ci $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ gegeben. Anschließend wurden die Proben in situ inkubiert (1 m Wassertiefe, 8 Stunden). Die weitere Verarbeitung erfolgte analog zu der unter 1. angegebenen Methode.

5. Qualitative Untersuchungen des Phytoplanktons erfolgten mit Hilfe des Utermöhl-Mikroskopes.

Ergebnisse

Die Untersuchungen über die Aufnahme gelöster Glukose durch das Nanoplankton wurden an Wasserproben vom November 1974 und März und Mai 1975 durchgeführt. Hierdurch war gewährleistet, daß sich die Proben sowohl in qualitativer (Artenzusammensetzung des Planktons) als auch in quantitativer Hinsicht (Biomasse) stark voneinander unterscheiden.

In der Wasserprobe vom 7. 11. 74 befand sich nur wenig Plankton, das im wesentlichen aus kleinen chlorophyllhaltigen Flagellaten und einigen wenigen Ceratien bestand. Am 18. 3. 75 lag eine Wasserblüte mit einem sehr artenreichen Phytoplankton vor. Die wichtigsten Vertreter waren fädige Diatomeen (*Chaetoceros* spec., *Thalassiosira* spec., *Skeletonema* spec.). Neben diesen relativ großen Arten traten nur sehr wenige kleine Organismen auf. Das quantitativ ebenfalls sehr reiche Phytoplankton der Probe vom 27. 5. 75 bestand wiederum fast ausschließlich aus kleinsten Flagellaten.

Weiterhin unterschieden sich die Proben hinsichtlich der Konzentration der leicht abbaubaren gelösten organischen Substanz. Diese hatte im November ihren niedrigsten und im Mai ihren höchsten Wert. Allerdings waren die Unterschiede relativ gering.

Die Größenverteilung der Glukose-aufnehmenden Organismen ist in den Abbildungen 1—3 dargestellt. Deutlich ist zu erkennen, daß die heterotrophen Organismen von sehr geringer Größe sind. Prinzipiell wird damit das Ergebnis einer bereits früher am gleichen Standort durchgeführten Untersuchung (GÖCKE 1974) bestätigt. Auch die bereits zitierte Untersuchung von WILLIAMS (1970) ergab, daß im Durchschnitt etwa die Hälfte der radioaktiven Glukose und des Aminosäure-Gemisches von Organismen aufgenommen wurde, die kleiner als 1 μ sind.

Diese Befunde wurden allerdings mit Membranfiltern gewonnen, die den Nachteil haben, daß eine echte Größenfraktionierung mit ihrer Hilfe nicht möglich ist (SHELDON und SUTCLIFF 1969). SHELDON (1972) konnte zeigen, daß die tatsächliche Porengröße bei Membranfiltern erheblich kleiner ist als die nominale, bedingt durch die schwammartige Struktur dieses Filtertyps. Es ist daher anzunehmen, daß ein großer Teil der von Membranfiltern mit Porendurchmessern von 3, 5 und 8 μ zurückgehaltenen Organismen kleiner ist, als dies die angegebenen Porengrößen vermuten lassen. Das gleiche trifft auf die Untersuchungen von ALLEN (1971) zu, der aufgrund seiner Filtrationsergebnisse zu dem Schluß kommt, daß im Star Lake (USA) Glukose und Acetat im wesentlichen durch Mikroflagellaten mit einer Größe von 3—8 μ aufgenommen werden.

SHELDON (1972) kommt bei der Untersuchung verschiedener Filterarten zu dem Ergebnis, daß Nucleopore-Filter (perforierte Polycarbonat-Membranen) in ihrer Wirkungsweise in etwa mit einem Sieb zu vergleichen sind und daß ihre nominalen Porengrößen mit den tatsächlichen gut übereinstimmen. Es ist daher zu erwarten, daß in der vorliegenden Arbeit mit Hilfe dieser Filter eine exaktere Größenfraktionierung möglich ist. Hierdurch kann die generell bereits gemachte Aussage, daß die heterotrophen Organismen zum großen Teil sehr klein sind, zu einer exakten Größenklassifizierung dieser Organismen erweitert werden.

Die Abbildungen 1—3 zeigen, daß bei den 3 in der Kieler Förde durchgeführten Untersuchungen die Fraktion der 0,4—0,6 μ großen Organismen am stärksten an der Glukose-Aufnahme beteiligt ist. Zwischen 35 und 50% des zugesetzten markierten Substrates wurden allein von dieser Größenklasse inkorporiert. Organismen der kleinsten untersuchten Größe, nämlich 0,2—0,4 μ , sind außer in der November-Probe, wo ihr Anteil mehr als 30% betrug, nur relativ schwach an der Glukose-Aufnahme beteiligt. Insgesamt wurden im November (Abb. 1) 90% und im März und Mai (Abb. 2 u. 3) je 69% der Glukose von Organismen inkorporiert, die kleiner als 1 μ sind (Einschränkend muß hier gesagt werden, daß es sich bei diesen Größenangaben nur um den kleineren Durchmesser von langgestreckten Formen zu handeln braucht). Bei diesen heterotrophen Organismen, die kleiner als 1 μ sind, handelt es sich mit großer Sicherheit um Bakterien.

Diese Annahme wird untermauert durch die Ergebnisse der Größenfraktionierung der Saprophyten, d. h. derjenigen Organismen, die auf einem Nährboden eine sichtbare

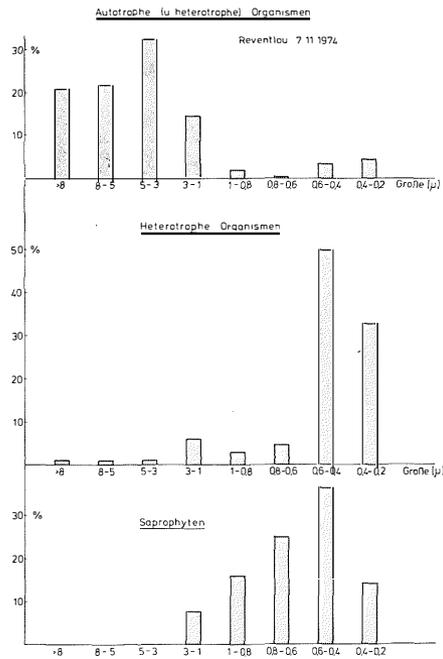


Abb. 1: Wasserprobe vom 7. 11. 1974

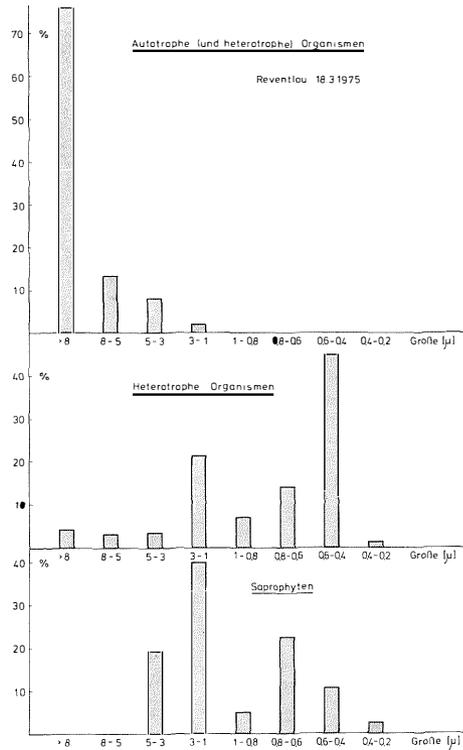


Abb. 2: Wasserprobe vom 18. 3. 1975

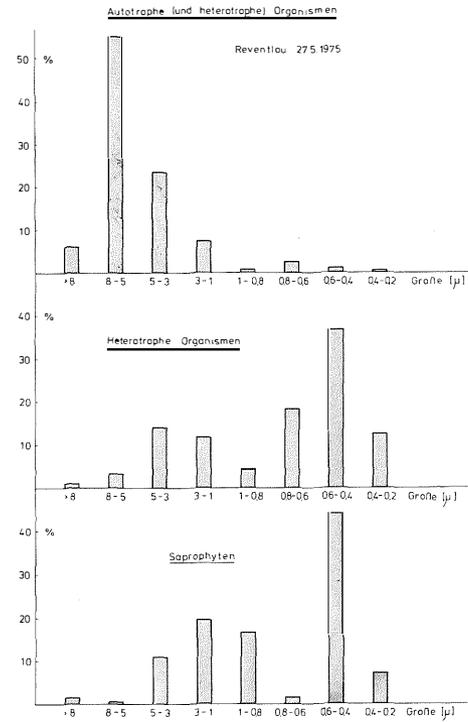


Abb. 3: Wasserprobe vom 27. 5. 1975

Größenverteilung des autotrophen (und fakultativ heterotrophen) und des heterotrophen Nano- und Ultrananoplanktons sowie der Saprophyten.

Kolonie bilden können und daher eindeutig als Bakterien zu identifizieren sind. Sowohl in der November- als auch in der Mai-Wasserprobe konnte — entsprechend den Ergebnissen der Größenfraktionierung der heterotrophen Organismen — der prozentual größte Teil der Saprophyten in der Größenklasse von 0,4—0,6 μ gefunden werden. Die Prozentzahlen betragen am 7. 11. 36% (Abb. 1) und am 27. 5. (Abb. 3) 44% der Gesamtsaprophytenzahl. Eine Ausnahme machte bei dieser Untersuchung die Wasserprobe vom 18. 3. (Abb. 2), bei der sich in dieser Größenklasse nur 11% der Saprophyten befanden. Kleiner als 1 μ waren im November 92%, im März 42% und im Mai 66% der auf den Platten gewachsenen Keime. Natürlich ist bei dieser Untersuchung zu berücksichtigen, daß die Saprophyten nur einen relativ kleinen Bruchteil (im Mai 80300 Saprophyten von insgesamt 1,02 Millionen Bakterien/ml) der gesamten Bakterienzahl ausmachen. Trotzdem stimmen die Ergebnisse der Fraktionierungen der Saprophyten und der heterotrophen Organismen zumindest bei der November- und Mai-Untersuchung erstaunlich gut überein.

Wie bereits dargelegt, besteht wohl kaum ein Zweifel daran, daß es sich bei den heterotrophen Organismen unter 1 μ Größe weitgehend um Bakterien handelt. Da jedoch auch von größeren oder scheinbar größeren Formen Glukose aufgenommen wurde, bleibt die Frage zu beantworten, zu welchen Gruppen diese Organismen gehören. In der vorliegenden Arbeit wurde besonders von den Größenklassen 1—3 μ (November- und März-Probe) und zusätzlich 3—5 μ (Mai-Probe) radioaktive Glukose inkorporiert. Bei den Organismen dieser Größe kann es sich um kleinste Protozoen und um Algen handeln. Nach WOOD (1965) haben die kleinsten grünen Flagellaten eine Größe von minimal 1 μ . Meist liegt ihr Durchmesser jedoch höher.

Im Wasser der Kieler Innenförde konnten autotrophe (und eventuell auch fakultativ heterotrophe) Organismen der Größenklassen 1—3 μ und 3—5 μ nachgewiesen werden. Ihr Anteil ist besonders groß in den Wasserproben von November und Mai. Dies ergibt sich sowohl an Hand der Größenfraktionierung der photosynthetischen Formen als auch durch direkte mikroskopische Untersuchungen. Das Phytoplankton dieser Proben bestand zum größten Teil aus kleinsten Flagellaten und nur aus wenigen größeren Formen. Große Organismen, hauptsächlich fädige Diatomeen, dominierten dagegen in der März-Probe. Folgerichtig wurde hier der größte Teil des markierten CO_2 von Organismen mit einem Durchmesser größer als 8 μ aufgenommen. Bei zwei dieser Untersuchungen (November und Mai, Abb. 1 und 3) befanden sich jedoch auch markierte Partikel, deren Durchmesser unter 1 μ liegt. Hierbei handelt es sich wahrscheinlich — darauf weist die Größenverteilung hin — um Bakterien, die a) die von den Algen ausgeschiedenen markierten organischen Substanzen aufgenommen haben (DERENBACH und WILLIAMS 1974) und die b) $^{14}\text{CO}_2$ inkorporiert haben (SOROKIN 1965). Weiterhin ist nicht auszuschließen, daß trotz des schwachen Unterdruckes bei der Filtration einige Algen zerplatzt sind. Ihre Zellbestandteile würden in diesem Fall die gröberen Filter passieren, dagegen würden sie von den feineren Filtern zurückgehalten. Abgesehen von den Partikeln, deren Durchmesser unter 1 μ liegt und bei denen es sich wahrscheinlich zum größten Teil um Bakterien handelt, überschneiden sich die Größenklassen der kleinsten autotrophen (photosynthetisierenden) Organismen und diejenigen der (scheinbar) größten heterotrophen Mikroorganismen. Es liegt daher der Schluß nahe, daß einzelne Algenarten, besonders diejenigen in den Größenklassen 1—3 μ und 3—5 μ , in der Lage sind, Glukose heterotroph aufzunehmen. Zu diesem Ergebnis kommt auch ALLEN (1971). Weiterhin könnte eventuell auch von chlorophyllfreien Flagellaten, deren kleinste Formen 1—5 μ groß sind (WOOD 1962), gelöste Glukose inkorporiert worden sein.

Die wahrscheinlichste Schlußfolgerung ist jedoch, daß auch in den Größenfraktionen 1—3 μ und 3—5 μ sowie zu einem geringeren Grad auch in noch größeren Klassen, Bakterien im wesentlichen für die heterotrophe Aufnahme des gelösten Substrates verantwortlich waren. Hierbei mag es sich um Bakterien handeln, die größer als 1 μ sind oder die trotz ihrer geringen Größe nicht die Poren der größeren Filter passiert haben. Die mikroskopische Untersuchung der Mai-Probe zeigte, daß zwar nur einzelne Bakterien größer als 1 μ sind, diese gehen jedoch prozentual relativ stark in die Gesamtbakterienbiomasse ein. Nach ZIMMERMANN (mündliche Mitteilung) bleibt stets ein kleiner Teil der Bakterien zwischen den Poren von großporigen Filtern zurück. Bei dem größten Teil der von den Filtern mit Porengrößen über 1 μ zurückgehaltenen Bakterien handelt es sich jedoch nicht um freilebende Formen, sondern um Aufwuchsorganismen auf Detritus. Dies wird durch die Ergebnisse der Saprophytenfraktionierung bestätigt. Hier finden sich im März und Mai, also zu den Zeiten, in denen eine relativ große Glukose-Aufnahme durch die Organismen der 1—3 μ und 3—5 μ -Fraktionen beobachtet wurde, prozentual viele Saprophyten in diesen Größenklassen (Abb. 2 und 3). Die optische Untersuchung der im Mai entnommenen Wasserprobe ergab darüber hinaus, daß relativ viele Bakterien an Detrituspartikeln von wenigen μ hafteten. Bakterienaggregate, wie sie SEKI et al. (1972) beschrieben, konnten dagegen mikroskopisch nicht beobachtet werden.

Der Prozentsatz der Glukose-Aufnahme, der auf das Konto der freilebenden Bakterien ($< 1 \mu$) geht, wurde bereits genannt. Er betrug in der November-Probe 90% und in den Proben von März und Mai jeweils 69% der gesamten heterotrophen Aufnahme von Glukose. Hinzu kommt nun die durch größere Bakterien und die durch Bakterien auf Detritus bedingte Glukose-Inkorporation, die sich im März und Mai relativ stark bemerkbar macht. Dadurch erhöht sich die bakterielle Substrataufnahme besonders dieser Proben, so daß auch hier der Prozentsatz sicherlich über 75% liegt. Es läßt sich also eindeutig sagen, daß in der Kieler Förde zumindest Glukose unter natürlichen Bedingungen zum weitaus größten Teil von Bakterien aufgenommen wird. Es ist weiterhin anzunehmen, daß dieser Befund für die meisten gelösten organischen Verbindungen zutrifft.

Frl. I. Flittiger und Herrn W. Dzomla danke ich für die sorgfältige und gewissenhafte Durchführung der Analysen.

Literaturverzeichnis

- ALLEN, H. L. (1971): Dissolved organic carbon utilization in sizefractionated algal and bacterial communities. — Int. Revue ges. Hydrobiol. **56**, 731—749.
- ANDREWS, P. und WILLIAMS, P. J. leB. (1971): Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. III. Measurement of the oxidation rates and concentrations of glucose and amino acids in sea water. — J. mar. biol. Ass. U. K. **51**, 115—125.
- BENNET, M. E. und HOBBIIE, J. E. (1972): The uptake of glucose by *Chlamydomonas* sp. — J. Phycol. **8**, 392—398.
- BOHLING, H. (1970): Untersuchungen über freie gelöste Aminosäuren im Meerwasser. — Mar. Biol. **6**, 213—225.
- CHAU, Y. K. und RILEY, J. P. (1966): The determination of aminoacids in sea water. — Deep Sea Res. **13**, 1115—1124.

- DEGENS, E. T., REUTER, J. H. und SHAW, K. N. F. (1964): Biochemical compounds in offshore California sediments and sea waters. — *Geochim. Cosmochim. Acta* **28**, 45—66.
- DERENBACH, J. B. und WILLIAMS, P. J. leB. (1974): Autotrophic and bacterial production: fractionation of plankton populations by differential filtration of samples from the English Channel. — *Mar. Biol.* **25**, 263—269.
- ELLBRÄCHTER, M. (1972): Begrenzte Heterotrophie bei *Amphidinium* (Dinoflagellata). — *Kieler Meeresforsch.* **28**, 84—91.
- GOCKE, K. (1974): Methodische Probleme bei Untersuchungen zur mikrobiellen Stoffaufnahme in Gewässern. — *Kieler Meeresforsch.* **30**, 12—23.
- HELLEBUST, J. A. (1970): The uptake and utilisation of organic substances by marine phytoplankters. In HOOD (Ed.): *Organic matter in natural waters*. University of Alaska, 225—256.
- HELLEBUST, J. A. (1971): Kinetics of glucose transport and growth of *Cyclotella cryptica* REIMANN, LEWIN and GUILLARD. — *J. Phycol.* **7**, 1—4.
- HOBBIE, J. E., CRAWFORD, C. C. und WEBB, K. L. (1968): Amino acid flux in an estuary. — *Science* **159**, 1463—1464.
- JANNASCH, H. W. (1968): Competitive elimination of *Enterobacteriaceae* from seawater. — *Appl. Microbiol.* **16**, 1616—1618.
- MUNRO, A. L. S. und BROCK, T. D. (1968): Distinction between bacterial and algal utilization of soluble organic substances in the sea. — *J. gen. Microbiol.* **51**, 35—42.
- NORTH, B. B. und STEPHENS, G. C. (1967): Uptake and assimilation of amino acids by *Platymonas*. — *Biol. Bull.* **133**, 391—400.
- NORTH, B. B. und STEPHENS, G. C. (1972): Amino acid transport in *Nitzschia ovalis* ARNOTT. — *J. Phycol.* **8**, 64—68.
- RHEINHEIMER, G. (1968): Beobachtungen über den Einfluß von Salzgehaltsschwankungen auf die Bakterienflora der westlichen Ostsee. — *Sarsia* **34**, 253—262.
- RHEINHEIMER, G. (1971): Über das Vorkommen von Brackwasserbakterien in der Ostsee. — *Vie et Milieu* **22**, Suppl. 281—291.
- RODHE, W. (1955): Can plankton production proceed during winter darkness in subarctic lakes? — *Verh. Int. Verein Limnol.* **12**, 117—122.
- SAUNDERS, G. W. (1972): Potential heterotrophy in a natural population of *Oscillatoria agardhii* Var. *isothrix* SKUJA. — *Limnol. Oceanogr.* **17**, 704—711.
- SEKI, H., KOIKE, J., MATSUMOTO, E. und HATTORI, A. (1972): A study on the distribution of total bacteria, bacterial aggregates and heterotrophic bacteria in the sea. In the subarctic Pacific region and in the western north Pacific central region. — *J. Oceanog. Soc. Japan*, **28**, 103—108.
- SHELDON, R. W. and SUTCLIFF, W. H. (1969): Retention of marine particles by screens and filters. — *Limnol. Oceanogr.* **14**, 441—444.
- SHELDON, R. W. (1972): Size separation of marine seston by membrane and glass-fiber filters. — *Limnol. Oceanogr.* **17**, 494—498.
- SIEGEL, A. und DEGENS, E. T. (1966): Concentration of dissolved amino acids from saline waters by ligand-exchange chromatography. — *Science* **151**, 1098—1101.

- SOROKIN, J. I. (1965): On the trophic role of chemosynthesis and bacterial biosynthesis in water bodies. — *Mem. Ist. Ital. Idrobiol., Suppl.* **18**, 187—205.
- VACCARO, R. F. und JANNASCH, H. W. (1966): Studies on heterotrophic activity in seawater based on glucose assimilation. — *Limnol. Oceanogr.* **11**, 596—607.
- VACCARO, R. F., HICKS, S. E., JANNASCH, H. W. und CAREY, F. G. (1968): The occurrence and role of glucose in seawater. — *Limnol. Oceanogr.* **13**, 356—360.
- VALLENTYNE, J. R. (1957): The molecular nature of organic matter in lakes and oceans, with lesser reference to sewage and terrestrial soils. *J. Fish. Res. Bd. Canada* **14**, 33—82.
- WILLIAMS, P. J. leB. (1970): Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. I. Size distribution of population and relationship between respiration and incorporation of growth substances. — *J. mar. biol. Ass. U.K.* **50**, 859—870.
- WOOD, E. J. F. (1962): A method for phytoplankton study. — *Limnol. Oceanogr.* **7**, 32—35.
- WOOD, E. J. F. (1965): *Marine microbial ecology*. — Reinhold Publ. Corporation, New York.
- WRIGHT, R. T. (1964): Dynamics of phytoplankton community in an ice covered lake. — *Limnol. Oceanogr.* **9**, 163—178.
- WRIGHT, R. T. und HOBBIIE, J. E. (1966): Use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. — *Ecology* **47**, 447—453.
- ZIMMERMANN, R. und MEYER-REIL, L.-A. (1974): A new method for fluorescence staining of bacterial populations on membrane filters. — *Kieler Meeresforsch.* **30**, 24—27.