

Aus dem Max-Planck-Institut für Limnologie, Plön, und der
Limnologischen Flußstation des Max-Planck-Instituts für Limnologie, Schlitz

Untersuchungen zur Ökologie der Bakterien in der fließenden Welle von Bächen

II. Die Zahl der Bakterien im Jahreslauf

Schlitzer Produktionsbiologische Studien (23-2)

Investigations on the ecology of suspended bacteria in small streams

II. The number of bacteria in the course of a year

(Schlitz studies on productivity, no. 23-2)

Von JÜRGEN MARXSEN

Mit 10 Abbildungen und 5 Tabellen im Text

Abstract

In 2 small unpolluted streams in eastern Hesse (Fed. Rep. of Germany) the number of suspended bacteria, counted by a membrane filter technique, was from June 1973 to August 1974 mostly in a range which is known from eutrophic lakes. In the Rohrwiesenbach, a woodland stream, the concentrations of bacteria (range at sampling station Rwb III: $0.4-9.2 \times 10^6$ bact./ml, average: 3.1×10^6) were similar to concentrations in eutrophic lakes during most of the year. The concentrations of bacteria in the Breitenbach, an open grassland stream, often reached the numbers in eutrophic lakes (range at sampling station Btb II: $0.5-2.7 \times 10^6$ bact./ml, average: 1.2×10^6).

Relationships between the number of bacteria and discharge were observed at 4 of 6 sampling stations, between the number of bacteria and temperature at 5 of 6 sampling stations. Under special consideration of these relationships the origin of suspended bacteria (the terrestrial environment or/and the stream itself) is discussed. The proportion of bacteria of allochthonous origin is supposed to be much higher in woodland stream sections (Rohrwiesenbach) than in open grassland stream sections (Breitenbach).

Inhalt

I. Einleitung	27
II. Bakterien im Stofffluß kleiner Fließgewässer	28
III. Methoden	32
IV. Ergebnisse der Membranfilteruntersuchungen	34
V. Diskussion der Bakterienzahlen (Membranfilteruntersuchungen)	38
1. Vergleich mit anderen Untersuchungen	38
2. Morphologische Charakterisierung	39
3. Vergleich der Untersuchungsstellen	40
4. Temperaturabhängigkeit	41
5. Beziehung zur Wasserführung	43
6. Beziehungen zu weiteren Faktoren	46
VI. Koloniezahl, Ergebnisse und Diskussion	47
VII. Schlußbetrachtung	48
VIII. Zusammenfassung, Summary	50
IX. Danksagung	51
X. Literatur	52

I. Einleitung

Die mikrobiologische, speziell die bakteriologische Forschung hat in der Limnologie über viele Jahrzehnte nicht das ihr eigentlich, bei Berücksichtigung der Bedeutung der von ihr untersuchten Organismen, zukommende Gewicht gehabt (vgl. THIENEMANN 1927; RODHE 1961; OVERBECK 1968). Die Ursachen hierfür liegen vor allem darin, daß lange Zeit die notwendigen Methoden fehlten, um Untersuchungen durchzuführen, die einigermaßen zuverlässige Aussagen über Struktur und Funktion der Bakterienpopulationen in limnischen und marinen Ökosystemen zuließen. Erst in den letzten Jahrzehnten wurden Methoden entwickelt, die dies ermöglichten.

So war zum Beispiel die Entwicklung der Membranfiltermethode (RAZUMOV 1932, 1947) ein entscheidender Fortschritt bei der quantitativen Bestimmung der Bakterien gegenüber der alten Agarplattenmethode, mit der ja meist nur eine kleine Fraktion der tatsächlich vorhandenen Bakterienflora erfaßt wird (OVERBECK 1973). Was die Messung der Aktivität der aquatischen Bakterien im Ökosystem betrifft, so ist in den letzten Jahren in immer größerem Ausmaß die Methode der Bestimmung der Aufnahme gelöster organischer Stoffe mit Hilfe ^{14}C -markierter Substanzen zur Anwendung gekommen. Nach der Erarbeitung der Grundlagen dieser Methode (PARSONS & STRICKLAND 1962; WRIGHT & HOBBIE 1965a, b, 1966; HOBBIE & WRIGHT 1965) wurde sie in zahlreichen Gewässern angewendet.

Auch bei der ökologischen Erforschung der Fließgewässer gehören die Bakterien bisher zu den am wenigsten untersuchten Organismen. Sie sind nur gelegentlich quantitativ erfaßt worden. Einzelne Daten liegen vor z. B. von BELING & JANNASCH (1955), JANNASCH (1955) für die Fulda und einige Bäche, von REICHARDT & SIMON (1972) für einen mit organischen Abwässern belasteten Gebirgsbach, von DEUFEL (1972) für den Oberlauf der Donau und die Bregquelle, von MUCHA & DAUBNER (1965), MUCHA (1967), DAUBNER (1969), STRASKRABOVA et al. (1973), DAUBNER & TRZILOVA (1973), STRASKRABOVA et al. (1978) für größere Fließgewässer, u. a. die Donau, die meist mehr oder weniger verunreinigt sind, und von SCHMIDT (1970) aus dem Amazonas-Gebiet. RHEINHEIMER (1977) teilt zahlreiche Daten aus der Elbe und kleineren norddeutschen Flüssen mit.

Da von der Limnologischen Flußstation in Schlitz (Hessen), Außenstation des Max-Planck-Instituts für Limnologie in Plön, schon seit einigen Jahren Untersuchungen an kleinen, unverschmutzten Bächen vorgenommen werden, in deren Mittelpunkt produktionsbiologische Fragestellungen stehen (u. a. ILLIES 1971, 1975; MEIJERING 1973; RINGE 1974; BENEDETTO 1975; GÜMBEL 1976; HAVELKA 1976), bot es sich an, die beiden Bäche Rohrwiesebach und Breitenbach, deren Untersuchung — vor allem der zoologischen Komponenten — bereits recht weit fortgeschritten ist, auch unter bakteriologischem Aspekt zu betrachten.

Im Mittelpunkt der Arbeit stand die Untersuchung von Struktur und Funktion der Bakterienflora der fließenden Welle in Rohrwiesebach und Breitenbach in Abhängigkeit von wichtigen biotischen und abiotischen Faktoren. Die Bakterienzahl (Struktur) wurde mit Hilfe der Membranfiltermethode erfaßt. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen werden hier mitgeteilt. Gleichzeitig wurde die Aufnahme gelöster organischer Stoffe durch Bakterien (Funktionsmessung) bestimmt (MARXSEN 1980b). Neben der Ermittlung von hydrologischen, physikalischen und chemischen Faktoren wurden auch einige für den Stoff- und Energiefluß im Bach wichtige biotische Komponenten — Primärproduktion und Eintrag von allochthonem Material — in die Untersuchung einbezogen (MARXSEN 1980a).

Die untersuchten Gewässer und die Lage der Untersuchungsstellen — im Rohrwiesebach mit Rwb I, Rwb II, Rwb III, im Breitenbach mit Btb I, Btb II, Btb III bezeichnet — wurden bereits ausführlich beschrieben (MARXSEN 1980a).

II. Bakterien im Stofffluß kleiner Fließgewässer

Ein Bach läßt sich in mehrere Partialsysteme aufgliedern. Die mehr oder weniger stark an den Ort gebundenen 4 Systeme Epilithon, Makrophyten mit zugehörigem Epiphyton, Sediment mit Aufwuchs und Ablagerungen toten pflanzlichen Materials, die unregelmäßig, oft mosaikartig, über das Bachbett verteilt sind, stehen über das fließende Wasser miteinander in Verbindung. Die Verbindung besteht allerdings nur in einer Richtung, nämlich bachabwärts. Darüber hinaus bestehen wechselseitige Beziehungen des Baches mit dem Grundwasser, der terrestrischen Umgebung und der Luft. Die folgende Darstellung der Rolle der Bakterien in Bächen beschränkt sich auf unverschmutzte Gewässer.

1. Detritus

Allochthones Material liefert zusammen mit abgestorbenen Makrophyten oder Teilen davon die Hauptmenge des Detritus. Abgestorbene Tiere, Algen, Pilze und Bakterien tragen normalerweise nur begrenzt dazu bei. Der Abbau des toten pflanzlichen Materials im Bach geschieht mit sehr unterschiedlicher Geschwindigkeit. Ein Teil löst sich schon innerhalb weniger Stunden im Wasser (NYKVIST 1962, 1963; KAUSHIK & HYNES 1971; WETZEL & MANNY 1972; PETERSEN & CUMMINS 1974), und auch während des weiteren Abbaus des Detritus gelangt gelöste organische Substanz ins Wasser. Das nicht unmittelbar lösliche Material wird schon bald von heterotrophen Mikroorganismen angegriffen (TRISKA 1970; KAUSHIK & HYNES 1971; BÄRLOCHER & KENDRICK 1973a, b, 1974; IVERSON 1973; SUBERKROPP &

KLUG 1974). Die Abbaugeschwindigkeit des pflanzlichen Materials variiert stark von Art zu Art (NYKVIST 1962; MATHEWS & KOWALCZEWSKI 1969; THOMAS 1970; TRISKA 1970; KAUSHIK & HYNES 1971; GOSZ et al. 1973; PETERSEN & CUMMINS 1974). Darüber hinaus spielen auch die Temperatur und die Konzentrationen verschiedener Substanzen im Wasser wie Stickstoffverbindungen (HYNES & KAUSHIK 1969; KAUSHIK & HYNES 1971) oder Phosphat (NELSON et al. 1969) eine Rolle.

Während des Abbaus nehmen die daran beteiligten heterotrophen Mikroorganismen zum Aufbau zelleigenen Proteins Stickstoff aus dem Wasser auf. Das führt dazu, daß Detritus fressende Tiere das Material bevorzugen, das am stärksten von Mikroorganismen angegriffen ist (KAUSHIK & HYNES 1971; BÄRLOCHER & KENDRICK 1973a, b; CUMMINS et al. 1973; IVERSEN 1973). HAECKEL et al. (1973) stellten fest, daß *Gammarus fossarum* KOCH, wenn man den Tieren Blätter verschiedener Baumarten anbietet, jeweils die von der Konsistenz her weichsten bevorzugt. Das sind auch die Blätter, die am schnellsten von Bakterien und Pilzen besiedelt werden (KAUSHIK & HYNES 1971). Allerdings konnten HAECKEL et al. die Präferenzen für bestimmte Arten vollständig aufheben, indem sie durch Abbrühen und Einweichen erreichten, daß die Blätter in ihrer Konsistenz etwa gleichartig waren. Ob damit auch die Besiedlung mit Mikroorganismen angeglichen wurde, ist nicht bekannt.

2. Primärproduzenten

Die Zahl der Algen in der fließenden Welle von Bächen ist im allgemeinen sehr gering, dagegen können Makrophyten und Aufwuchsalgen im Bach bezüglich Biomasse und Produktion eine erhebliche Bedeutung erlangen, sofern die Lichtverhältnisse ausreichend sind (HYNES 1969, 1970c; SCHWOERBEL 1972). Herbivore Tiere ernähren sich vor allem von Algen, kaum von lebenden Makrophyten. Algen unterliegen nach ihrem Absterben einem ähnlichen Abbauprozess, wie er oben für Makrophyten beschrieben wurde.

3. Anorganischer Kohlenstoff

Der anorganische Kohlenstoff im Bachwasser steht in einem ständigen Austausch mit der Atmosphäre. Alle Organismen im Bach geben CO₂ ab. Vor allem die Primärproduzenten nehmen CO₂ auf, daneben sind aber auch Bakterien mit dem Prozeß der heterotrophen CO₂-Fixierung zu einem Teil an der Aufnahme beteiligt.

4. Tierische Konsumenten

Die tierischen Konsumenten beeinflussen über die Abgabe von gelösten Substanzen und Detritus direkt die Lebensmöglichkeiten von Bakterien und Pilzen.

Bereits NYKVIST (1963) beobachtete die Bildung kleiner Partikel von aus Blättern gelöster organischer Substanz im Wasser. LUSH & HYNES (1973) erhielten diese Partikelbildung unter sterilen und nichtsterilen Bedingungen, wobei Turbulenz diesen Prozeß förderte. Unter natürlichen, nichtsterilen Bedingungen entstehen dann Aggregate aus mikrobiellen Zellen und organischer Substanz, die ebenso wie Mikroorganismen allein oder Partikel aus Detritus und Mikroorganismen eine hochwertige Nahrungsquelle für Filtrierer bilden (SEKI et al. 1969; HYNES 1970a, b; LADLE 1972; SCHWOERBEL 1972; WESTLAKE et al. 1972; LUSH & HYNES 1973). Auch die Aufwuchsschichten aus Detritus und Mikroorganismen auf dem Bachgrund und auf Makrophyten bilden eine hervorragende Nahrungsgrundlage für zahlreiche Tiere (MADSEN 1972).

5. Gelöste organische Substanz

Die Zusammensetzung der gelösten organischen Substanz in Bächen ist noch weitgehend unbekannt. Neben den Stoffen autochthoner Herkunft, die entweder direkt von Organismen, vornehmlich den vorhandenen Primärproduzenten, ins Gewässer ausgeschieden werden oder nach deren Absterben frei werden, spielen die Substanzen allochthoner Herkunft eine bedeutende Rolle. Diese gelösten organischen Stoffe allochthoner Herkunft können bereits in gelöster Form eingeschwemmt werden, oder sie werden aus partikulärem Material, wie Blättern, Ästen, Gras, das fast das ganze Jahr über — allerdings in verschiedenem Ausmaß — in den Bach eingetragen werden kann, freigesetzt. Diese Einteilung sagt allerdings über die chemische Zusammensetzung zunächst noch nichts aus. Es ist aber bekannt, daß es sich bei den eingespülten Stoffen zu einem erheblichen Teil um Substanzen handelt, die relativ schwer abbaubar sind und sich deshalb in der Bodenschicht besonders von Wäldern anreichern. Diese unter dem Sammelbegriff Humusstoffe zusammengefaßten Verbindungen, die von sehr unterschiedlicher chemischer Struktur sein können, bleiben auch im Bach schwer abbaubar. Ihre Anwesenheit fällt oft schon durch eine deutliche Braunfärbung des Wassers auf.

6. Bakterien und Pilze

Die Bakterien und Pilze in Fließgewässern gerieten in den letzten Jahren zunehmend in das Blickfeld der Limnologen. Ihre Rolle beim Abbau partikulärer Materials unter gleichzeitiger Verbesserung der Nahrungsqualität für tierische Konsumenten wurde bereits erwähnt. Die Untersuchungen gingen in der Regel davon aus, daß die Gewichtsabnahme von in künstlichen oder natürlichen fließenden Gewässern exponierten Blättern gemessen wurde (HYNES & KAUSHIK 1969; MATHEWS & KOWALCZEWSKI 1969; THOMAS 1970; GOSZ et al. 1973; PETERSEN & CUMMINS 1974). Gleichzeitig wurden oft auch qualitative, teilweise auch quantitative Untersuchungen der Besiedlung mit Bakterien und Pilzen vorgenommen

(KAUSHIK & HYNES 1968, 1971; TRISKA 1970; CUMMINS 1972; BÄRLOCHER & KENDRICK 1974; SUBERKROPP & KLUG 1974). Gelegentlich wurden auch Aktivitäten der Mikroorganismen untersucht, beispielsweise ihre Respiration (TRISKA 1970; CUMMINS et al. 1972; PETERSEN & CUMMINS 1974) oder die Aufnahme von Glucose (CUMMINS et al. 1972).

In den ersten Wochen des Abbaus von Blättern scheinen Pilze eine größere Bedeutung als Bakterien zu haben; wie Untersuchungen der Gewichtsabnahme nach Zugabe von Fungiziden und Bakteriziden zeigten (KAUSHIK & HYNES 1971). Quantitative Bestimmungen von Bakterien auf und in Blättern aus Bächen mittels Agarplatten ergaben im Winter (Januar—Februar) im allgemeinen deutlich niedrigere Zahlen als im Frühjahr (März—Mai). Bei Pilzen ergaben die Zählungen dagegen sehr unterschiedliche Ergebnisse ohne eine allgemeine Tendenz.

Untersuchungen der Respiration von im Bach exponierten Blättern verschiedener Baumarten (TRISKA 1970) zeigten im Winter eine deutlich größere Respirationsaktivität der Pilze gegenüber den Bakterien. Steigende Temperaturen im Frühjahr und Sommer führten bei Pilzen und Bakterien zu einem Anstieg des gemessenen Sauerstoffverbrauchs. Dabei erreichte bei einigen Baumarten die bakterielle Respiration die gleiche Größenordnung wie die der Pilze, bei anderen überwog weiterhin die Aktivität der Pilze.

Die Bakterienflora in Bächen ist, über ihre Rolle als Zersetzer von Detritus hinaus, kaum untersucht worden. Mehr ist dagegen über Pilze bekannt, u. a. über Artenzusammensetzung, Häufigkeit, Lebenszyklen (Literatur dazu bei TRISKA 1970). Außer beim Detritusabbau scheinen sie für das Geschehen im Bach — in der fließenden Welle oder in den Aufwuchsschichten — nicht so wichtig zu sein. Spezielle ökologische Untersuchungen von Fließwasserbakterien im Hinblick auf Quantität, Artenzusammensetzung oder Aktivität gibt es kaum. Nur gelegentlich werden Daten von einzelnen Probenahmen veröffentlicht, z. B. Ergebnisse von Gesamtkeimzahlbestimmungen mit Membranfiltern (JANNASCH 1955). Da hier allerdings nur einzelne Proben entnommen wurden, sind die Ergebnisse nur von begrenztem Wert.

GRAY (1951) untersuchte mit traditionellen Plattenverfahren einen englischen Bach. Er fand, daß unter normalen Bedingungen typische Gewässerbakterien gegenüber Bodenbakterien dominierten. Das änderte sich nur nach langen, starken Regenfällen, wenn die Bäche Hochwasser führten und viele Bodenbakterien eingespült wurden, und nach langen Hitzeperioden ohne Regenfälle, wenn Bodenpartikel kontinuierlich vom Ufer abbröckelten und in den Bach stürzten. In diesen Zeiten konnte die Anzahl der Bodenbakterien die der eigentlichen Gewässerbakterien übertreffen? Ähnliche Ergebnisse mit entsprechenden Methoden erhielten auch BAKER & FARR (1977).

CUMMINS et al. (1972) reicherten ein künstliches Fließsystem mit löslichen organischen Substanzen aus Blättern von Laubbäumen an. Sie erhielten sofort eine Vervielfachung der Bakterienflora (Kolonien auf Nutrient-Agar). Gleichzeitig stellten sie fest, daß ein Teil der organischen Substanzen schon nach wenigen Tagen abgebaut war (LDOC = labile dissolved organic carbon). Ein anderer Teil war dagegen recht stabil und noch nach einigen Wochen nachweisbar (RDOC = refractory DOC). Entsprechende Ergebnisse erhielten WETZEL & MANNY (1972) bei einem sehr ähnlichen Versuch, sowohl was die Bakterienzahlen als auch was die organische Substanz betrifft. Allerdings sind die Ergebnisse dieser künstlichen Umlaufsysteme nicht ohne weiteres auf natürliche Bachsysteme übertragbar. Sie zeigen aber, daß die Bakterienflora eines Baches in der Lage ist, größere Mengen gelöster organischer Substanzen in partikuläre umzuwandeln, die dann den tierischen Konsumenten als Nahrung zur Verfügung stehen.

Bakterien sind also ein bedeutsamer Bestandteil des Ökosystems Bach. In der vorliegenden Arbeit wird die Bakterienflora der fließenden Welle quantitativ untersucht, wobei gleichzeitig eventuelle Beziehungen zu anderen biotischen und abiotischen Komponenten überprüft werden. Über die Aufnahme gelöster organischer Stoffe, die gleichzeitig untersucht wurde, wird an anderer Stelle berichtet (MARXSEN 1980b). Dabei wird nicht übersehen werden, daß auch die Bakterien der verschiedenen anderen Partialsysteme des Baches von großer Bedeutung sind. Entsprechende Untersuchungen konnten aber im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht durchgeführt werden.

III. Methoden

1. Bestimmung der Bakterienzahl mit Membranfiltern

Die Konzentration der Bakterien im Wasser wurde in Anlehnung an die von RAZUMOV (1932, 1947) entwickelte Methodik mit Membranfiltern bestimmt.

Von der steril entnommenen Wasserprobe wurden 50 ml oder 10 ml (bei 10 ml wurde vor dem Filtrieren mit membranfiltriertem Leitungswasser auf 50 ml verdünnt) über Membranfilter von 0,2 µm Porenweite filtriert (Filtrationsgerät 41 mm Ø und Membranfilter von der Fa. Sartorius, Göttingen). Anschließend wurden die feuchten Filter bei 60°C 20 Minuten getrocknet. Die Färbung der hitzefixierten Filter erfolgte durch Auflegen auf die Oberfläche der Farblösung für etwa 1 bis 2 Minuten (Farblösung: 0,5 g Erythrosin und 10 ml 96%iger Äthylalkohol in 100 ml destilliertem Wasser). Nach erneutem Trocknen wurden die Filter entfärbt, indem sie mit der Unterseite auf wasserdurchtränkten Zellstoff gelegt wurden. Das geschah so lange, bis keine Farbstoffwolken mehr abgegeben wurden. Dann wurden die Filter nochmals bei 60°C getrocknet. Zur Auswertung wurde ein Präparat mit einem Ausschnitt des Filters, eingebettet in Kanadabalsam mit Xylol (Kanadabalsam glashart in Xylol-lösung, 2+1), wodurch das Filter durchsichtig wird, angefertigt.

Die Auszählung der Bakterien geschah bei 1250facher Vergrößerung (Phasenkontrast, Mikroskop Orthoplan der Fa. Leitz, Wetzlar). Es wurden nur scharf umrissene Zellen, fast ausschließlich Kokken und Stäbchen, gezählt. Je Präparat wurden immer mindestens 400 Bakterien gezählt, was bei gleichmäßiger Verteilung eine statistische Sicherheit von

±10% ergibt (Vertrauensbereich 95%). Von der Zahl der Bakterien auf der ausgezählten Fläche wurde auf die Konzentration umgerechnet:

$$B = \frac{Z \cdot F}{F' \cdot V}$$

Es bedeuten: B = Bakterien/ml, Z = Anzahl der gezählten Bakterien, F = Filtrationsfläche, F' = ausgezählte Fläche, V = Filtrationsvolumen (ml).

Die Erfassung der Bakterien war allerdings etwas unsicher, da viele auf und in Detrituspartikeln saßen, so daß sicher nicht alle unter dem Mikroskop erkennbar waren. Das bedeutet, daß der wirkliche Gehalt der Proben an Bakterien unterschätzt wurde. Die Zahlen sind also nicht unbedingt als absolute Werte anzusehen, auf jeden Fall aber als relative. Das läßt natürlich durchaus Aussagen über räumliche und zeitliche Schwankungen des Bakteriengehaltes zu. Im übrigen hat die Entwicklung der Epifluoreszenz-Methode zur quantitativen Bakterienerfassung gezeigt, daß Untersuchungen mit der traditionellen Mem-

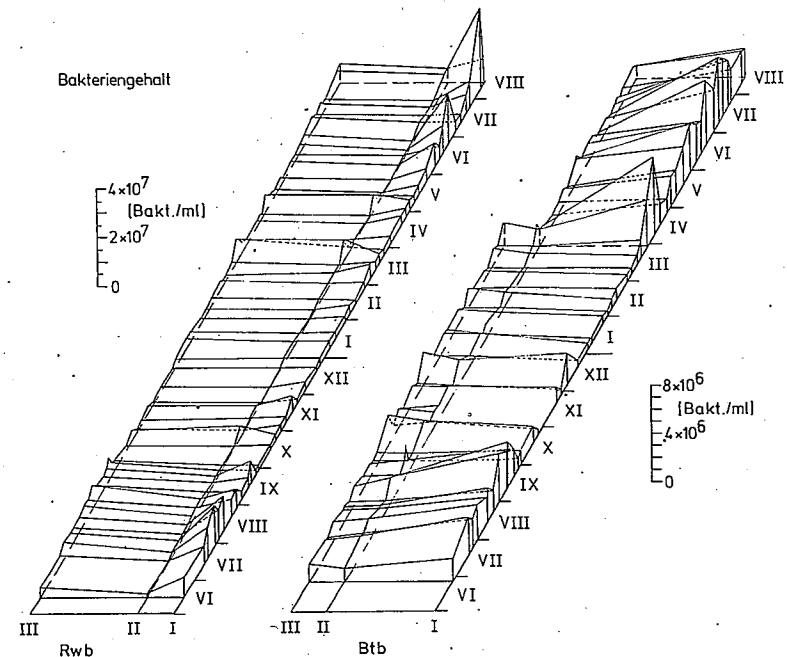


Abb. 1. Bakterienkonzentration (Bakterien auf Membranfiltern), Juni 1973 — August 1974. Die Zahlen an der Schmalseite geben die Untersuchungsstellen an, die an der breiten Seite die Monate. Die Lücken bei Rwb I (August 1973) und bei Btb I (November 1973) weisen auf die Austrocknung des Bachbettes an der jeweiligen Untersuchungsstelle hin. Zu beachten sind die unterschiedlichen Maßstäbe für Rohrwiesbach und Breitenbach.

Fig. 1. Concentration of bacteria (bacteria on membrane filters), June 1973 — August 1974. The figures at the narrow sides indicate the sampling stations, the figures at the long sides the months. The breaks at sampling stations Rwb I (August 1973) and Btb I (November 1973) show that the stream beds were dry during these times. Notice the different scales for Rohrwiesbach and Breitenbach.

branfilter-Methode leicht zu Unterschätzungen der Zahl der Bakterien führen können (OVERBECK & MELANDER in Vorb.).

Die Verwendung der Bezeichnung „planktisch“ für die Bakterien der fließenden Welle in Bächen ist an anderer Stelle (MARXSEN 1980a) bereits diskutiert worden.

2. Bestimmung der Koloniezahl auf Agarplatten

Gelegentlich wurden außerhalb der normalen Untersuchungsreihe Keimzahlen auf Agarplatten ermittelt (Difco Nutrient Agar). Dazu wurden Verdünnungsreihen der steril entnommenen Proben mit membranfiltriertem und autoklaviertem Bachwasser angesetzt. Jeweils 0,1 ml der verschiedenen Konzentrationen wurden auf dem Agar ausplattiert. Im allgemeinen wurden 3 Parallelplatten angesetzt. Die Bebrütung erfolgte bei 27°C. Die Kolonien wurden in einem Zeitraum von 2–10 Tagen mehrfach gezählt.

IV. Ergebnisse der Membranfilteruntersuchungen

Die Werte der Bakterienkonzentrationen in der fließenden Welle im Rohrwiesenbach schwankten sehr stark (Abb. 1–3). In den meisten Fällen waren sie am höchsten bei Rwb I, am niedrigsten bei Rwb II. Es besteht, vor allem bei Rwb I, eine Tendenz zu einem Winterminimum.

Der Oberlauf des Breitenbachs zeigt ebenfalls jahreszeitliche Schwankungen in den Bakterienzahlen mit einem deutlichen Winterminimum (Abb. 1). Die Werte des Unterlaufes (Btb II, Btb III) sind wesentlich ausgeglichener mit einer Tendenz zu einem Minimum im Spätwinter (Abb. 1, 4).

In den Werten der Bakterienfracht (Abb. 5, 6, Tab. 2) kommen ebenfalls die sehr viel stärkeren Schwankungen im Rohrwiesenbach und im Breitenbach-Oberlauf (Btb I) gegenüber dem Breitenbach-Unterlauf (Btb II, Btb III) zum Ausdruck.

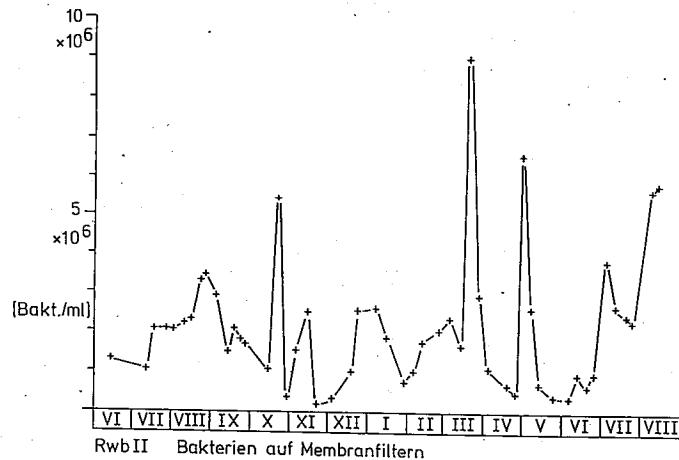


Abb. 2. Bakterienkonzentration bei Rwb II, Juni 1973—August 1974.

Fig. 2. Concentration of bacteria at sampling station Rwb II, June 1973 — August 1974.

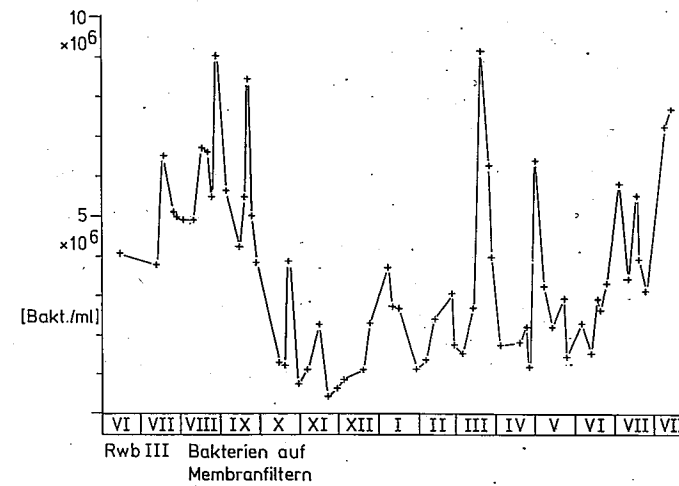


Abb. 3. Bakterienkonzentration bei Rwb III, Juni 1973—August 1974.

Fig. 3. Concentration of bacteria at sampling station Rwb III, June 1973 — August 1974.

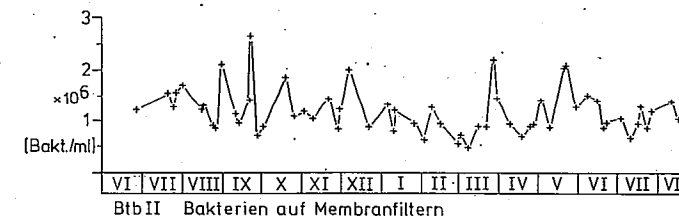


Abb. 4. Bakterienkonzentration bei Btb II, Juni 1973—August 1974.

Fig. 4. Concentration of bacteria at sampling station Btb II, June 1973 — August 1974.

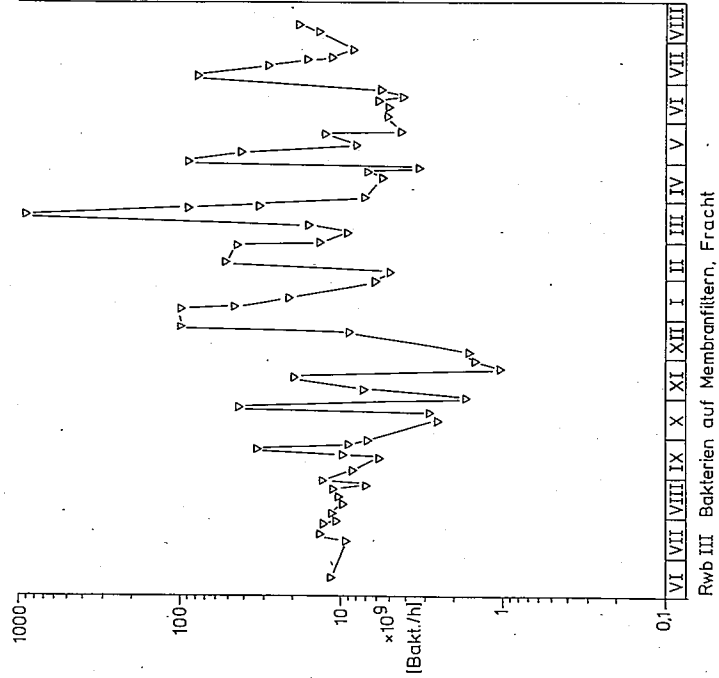


Abb. 5. Bakterienfracht bei Rwb III, Juni 1973 — August 1974.
Fig. 5. Load of bacteria at sampling station Rwb III, June 1973 — August 1974.

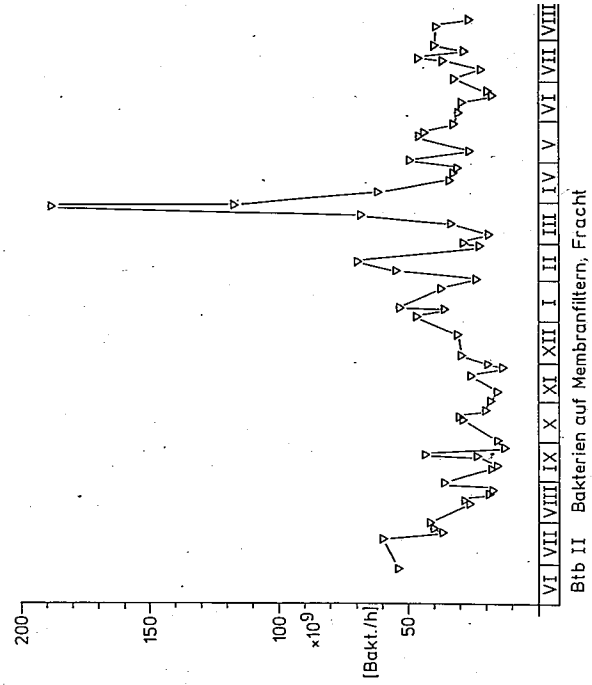


Abb. 6. Bakterienfracht bei Btb II, Juni 1973 — August 1974.
Fig. 6. Load of bacteria at sampling station Btb II, June 1973 — August 1974.

Tab. 3. Korrelationskoeffizienten der Bakterienkonzentrationen.

B(Rwb II) — B(Rwb III)	$r = 0,76^{***}$
B(Rwb I) — B(Rwb III)	$r = 0,38^{**}$
B(Btb I) — B(Btb III)	$r = 0,39^*$
B(Btb II) — B(Btb III)	$r = 0,79^{***}$
Rwb II: B — COD/Mn	$r = 0,53^{***}$
Rwb III: B — COD/Mn	$r = 0,36^{**}$

Es bedeuten:

B = Bakterienkonzentration, COD/Mn = gelöste organische Substanz, bestimmt mit $KMnO_4$,
 $*** 0,001 \geq P$, $** 0,01 \geq P > 0,001$, $* 0,05 \geq P > 0,01$.

Tab. 2. Bakterienfrachten, Minimal- (Min.) und Maximalwerte (Max.), jeweils 10^6 Bakterien/sec, und Jahresfrachten (Jahr.), jeweils 10^{12} Bakterien/Jahr (Btb III s. Tab. 1).

	Min.	Max.	Jahr.
Rwb I	0,14	30	83,1
Rwb II	0,076	170	188
Rwb III	0,29	260	317
Btb I	0,054	51	171
Btb II	3,5	52	312
Btb III	(3,7)	(49)	—

Tab. 1. Bakterien (auf Membranfiltern), Mittelwerte (MW), Minimal- (Min.) und Maximalwerte (Max.), jeweils 10^6 Bakterien/ml. Für Btb III liegen nur Werte bis März 1974 vor.

	MW	Min.	Max.
Rwb I	4,81	1,24	33,5
Rwb II	1,92	0,204	8,99
Rwb III	3,14	0,436	9,20
Btb I	2,07	0,291	5,38
Btb II	1,19	0,487	2,66
Btb III	(1,23)	0,580	2,67

V. Diskussion der Bakterienzahlen (Membranfilteruntersuchungen)

1. Vergleich mit anderen Untersuchungen

Es liegen kaum Bakterienzahlen von Direktzählungen auf Membranfiltern aus vergleichbaren Biotopen vor. JANNASCH (1955) nennt wenige Zahlen aus der Aale (Quellbach 20 m unterhalb der Quelle und Bachlauf 2 km unterhalb der Quelle). Sein Quellbachwert (67 800 Bakt./ml) liegt deutlich unter den in Rohrwiesenbach und Breitenbach ermittelten Zahlen. Der Bakteriengehalt des Bachlaufes nach 2 km befindet sich im unteren Bereich der in dieser Untersuchung mitgeteilten Daten. Ein genauer Vergleich ist, da es sich nur um einzelne Probenentnahmen handelte, nicht möglich.

Die Ergebnisse von DEUFEL (1972) für die Bregquelle (19 000 bis 514 000 Bakt./ml) liegen unter den Werten dieser Untersuchung und in deren unterem Bereich.

Im Vergleich mit größeren Flüssen sind die Daten von Rohrwiesenbach und Breitenbach recht hoch (s. Tab. 4). Daß sie über den Werten der nährstoffarmen Flüsse des Amazonasgebietes liegen (SCHMIDT 1970), überrascht nicht. Aber sie übertreffen auch die meisten Werte aus der Donau (MUCHA 1967; DAUBNER 1969, 1972; DAUBNER & TRZILOVA 1973). Der Wert von 9 800 000 Bakterien/ml, den JANNASCH (1955) aus der mittleren Fulda unterhalb des Kläranlagenabflusses der Stadt Fulda angibt, übertrifft alle Mittelwerte und fast alle Maximalwerte der Untersuchungsstellen von Rohrwiesenbach und Breitenbach. In ähnlichen Größenordnungen können die Bakterienkonzentrationen in stärker verunreinigten Abschnitten der Donau liegen (MUCHA 1967; DEUFEL 1972).

Vergleicht man die hier vorgelegten Daten mit Ergebnissen aus Seen (Tab. 4), so liegen die Werte des Rohrwiesenbaches in einem Bereich, der eutrophen russischen Seen entspricht (RODINA 1961), die des Breitenbach-Unterlaufes etwas darunter. Im Vergleich mit ostholsteinischen Seen befinden sich die Werte des Breitenbaches in einer Größenordnung, die man in eutrophen Seen dieses Gebietes erreicht (OVERBECK 1965); die Werte des Rohrwiesenbaches liegen sogar noch darüber.

Es zeigt sich also, daß die Bakterienkonzentrationen der fließenden Welle von Rohrwiesenbach und Breitenbach in der gleichen Größenordnung — oder sogar noch darüber — liegen, die von eutrophen Seen bekannt ist. Was die Konzentration der gelösten organischen Substanz betrifft, bewegen sich die Ergebnisse der untersuchten Bäche weitgehend unterhalb der aus meso- bis euproduktiven Seen bekannten Werte (OHLE 1972). Nur zeitweise werden, vor allem im Rohrwiesenbach, höhere Werte erreicht (MARXSEN 1980a). Der dennoch hohe Bakteriengehalt kann mit der dauernden Zufuhr aus der terrestrischen Umgebung und aus dem Sediment sowie dem Aufwuchs des Baches in die fließende Welle erklärt werden.

Tab. 4. Konzentration von Bakterien im Plankton verschiedener Gewässer (jeweils Bakterien/ml), ermittelt durch Direktzählungen nach der traditionellen Membranfiltertechnik (* Ergebnisse mit der Epifluoreszenzmethode ermittelt).

Aale, 2 km unterhalb der Quelle	614 000	JANNASCH 1955
Fulda, Oberlauf	352 000	JANNASCH 1955
Fulda, Mittellauf, stark verunreinigt	9 800 000	JANNASCH 1955
Bregquelle	19 000 — 514 000	DEUFEL 1972
Donau bei Bratislava	ca. 400 000 — ca. 2 200 000	DAUBNER 1969
Donau bei Bratislava	112 500 — 975 000	DAUBNER & TRZILOVA 1973
Rio Negro	ca. 200 000 — ca. 300 000	SCHMIDT 1970
Rio Solimões	ca. 10 000 — ca. 50 000	SCHMIDT 1970
Elbe bei Lauenburg und Geesthacht	ca. 3 000 000 — ca. 8 000 000	RHEINHEIMER 1977*
Trave	ca. 2 000 000 — ca. 6 500 000 (25 500 000)	RHEINHEIMER 1977*
Plußsee, eutroph	1 100 000	OVERBECK 1965
Schöhsee, mesotroph	500 000	OVERBECK 1965
russische Seen, eutroph	2 000 000 — 8 000 000	RODINA 1961
russische Seen, oligotroph	90 000 — 1 000 000	RODINA 1961

2. Morphologische Charakterisierung

Das Wasser ist für Bakterien ein sekundärer Standort mit normalerweise nicht optimaler Nährstoffversorgung (JANNASCH 1955). So treten in oligotrophen Gewässern Bakterien zu einem großen Teil als Kümmerformen auf. Das sind meist unter 1 µm große, kokkenartige Formen, die bei geeigneten Nährstoffbedingungen zu größeren, „normalen“ Bakterien werden können, und zwar nicht nur zu „normalen“ Kokken, sondern auch zu anderen Bakterienformen — wie Stäbchen. JANNASCH (1955) fand im Bachlauf der Aale und im unverschmutzten Oberlauf der Fulda auf Membranfiltern etwa 50% Anteil von Stäbchen an der Gesamtbakterienzahl. In Rohrwiesenbach und Breitenbach betrug der Anteil der Stäbchen 2—10%, der Rest waren Kokken, fast ausschließlich unter 1 µm Größe. Auch im Boden lebende Bakterien befinden sich dort zu einem großen Teil als Ruhestadien, zu denen man die Kümmerformen rechnen kann, und werden nur bei Nahrungszufuhr aktiv (GRAY & WILLIAMS 1971). Damit ist eine Aufklärung der Herkunft der Bakterien der fließenden Welle über ihr morphologisches Erscheinungsbild nicht möglich.

DAUBNER (1972) sieht, was der Auffassung von JANNASCH (1955) entspricht (s. o.), das Überwiegen von Kokken als Kennzeichen sauberer Gewässer an. Damit ergibt die Betrachtung der Bakterienformen eine Übereinstimmung mit der Charakterisierung der untersuchten Bäche durch chemische Parameter (MARXSEN 1980a).

Ein unterschiedliches Verhältnis Stäbchen/Kokken an verschiedenen Untersuchungsstellen oder in Abhängigkeit von Temperatur, Wasserführung, Konzentration der gelösten organischen Substanz oder anderen Parametern konnte nicht festgestellt werden.

3. Vergleich der Untersuchungsstellen

Die höchsten Bakterienzahlen von allen Untersuchungsstellen wurden bei Rwb I ermittelt. An dieser Stelle ist der Bach noch ein kleines Rinnsal mit geringer Tiefe und einer teilweise mehrere cm dicken Sedimentschicht aus feinem Detritus und anorganischen Partikeln. Die Detrituspartikel, die von zahlreichen Bakterien besiedelt sind, werden in größerer Zahl von der fließenden Welle mitgeführt und verursachen die hohen Bakterienkonzentrationen.

Auf der Strecke bis zur Entnahmestelle Rwb II mündet eine Rheokrene in den Bach, die nur wenige Bakterien mitbringt und so zu einer Verdünnung der Konzentration im Bach führt. Das Sediment besteht im Waldabschnitt aus größeren Partikeln, die schwerer mitgeführt werden können. Die Bakterienfracht erhöht sich zwischen den beiden Entnahmestellen in den meisten Fällen. Die Zufuhr von Bakterien in die fließende Welle aus dem Sediment, dem Aufwuchs und der terrestrischen Umgebung und die Zunahme durch Vermehrung übertrifft offenbar in der Regel die Verluste durch Sedimentation und Fraß. Nur bei wenigen Gelegenheiten nimmt die Fracht von Rwb I bis Rwb II ab. Die eine ist die Zeit des Laubfalls. Das in großen Mengen im Bach liegende Laub vermindert die Fließgeschwindigkeit des Wassers wesentlich und führt so zu einer erhöhten Sedimentationsrate der einzelnen Bakterien und der Detrituspartikel. Gleichzeitig kann das Laub auch als Filter für die Partikel wirken. Und es verhindert außerdem durch Abdecken des Bachgrundes das Abschwemmen von Bakterien und kleinen Partikeln, das durch die verminderte Fließgeschwindigkeit sowieso schon erschwert ist. Auch im Sommer wurde zeitweise eine Abnahme der Bakterienfracht bachabwärts beobachtet, deren Ursachen sicher zum Teil ähnlich sind. Neben erhöhter Sedimentationsrate und verringerter Abschwemmung wegen der herabgesetzten Fließgeschwindigkeit bei niedriger Wasserführung ist wahrscheinlich auch noch die fehlende Zufuhr aus der terrestrischen Umgebung von Bedeutung. Da die vielen kleinen seitlichen Zuflüsse aus dem Grundwasser größtenteils versiegen und auch kein Oberflächenwasser zufließt, werden weniger Bodenbakterien eingespült.

Bei Rwb III wurden gegenüber Rwb II wieder erhöhte Bakterienkonzentrationen ermittelt, die allerdings nicht die Werte von Rwb I erreichen. Bei Rwb II und Rwb III waren die Populationen der fließenden Welle im Verlaufe des Jahres unterschiedlich zusammengesetzt. Meist überwogen die Bakterien auf Detritus-

partikeln, zeitweise aber auch die freischwebenden. Die Fracht nahm zwischen Rwb II und Rwb III immer zu.

Der Bakteriengehalt des Breitenbach-Oberlaufes (Btb I) entspricht quantitativ etwa dem von Rwb II. Im Sommer liegt er deutlich über den Zahlen des Unterlaufes, im Winter darunter. Das liegt an den unterschiedlichen Temperaturverhältnissen. Der Oberlauf mit relativer Quellferne an der Untersuchungsstelle und geringer Wasserführung wird stärker von den jahreszeitlichen Temperaturschwankungen beeinflusst als der relativ quellnahe Unterlauf mit seiner wesentlich größeren Wasserführung. Auch im Breitenbach bestehen die planktischen Bakterienflore in zeitlich und räumlich unterschiedlicher Weise aus freien Organismen und aus auf Detrituspartikeln lebenden. Eine Rhythmik oder eine Abhängigkeit von irgendwelchen Umweltfaktoren konnte nicht beobachtet werden. Die Frachten nehmen durchweg von oben nach unten zu.

4. Temperaturabhängigkeit

Die Abhängigkeit des Bakteriengehaltes der fließenden Welle von der Wassertemperatur kommt an 5 von 6 Entnahmestellen deutlich zum Ausdruck (Abb. 7, 8). Zur Berechnung der Beziehung Temperatur — Bakterienzahl der Form

$$B = b \cdot e^{aT} \quad (B = \text{Bakterien/ml, } T = \text{Temperatur in } ^\circ\text{C})$$

wurde an 4 Untersuchungsstellen eine Gruppe von Daten bei etwa gleicher Wasserführung ausgewählt. Der gewählte Bereich der Wasserführung (W) ist unten angegeben. Nur bei Btb II wurden alle Daten zur Berechnung herangezogen. Es ergaben sich folgende Werte für a und b sowie für r (Bedeutung von *, **, *** s. Tab. 3) und Q_{10} :

Rwb I	(W: 0,1—0,2 l/sec)	a=0,179	b=1016000	r=0,72**	$Q_{10}=6,0$
Rwb II	(W: <0,5 l/sec)	a=0,199	b=206900	r=0,77***	$Q_{10}=7,3$
Rwb III	(W: <1 l/sec)	a=0,175	b=571800	r=0,89***	$Q_{10}=5,8$
Btb I	(W: <0,75 l/sec)	a=0,133	b=461200	r=0,77***	$Q_{10}=3,8$
Btb II		a=0,0593	b=701800	r=0,33*	$Q_{10}=1,8$

Die stärksten temperaturabhängigen Schwankungen treten bei Rwb II auf ($Q_{10}=7,3$), nur wenig darunter liegen Rwb I und Rwb III. Btb I liegt zwischen den Werten des Rohrwiesenbachs und von Btb II. Bei Btb III konnte keine signifikante Beziehung der bakteriellen Konzentration zur Temperatur festgestellt werden. Deren Einfluß wird offenbar von anderen Faktoren überlagert, die möglicherweise in Zusammenhang mit der Bewirtschaftung der Fischteiche, deren Abfluß zwischen Btb II und Btb III in den Bach mündet, stehen.

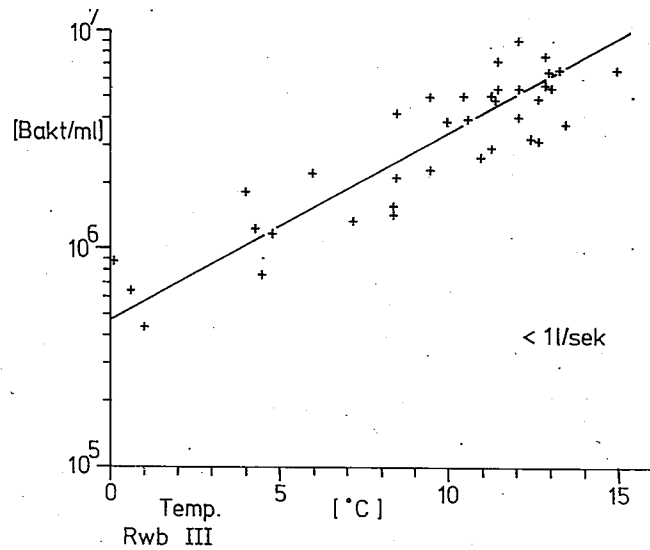


Abb. 7. Rwb III, Bakterienkonzentration in Beziehung zur Temperatur. Gerade ermittelt unter Verwendung der Daten bei Wasserführungen unter 1 l/sec.

Fig. 7. Rwb III, relationship between concentration of bacteria and temperature. The curve was calculated in consideration of the data at stream discharge values lower than 1 l/sec.

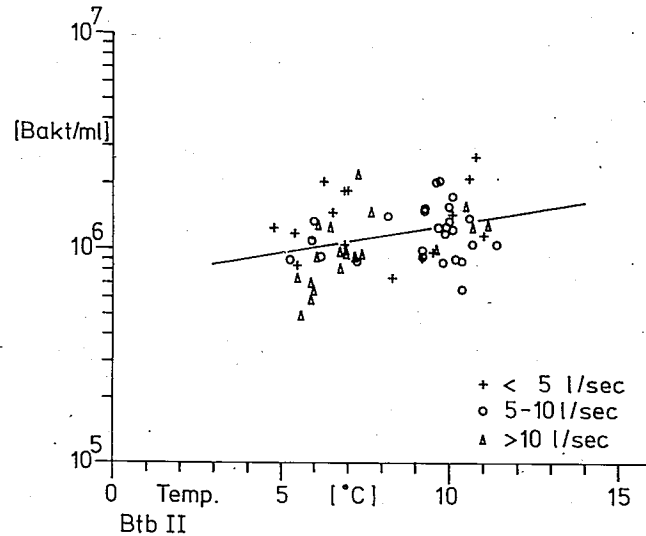


Abb. 8. Btb II, Bakterienkonzentration in Beziehung zur Temperatur. Gerade ermittelt unter Verwendung aller Daten.

Fig. 8. Btb II, relationship between concentration of bacteria and temperature. The curve was calculated in consideration of all data.

Nimmt man an, daß die Bakterien des Rohrwiesenbaches (bei Rwb II und Rwb III) zu einem großen Teil allochthoner Herkunft sind (Hinweise darauf ergeben sich aus der Betrachtung der Beziehung Wasserführung — Bakterienzahl, s. Kap. V.5), so sprechen die deutlichen Unterschiede in der jahreszeitlichen Dynamik zwischen dem Rohrwiesenbach und dem Breitenbach-Unterlauf dafür, daß die Bakterien der fließenden Welle im unteren Breitenbach zum größten Teil autochthoner Herkunft sind. Wären sie meist aus der Umgebung eingespült, müßten sie ein ähnlich deutliches Winterminimum, bei jeweils einheitlicher Wasserführung, haben wie der Rohrwiesenbach, denn die terrestrische Umgebung ist bei allen Untersuchungsstellen den gleichen Temperaturbedingungen ausgesetzt. Auch tritt das Winterminimum im Breitenbach erst gegen Ende der kalten Jahreszeit im Februar/März auf, deutlich später als im Rohrwiesenbach. Die Biomasse nimmt also erst ab, nachdem das Ökosystem den leicht erniedrigten Temperaturen für längere Zeit ausgesetzt gewesen ist.

Der Breitenbach-Oberlauf liegt mit seinen jahreszeitlichen Schwankungen in der Zahl der Bakterien zwischen den Werten des Breitenbach-Unterlaufes und des Rohrwiesenbaches. Der Bach fließt hier stellenweise durch Wald, zum Schluß meist durch Wiesen, hat aber auch dort keine Makrophytenvegetation. Man kann also durchaus von einem Übergangszustand bei Btb I im Vergleich mit den Entnahmestellen Rwb II und Rwb III (Waldbach) bzw. Btb II (Wiesenbach) sprechen. Das könnte sich möglicherweise auch in der Herkunft der Bakterien der fließenden Welle ausdrücken.

Der Rohrwiesenbach oberhalb von Rwb I fließt zwar weitgehend durch ein Wiesengebiet, hat aber ähnliche, wenn auch unregelmäßigere jahreszeitliche Schwankungen der bakteriellen Biomasse, wie sie bei Rwb II und Rwb III beobachtet wurden. Die Bakterienzahlen bei Rwb I werden im wesentlichen durch die mit Detrituspartikeln assoziierten Organismen bestimmt, die wahrscheinlich größtenteils aus dem Sediment stammen. Das Sediment ist hier stärkeren Temperaturschwankungen, ähnlich wie der umgebende Boden, im Vergleich mit zumindest den oberen Sedimentschichten im Breitenbach-Unterlauf ausgesetzt. Damit könnte auch eine, bezogen auf die Untersuchungsstellen Rwb II und Rwb III, stärker autochthon geprägte Bakterienflora der fließenden Welle ähnliche Schwankungen mit der Temperatur zeigen, wie sie weiter unterhalb in den Waldbereichen auftreten.

5. Beziehung zur Wasserführung

Alle Bakterienkonzentrationen wurden mit den oben für die Temperaturabhängigkeit aufgestellten Gleichungen auf eine theoretische Konzentration bei 10,0°C umgerechnet, um ihre Beziehungen zur Wasserführung nach Ausschluß des Temperatureffektes zu prüfen. Dabei ergaben sich bei Rwb II, Rwb III und Btb I nach Logarithmierung der Werte von Wasserführung (W) und Bakterien-

konzentration der fließenden Welle (B) lineare Beziehungen (Abb. 9). Für die Gleichung

$$\log B = a \cdot \log W + b \quad (\triangleq B = 10^b \cdot W^a)$$

wurden folgende Werte für a und b sowie für r (Bedeutung von *, ***, s. Tab. 3) ermittelt:

Rwb II	a=0,637	b=6,522	r=0,76***
Rwb III	a=0,431	b=6,622	r=0,70***
Btb I	a=0,160	b=6,339	r=0,36*

Damit ergibt sich eine ähnliche Beziehung, wie sie FISHER & LIKENS (1973) für CPOM (coarse particulate organic matter) im Bear Brook erhielten. Eine entsprechende Gleichung teilen auch EVANS & OWENS (1972) für die Konzentration von fäkalen Bakterien (*Escherichia coli* und Enterokokken) im Dränagewasser von mit Stallmist gedüngten Weiden mit. Für die Konzentration von Bodenbakterien (Kolonien auf Agarplatten) in Dränagewasser erhielten sie dagegen eine Beziehung der Form $\log B = a \cdot (\log W)^2 + b \cdot \log W + c$ (EVANS & OWENS 1973). Eine entsprechende Gleichung berechneten auch FISHER & LIKENS (1973) für FPOM (fine particulate organic matter) im Bear Brook. BORMANN et al. (1969) erhielten für partikuläres Material in der fließenden Welle ebenfalls diese Beziehung. Eine derartige Gleichung besagt, daß die Konzentration der untersuchten Partikel bei sinkender Wasserführung zwar abnimmt, aber unterhalb eines bestimmten Wertes der Partikelgehalt des Wassers mit fallender Wasserführung wieder zunimmt. Dieses Verhalten deutet sich auch bei Rwb III an, wo bei geringer Wasserführung eine gewisse Tendenz zum Anstieg der Bakterienkonzentration mit fallender Wasserführung zu beobachten ist (Abb. 9). Allerdings reichen die Daten zu einer sicheren Beurteilung nicht aus.

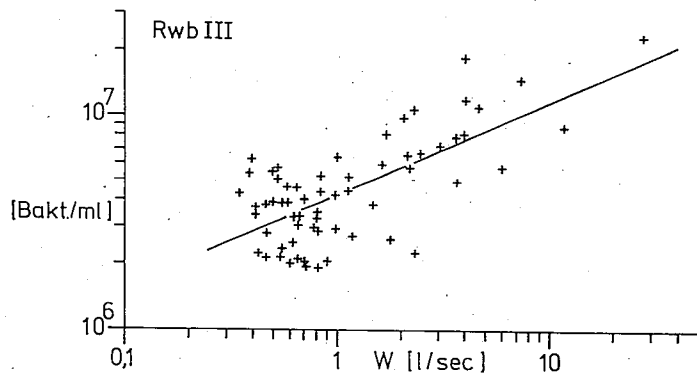


Abb. 9. Rwb III, Beziehung der Bakterienkonzentration (nach Temperaturkorrektur) zur Wasserführung (W).

Fig. 9. Rwb III, relationship between concentration of bacteria (after correction for temperature) and stream discharge (W).

Die hier ermittelte Beziehung zwischen Bakterien und Wasserführung zeigt deutlich die mit steigender Wasserführung zunehmende Fähigkeit des Bachwassers, Partikel aus ihrem Verband zu lösen und zu transportieren. In diesem Fall werden Bakterien aus dem Sediment aufgewirbelt, von Aufwuchsschichten gelöst oder von Bodenpartikeln, an denen sie haften, getrennt. Bei Btb I zeigen sich die beschriebenen Effekte weniger deutlich. Hier fließt der Breitenbach schon an vielen Stellen durch Wiesen, deren Pflanzenbewuchs das Abspülen von Partikeln eher verhindert als die in wesentlich geringerer Zahl auf Waldböden vorkommenden Pflanzen.

Die ermittelte Beziehung gilt nicht für den Unterlauf des Breitenbachs. Hier, bei Btb II, wurde eine Tendenz zur Abnahme der Bakterienkonzentration mit zunehmender Wasserführung festgestellt (Abb. 10). Für die zeichnerische Darstellung und die Berechnung der Geraden wurden die Ausgangsdaten (ohne Temperaturkorrektur) verwendet. Es ergab sich folgende Gleichung für

$$\text{Btb II} \quad \log B = -0,341 \cdot \log W + 6,349 \quad (r = -0,42^{***})$$

Allerdings wurde die Gleichung berechnet, ohne die beiden Werte zu berücksichtigen, die bei einer Wasserführung von über 22 l/sec ermittelt wurden. Möglicherweise nimmt von einer gewissen Höhe der Wasserführung an die Bakterienkonzentration wieder zu, was aber wegen der zu geringen Datenzahl in diesem Bereich nicht überprüft werden kann. In dem Bereich der Wasserführung, der normalerweise während der Untersuchungsperiode anzutreffen war, nahm die mitgeführte Bakterienmenge also nicht so stark zu wie die Wasserführung. Das könnte damit zusammenhängen, daß bei kleiner Wasserführung allochthone Bakterien

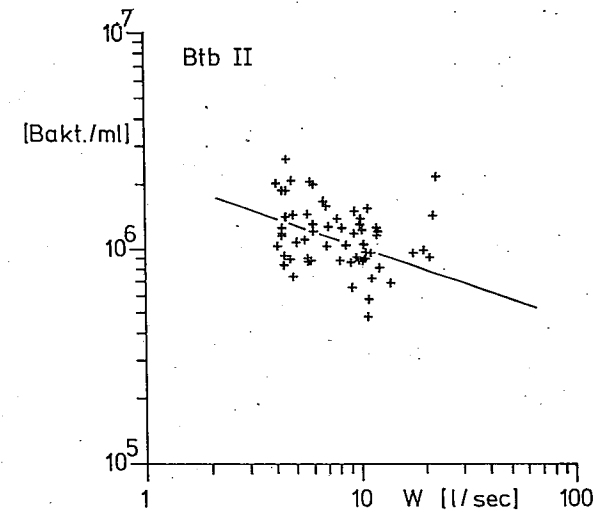


Abb. 10. Btb II, Beziehung der Bakterienkonzentration zur Wasserführung (W).

Fig. 10. Btb II, relationship between concentration of bacteria and stream discharge (W).

vielleicht in geringerer Zahl zur Population der fließenden Welle gehören als autochthone, was sich aber bei steigender Wasserführung möglicherweise ändert.

Bei Rwb I ergibt sich kein Zusammenhang zwischen planktischer Bakterienkonzentration und Wasserführung, auch nicht bei Btb III, wo Fischteiche möglicherweise die Bakterienzahlen beeinflussen, was bereits in Zusammenhang mit der Diskussion der Temperatur angesprochen wurde.

Die deutliche positive Beziehung von Bakteriengehalt der fließenden Welle und Wasserführung in Waldgebieten deutet auf eine Einschwemmung von Bakterien aus der terrestrischen Umgebung hin, während im Wiesenabschnitt des Breitenbachs mit seiner starken autochthonen Primärproduktion die negative Beziehung auf einen größeren Anteil an bacheigener Bakterienflora in der fließenden Welle hinweist. Diese Vermutungen, auf der Grundlage unterschiedlicher Beziehungen von Wasserführung und Bakterienzahl entwickelt, lassen sich mit den andersartigen Bodenstrukturen, Vegetationsverhältnissen und Geländeformen im Einzugsgebiet beider Bäche stützen. Während die Bodenoberfläche in den Waldabschnitten leicht angreifbar ist und das Wasser wegen des Gefälles an den Talhängen außerdem schnell abwärts rinnt, damit also viele Partikel, vor allem kleinere, mitführen kann, ist in den Wiesenabschnitten das Gefälle an den Seitenhängen weniger stark, und das Wasser wird auch von den Wiesenpflanzen gebremst und gefiltert, so daß weniger Wasser rasch oberflächlich ablaufen kann, das außerdem weniger Partikel mitführt.

Diese Effekte machen sich an Bachabschnitten, die diese Kennzeichen weniger ausgeprägt besitzen (Rwb I, Btb I), nicht so deutlich bemerkbar, so daß auch andere Faktoren bestimmend werden können. Bei Rwb I beispielsweise gelangen von den steilen Uferwänden möglicherweise zahlreiche Bakterien ins Bachwasser, ein Vorgang, der unabhängig von der Wasserführung wäre.

Ob es sich bei den beobachteten Kurven vielleicht um verschiedene Äste einer quadratischen Gleichung der Form $\log B = a \cdot (\log W)^2 + b \cdot \log W + c$, wie sie von BORMANN et al. (1969), FISHER & LIKENS (1973) und EVANS & OWENS (1973) beschrieben wurden, handelt, müßte im Rahmen einer Untersuchung ermittelt werden, bei der ein größerer Bereich der Wasserführung erfaßt wird. Falls ein derartiger Zusammenhang zwischen Wasserführung und Bakterienzahl bestätigt werden sollte, könnte das für die Herkunft der Bakterien der fließenden Welle bedeuten, daß sie bei geringer Wasserführung zunächst vorwiegend aus dem Bach selbst stammen und daß mit wachsender Wasserführung der Anteil allochthoner Organismen zunimmt.

6. Beziehungen zu weiteren Faktoren

Im Rohrwiesenbach (Rwb II, Rwb III) besteht eine positive Korrelation des Bakteriengehaltes mit der Konzentration der gelösten organischen Substanz. Sie ist wahrscheinlich zufällig, da die Konzentration der organischen Substanz an diesen

Tab. 5. Saprophytenzahl und Razumov-Koeffizient, Probenentnahme am 30./31. 5. 74, Bebrütung bei 27°C, jeweils Bakterien/ml bzw. Kolonien/ml. Es bedeuten: MF Bakterienzahl, direkte Zählung auf Membranfiltern, SZ Saprophytenzahl, RK Razumov-Koeffizient, Anteil der Saprophyten an der Gesamtbakterienzahl.

	MF	SZ(2d)	RK	SZ(8d)	RK
Rwb I	7490000	85300	1,1%	114000	1,5%
Rwb II	320000	2300	0,7%	11700	3,7%
Rwb III	1900000	39500	2,1%	112000	5,9%
Btb I	1280000	9300	0,7%	37300	2,9%
Btb II	4050000	16600	0,4%	35300	0,9%

Untersuchungsstellen ähnliche Beziehungen zur Wasserführung aufweist wie die Bakterienkonzentration. Natürlich kann das erhöhte Angebot an organischen Stoffen auch zu erhöhter bakterieller Aktivität und damit zu einer verstärkten Biomassenakkumulation führen. Die Abhängigkeit der bakteriellen Aktivität vom Angebot an organischer Substanz wird an anderer Stelle (MARXSEN 1980b) ausführlich diskutiert werden.

Eine Beziehung der bakteriellen Biomasse der fließenden Welle zur Primärproduktion der Bäche konnte nicht nachgewiesen werden.

VI. Koloniezahl, Ergebnisse und Diskussion

Außerhalb der normalen Untersuchungsserie wurde Ende Mai 1974 die Saprophytenzahl auf Difco Nutrient Agar bestimmt. Gleichzeitig wurden Bakterienzählungen auf Membranfiltern durchgeführt, so daß der „Razumov-Koeffizient“, das Verhältnis der Saprophyten zur Zahl der auf Membranfiltern direkt gezählten Bakterien, ermittelt werden konnte (Tab. 5). Nach DAUBNER (1969, 1972) bedeutet ein Saprophytenanteil unter 0,1% sauberes Wasser, Werte zwischen 0,1 und 10% deuten auf eine mittlere Verunreinigung hin, Wasser mit mehr als 10% Saprophytenanteil gelten als stark verunreinigt.

DAUBNER (1969, 1972) geht von einer Bebrütungsdauer von 48 h bei 20°C aus, so daß die vorliegenden Werte nach 2tägiger Bebrütungsdauer zum Vergleich herangezogen werden. Demnach handelt es sich hier um ein Gewässer einer mittleren Verunreinigung, was eigentlich nicht den tatsächlichen Verhältnissen entspricht. Es kann sein, daß die Gesamtbakterienzahlen (auf Membranfiltern) zu niedrig ausfielen, da ein großer Teil der Bakterien auf Detrituspartikeln saß und nicht immer sicher erfaßt werden konnte. Die etwas höhere Temperatur (27°C) in dieser Untersuchung könnte auch zu den relativ hohen Koloniezahlen beigetragen haben.

Einzeluntersuchungen sollten mit Vorsicht betrachtet werden, zu anderen Zeiten könnten andere Ergebnisse auftreten. Aber es deutet sich doch an, daß im

Rohrwiesenbach die Saprophyten einen größeren Anteil an der Bakterienflora der fließenden Welle stellen als im Breitenbach, vor allem in seinem Unterlauf. Das kann von einem größeren Anteil von Bodenorganismen im Rohrwiesenbach gegenüber einer stärker autochthon geprägten Flora im Breitenbach herrühren.

VII. Schlußbetrachtung

Die Zahl der Bakterien in der fließenden Welle der untersuchten Bäche Rohrwiesenbach und Breitenbach hat sich als überraschend hoch erwiesen. Besonders im Rohrwiesenbach erreichte der Gehalt an Bakterien während der meisten Zeit des Jahres Werte wie in eutrophen Seen (Abb. 1—3, Tab. 1, 4). Aber auch im Breitenbach wurden oft Zahlen erreicht (Abb. 1, 4, Tab. 1, 4), wie sie in eutrophen Seen vorkommen. Es ist unwahrscheinlich, daß die Bakterien sich in der fließenden Welle entwickeln, u. a. auch wegen des geringen Gehalts des Bachwassers an organischer Substanz (MARXSEN 1980a). Die Konzentration der gelösten organischen Stoffe liegt im Breitenbach durchweg in einem Bereich wie in oligoproductiven Seen, nur an Untersuchungsstelle Btb I treten im Herbst für kurze Zeit höhere Werte auf. Auch im Rohrwiesenbach kommen nur zeitweise Konzentrationen vor, wie sie (nach OHLE 1972) in meso- bis euproductiven Seen gefunden werden. Das heißt also, daß die Bakterien der fließenden Welle aus dem Aufwuchs des Baches, seinem Sediment oder bzw. und aus der terrestrischen Umgebung kommen müssen.

Die Populationen bestehen an allen Untersuchungsstellen das ganze Jahr über zu mehr als 90 % aus kleinen Kokken ($< 1 \mu\text{m}$). Von daher ist eine Aussage über die Herkunft der Bakterien der fließenden Welle nicht möglich.

Die Beziehung der planktischen Bakterienkonzentrationen zur Wasserführung ist an verschiedenen Untersuchungsstellen unterschiedlich. Bei Rwb II und Rwb III wurde eine deutlich positive Beziehung zur Wasserführung ermittelt (Abb. 9), bei Btb I eine leicht positive. Bei Btb II ergibt sich eine negative Tendenz (Abb. 10), während bei Rwb I und Btb III keine Beziehungen zur Wasserführung erkennbar sind. Diese unterschiedlichen Tendenzen lassen es als möglich erscheinen, daß die Bakterien der fließenden Welle im Waldabschnitt des Rohrwiesenbaches (Rwb II, Rwb III) zu einem erheblichen Teil aus der terrestrischen Umgebung stammen, während bei Btb II der Anteil der autochthonen Bakterien (aus Bachsediment und Aufwuchs) deutlich größer sein dürfte. Eine derartige Annahme läßt sich gut mit den unterschiedlichen Bodenstrukturen, Vegetationsverhältnissen und Geländeformen im Wald- bzw. Wiesenbereich der beiden Bäche erklären. Die Untersuchungsstellen in Übergangsbereichen, im Vergleich mit den eindeutig Wald- bzw. Wiesengebieten zuzuordnenden Abschnitten, zeigen eine Beziehung von Bakterienzahl und Wasserführung nicht (Rwb I) oder nicht so deutlich (Btb I). Bei Btb III ist die Erklärung für die fehlende Beziehung schwierig. Abgesehen davon, daß die Zahl der vorliegenden Daten hier relativ gering ist, kann der zwischen Btb II und

Btb III in den Bach mündende Fischteichabfluß die Bakterienzahl beeinflusst haben.

Es muß aber noch darauf hingewiesen werden, daß die unterschiedlichen Beziehungen zwischen Bakterienzahl und Wasserführung bei Rwb II, Rwb III und Btb I einerseits und Btb II andererseits möglicherweise nur scheinbar unterschiedlich sind. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß in Wirklichkeit in allen vorliegenden Fällen, würde man nur einen genügend großen Bereich der Wasserführung erfassen, die Bakterienzahl mit zunehmender Wasserführung zunächst fallen würde (wie bei Btb II) und dann ansteigen (wie bei Rwb II, Rwb III, Btb I). Das ergäbe dann eine ähnliche Beziehung, wie sie BORMANN et al. (1969) und FISHER & LIKENS (1973) für partikuläres Material in Bächen und EVANS & OWENS (1973) für Bodenbakterien (Kolonien auf Agarplatten) aus Dränagewässern landwirtschaftlich genutzter Flächen erhielten. Das könnte für die Herkunft der Bakterien der fließenden Welle in Bächen bedeuten, daß sie bei geringer Wasserführung zunächst vorwiegend autochthoner Herkunft sind, mit zunehmender Wasserführung aber der Anteil allochthoner Organismen steigt.

Beziehungen der Bakterienzahl zur Temperatur treten an allen Untersuchungsstellen, außer bei Btb III, auf (Abb. 7, 8). Die Schwankungen mit der Temperatur sind im Rohrwiesenbach größer als im Breitenbach. Diese Unterschiede können nur mit Einschränkungen für die Beurteilung der Herkunft der planktischen Bakterien herangezogen werden. Es ergibt sich aber eine gewisse Bestätigung der Annahme, daß die Bakterien in der fließenden Welle bei Btb II im erfaßten Bereich der Wasserführung zum großen Teil autochthoner Herkunft sind. Die Schwankungen der planktischen Bakterienzahlen im Rohrwiesenbach hängen wahrscheinlich mit den erheblichen Temperaturveränderungen der vermuteten Herkunftsbereiche dieser Organismen (Aufwuchs, Sediment, Umgebung des Baches) zusammen. Für den Rohrwiesenbach ergibt sich aus der Betrachtung der jahreszeitlichen Dynamik der Bakterienzahlen der fließenden Welle kein Anhaltspunkt über ihre Herkunft, da der Bach wegen seiner geringen Wasserführung ähnliche jahreszeitliche Temperaturveränderungen aufweist wie der Boden der Umgebung. Bei Btb II dagegen müßten deutlichere temperaturabhängige Schwankungen der planktischen Bakterienzahlen auftreten, als sie gefunden wurden, wenn diese Bakterien größtenteils aus der Umgebung stammten. Dieser potentielle Herkunftsbereich ist ja ähnlichen Temperaturveränderungen ausgesetzt wie der Rohrwiesenbach und der ihn umgebende Boden, im Gegensatz zu den relativ stabilen Temperaturverhältnissen im Breitenbach bei Btb II.

Aus der Betrachtung der Dynamik der planktischen Bakterienzahlen und ihrer Beziehungen zu anderen Parametern, vor allem zu Temperatur und Wasserführung, ergibt sich also die Vermutung, daß diese Organismen im Wiesenabschnitt des Breitenbaches (Untersuchungsstelle Btb II) zum größten Teil autochthoner Herkunft sind, zumindest bei der während der Untersuchungsperiode vorhandenen, relativ geringen Wasserführung. Im Waldabschnitt des Rohrwiesenbaches

(Rwb II, Rwb III) dürfte dagegen der Anteil der Bakterien allochthoner Herkunft an der Zahl der Bakterien der fließenden Welle größer sein, wobei mit einer Zunahme mit steigender Wasserführung zu rechnen ist.

Die Untersuchungsstellen Rwb I und Btb I, die sich in Übergangsbereichen zwischen Wald- und Wiesenbach befinden, zeigen die unterschiedlichen Verhältnisse, die bei Rwb II und Rwb III einerseits und Btb II andererseits beobachtet wurden, teilweise nicht oder nicht so deutlich, so daß hier eine Vermutung über die Herkunft der Bakterien der fließenden Welle noch schwieriger ist. Bei Btb III ist eine Beurteilung aus dem vorhandenen Datenmaterial, u. a. wegen der geringeren Menge der vorhandenen Werte und wegen des störenden Einflusses eines Fischteichabflusses, nicht möglich.

VIII. Zusammenfassung

An 2 unverschmutzten Bächen des Schlitzerlandes zwischen Vogelsberg und Rhön in Osthessen wurden von Juli 1973 bis August 1974 Untersuchungen der Bakterienzahl der fließenden Welle durchgeführt. Die Zahl der Bakterien wurde mit der Membranfiltertechnik (Färbung mit Erythrosin, Auswertung mit dem Phasenkontrastmikroskop) erfaßt. Im Rohrwiesenbach, einem Waldbach, erreichte der Gehalt an Bakterien während der meisten Zeit des Jahres Werte wie in eutrophen Seen (Abb. 1—3, Tab. 1, 4). Im Breitenbach, einem Wiesenbach, wurden häufig Werte wie in eutrophen Seen erreicht (Abb. 1, 4, Tab. 1, 4). Die Entwicklung derartig großer Anzahlen von Bakterien in der fließenden Welle erscheint nicht möglich. Sie müssen aus dem Aufwuchs des Baches, seinem Sediment oder bzw. und aus der terrestrischen Umgebung stammen.

An 4 der 6 Untersuchungsstellen wurden Beziehungen der Bakterienzahlen (B) zur Wasserführung (W) festgestellt ($\log B = a \cdot \log W + b$). Bei Rwb II und Rwb III steigt die Zahl der Bakterien pro ml mit zunehmender Wasserführung deutlich an (Abb. 9), bei Btb I ist der Anstieg nur gering. Bei Btb II sinkt der Bakteriengehalt mit wachsender Wasserführung (Abb. 10). Beziehungen der Bakterienzahlen (B) zur Temperatur (T) der Form $B = a \cdot e^{bT}$ treten an 5 von 6 Untersuchungsstellen (außer bei Btb III) auf (Abb. 7, 8). Die Schwankungen mit der Temperatur sind im Rohrwiesenbach deutlich größer als im Breitenbach.

Die unterschiedlichen Beziehungen der Bakterienzahlen an den verschiedenen Untersuchungsstellen zu anderen Parametern, vor allem zur Temperatur und zur Wasserführung, führten zu der Annahme, daß die Bakterien der fließenden Welle im reinen Wiesenabschnitt des Breitenbachs (bei Btb II) größtenteils aus dem Bach selbst stammen, zumindest bei der während der Untersuchungsperiode vorhandenen, relativ geringen Wasserführung. Im reinen Waldabschnitt des Rohrwiesenbaches (Rwb II, Rwb III) ist dagegen wahrscheinlich der Anteil der Bakterien allochthoner Herkunft an der Zahl der Bakterien der fließenden Welle größer. Es ist mit einer Zunahme dieses Anteils mit steigender Wasserführung zu rechnen.

An Bachabschnitten mit Übergangscharakter zwischen Wald- und Wiesenbach (Rwb I, Btb I) ergeben sich weniger eindeutige Tendenzen, die eine Vermutung über die Herkunft der Bakterien der fließenden Welle wesentlich erschweren. Bei Btb III ist eine Beurteilung aus dem vorhandenen Datenmaterial, vor allem wegen des geringen Umfanges dieses Materials und wegen des nicht kontrollierbaren Einflusses eines Fischteichabflusses, nicht möglich.

Summary

In 2 small unpolluted streams in the "Schlitzerland" between the hills of "Vogelsberg" and "Rhön" in eastern Hesse (Fed. Rep. of Germany) investigations were carried out from July 1973 to August 1974 on the number of suspended bacteria. The quantity of bacteria was determined by a membrane-filter technique (staining with erythrosine, counting with a phase-contrast microscope).

In the Rohrwiesenbach, a woodland stream, the concentrations of bacteria were similar to concentrations in eutrophic lakes during most of the year (Figs. 1—3, Tabs. 1, 4). The concentrations in the Breitenbach, an open grassland stream, often reached the numbers found in eutrophic lakes (Figs. 1, 4, Tabs. 1, 4). The development of such a large number of bacteria in the moving body of water is considered to be impossible. So they must originate from the "Aufwuchs" of the stream, its sediment or/and from the terrestrial environment.

At 4 of the 6 sampling stations relationships between the number of bacteria (B) and discharge (W) were observed ($\log B = a \cdot \log W + b$). At Rwb II and Rwb III the concentration of bacteria increases markedly with increasing discharge (Fig. 9), at Btb I the increase is only low. At Btb II the number of bacteria per ml decreases with increasing discharge (Fig. 10). Relationships between the concentration of bacteria (B) and the temperature (T) of the form $B = a \cdot e^{bT}$ were found at 5 of 6 sampling stations (except Btb III) (Figs. 7, 8). The fluctuations in step with temperature are markedly higher in the Rohrwiesenbach than in the Breitenbach.

The different relationships between the number of bacteria and other parameters, especially temperature and discharge, lead to the supposition that the suspended bacteria in the part of the Breitenbach which flows through meadows (Btb II) for the most part originate from the stream itself, at least during times of rather low discharge, such as persisted throughout the period of investigation. In the part, where the Rohrwiesenbach is closely surrounded by trees (Rwb II, Rwb III), the proportion of bacteria of allochthonous origin among the suspended bacteria is probably higher. This proportion is supposed to increase with increasing discharge.

At stream sections with a transitional state between the woodland and the grassland type (Rwb I, Btb I) the trends were less clear, so that a supposition about the origin of the suspended bacteria is much more difficult. At Btb III an assessment from the available data is impossible, especially because of the small amount of data and of the uncontrollable influence of an outlet from fishponds.

IX. Danksagung

Die vorliegende Arbeit ist Teil einer Dissertation, die am Max-Planck-Institut für Limnologie in Plön und an dessen Außenstelle, der Limnologischen-Flußstation in Schlitz (Hessen), unter Anleitung des Direktors der Abteilung Allgemeine Limnologie, Prof. Dr. Jürgen OVERBECK, entstand. Für das Stellen des interessanten Dissertationsthemas, die Betreuung und viele wertvolle Anregungen bin ich meinem verehrten Lehrer, Prof. Dr. J. OVERBECK, zu großem Dank verpflichtet.

Ich danke auch dem Leiter der Limnologischen Flußstation in Schlitz, Prof. Dr. J. ILLIES, der die Einrichtungen der Station für die Durchführung der Arbeit zur Verfügung stellte. Für die Durchführung von Berechnungen und die Anfertigung von Zeichnungsvorlagen mit dem Computer sei den Herren G. KOBISCHKE und Dr. H. J. KRAMECK herzlich gedankt. Für die Hilfe bei der Formulierung der englischen Texte danke ich Dr. M. P. D. MEIJERING, Schlitz. Darüber hinaus gebührt mein Dank der Max-Planck-Gesellschaft z. F. d. W. für die finanzielle Unterstützung durch die Gewährung eines Stipendiums, das die Durchführung dieser Arbeit ermöglichte.

X. Literatur

- BAKER, J. H. & FARR, I. S. (1977): Origins, characterization and dynamics of suspended bacteria in two chalk streams. — Arch. Hydrobiol. 80: 308—326.
- BÄRLOCHER, F. & KENDRICK, B. (1973a): Fungi and food preferences of *Gammarus pseudolimnaeus*. — Arch. Hydrobiol. 72: 501—516.
- (1973b): Fungi in the diet of *Gammarus pseudolimnaeus*. — Oikos 24: 295—300.
- (1974): Dynamics of the fungal population on leaves in a stream. — J. Ecol. 62: 761—791.
- BELING, A. & JANNASCH, H. W. (1955): Hydrobakteriologische Untersuchungen der Fulda unter Anwendung der Membranfiltermethode. — Hydrobiologia 7: 36—51.
- BENEDETTO, L. C. (1975): Ökologie und Produktionsbiologie von *Agapetus fuscipes* CURT. im Breitenbach 1971—1972. — Arch. Hydrobiol., Suppl. 45: 305—375.
- BORMANN, F. H.; LIKENS, G. E. & EATON, J. S. (1969): Biotic regulation and solution losses from a forest ecosystem. — Bioscience 19: 600—610.
- CUMMINS, K. W. (1972): Predicting variations in energy flow through a semi-controlled lotic ecosystem. — Inst. Water Research, Mich. State Univ. Tech. Rept. 19: 1—21.
- CUMMINS, K. W.; KLUG, J. J.; WETZEL, R. G.; PETERSEN, R. C.; SUBERKROPP, K. F.; MANNY, B. A.; WUYCHECK, J. C. & HOWARD, F. O. (1972): Organic enrichment with leaf leachate in experimental lotic ecosystems. — Bioscience 22: 719—722.
- CUMMINS, K. W.; PETERSEN, R. C.; HOWARD, F. O.; WUYCHECK, J. W. & HOLT, V. A. (1973): The utilization of leaf litter by stream detritivores. — Ecology 54: 336—345.
- DAUBNER, I. (1969): The effect of some ecological factors on bacteria in water. — Verh. Internat. Verein. Limnol. 17: 731—743.
- (1972): Mikrobiologie des Wassers. — BLV Verlagsgesellschaft, München, Bern, Wien, 440 S.
- DAUBNER, I. & TRZILOVA, B. (1973): Ergebnisse der mikrobiologischen Donauuntersuchung in einem Punktprofil (1969—1971). — Biologia (Bratisl.) 28: 775—781.
- DEUFEL, J. (1972): Die Bakterien- und Keimzahlen im Oberlauf der Donau bis Ulm. — Arch. Hydrobiol., Suppl. 44: 1—9.
- EVANS, M. R. & OWENS, J. D. (1972): Factors affecting the concentration of faecal bacteria in land-drainage water. — J. Gen. Microbiol. 71: 477—485.
- (1973): Soil bacteria in land-drainage water. — Water Res. 7: 1295—1300.
- FISHER, S. G. & LIKENS, G. E. (1973): Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: An integrative approach to stream ecosystem metabolism. — Ecol. Monogr. 43: 421—439.
- GOSZ, J. R.; LIKENS, G. E. & BORMANN, F. H. (1973): Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire. — Ecol. Monogr. 43: 173—191.
- GRAY, E. (1951): The ecology of the bacteria at Holson's Brook, a Cambridge Chalk Stream. — J. Gen. Microbiol. 5: 840—859.
- GRAY, T. R. G. & WILLIAMS, S. T. (1971): Microbial productivity in soil. — [In:] HUGHES, D. E. & ROSE, A. H. (Eds.): "Microbes and Biological Productivity", Society for General Microbiology, Cambridge: 255—286.
- GÜMBEL, D. (1976): Emergenz-Vergleich zweier Mittelgebirgsquellen. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (18). — Arch. Hydrobiol., Suppl. 50: 1—53.
- HAECKEL, J. W.; MEIJERING, M. P. D. & RUSZTKI, H. (1973): *Gammarus fossarum* KOCH als Fallaubzer-setzer in Waldbächen. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (5). — Freshwat. Biol. 3: 241—249.
- HAVELKA, P. (1976): Ceratopogoniden-Emergenz am Breitenbach und am Rohrwiesenbach (1971—1972). Schlitzer Produktionsbiologische Studien (16). — Arch. Hydrobiol., Suppl. 50: 54—95.
- HOBBIE, J. E. & WRIGHT, R. T. (1965): Bioassay with bacterial uptake kinetics: glucose in freshwater. — Limnol. Oceanogr. 10: 471—474.
- HYNES, H. B. N. (1969): The enrichment of streams. — In: "Eutrophication: causes, consequences, correctives", Proc. Symp. natn. Acad. Sci., Washington, D. C.: 188—196.
- (1970a): The Ecology of Running Waters. — Liverpool Univ. Press, 555 S.
- (1970b): The ecology of stream insects. — Ann. Rev. Ent. 15: 25—42.
- (1970c): The ecology of flowing waters in relation to management. — J. Wat. Pollut. Control Fed. 42: 418—424.
- HYNES, H. B. N. & KAUSHIK, N. K. (1969): The relationship between dissolved nutrient salts and protein production in submerged autumnal leaves. — Verh. Internat. Verein. Limnol. 17: 95—103.
- ILLIES, J. (1971): Emergenz 1969 im Breitenbach. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (1). — Arch. Hydrobiol. 69: 14—69.
- (1975): A new attempt to estimate production in running waters. (Schlitz studies on productivity No 12). — Verh. Internat. Verein. Limnol. 19: 1705—1711.
- IVERSEN, T. M. (1973): Decomposition of autumn-shed beech leaves in a spring-brook and its significance for the fauna. — Arch. Hydrobiol. 72: 305—312.
- JANNASCH, H. W. (1955): Zur Ökologie der zymogenen planktischen Bakterienflora natürlicher Gewässer. — Arch. Mikrobiol. 23: 146—180.
- KAUSHIK, N. K. & HYNES, H. B. N. (1968): Experimental study on the role of autumnshed leaves in aquatic environments. — J. Ecol. 56: 229—243.
- (1971): The fate of dead leaves that fall into stream. — Arch. Hydrobiol. 68: 465—515.
- LADLE, M. (1972): Larval simuliidae as detritus feeders in chalk streams. — Mem. Ist. Ital. Idrobiol., Suppl. 29: 429—440.
- LUSH, D. L. & HYNES, H. B. N. (1973): The formation of particles in freshwater leachates of dead leaves. — Limnol. Oceanogr. 18: 968—977.
- MADSEN, B. L. (1972): Detritus on stones in small streams. — Mem. Ist. Ital. Idrobiol., Suppl. 29: 385—404.
- MARXSEN, J. (1980a): Untersuchungen zur Ökologie der Bakterien in der fließenden Welle von Bächen. I. Chemismus, Primärproduktion, CO₂-Dunkelfixierung und Eintrag von partikulärem organischen Material. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (23-1). — Arch. Hydrobiol., Suppl. 57: 461—533.
- (1980b): Untersuchungen zur Ökologie der Bakterien in der fließenden Welle von Bächen. III. Aufnahme gelöster organischer Substanzen. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (23-3). — Arch. Hydrobiol., Suppl. 58: 207—272.
- MATHEWS, C. P. & KOWALCZEWSKI, A. (1969): The disappearance of leaf litter and its contribution to production in the River Thames. — J. Ecol. 57: 543—552.
- MEIJERING, M. P. D. (1973): Quantitative Untersuchungen zur Drift und Aufwanderung von *Gammarus fossarum* KOCH in einem Mittelgebirgsbach. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (8). — Verhdl. Ges. f. Ökol. Saarbrücken 1973: 143—147.
- MUCHA, V. (1967): Die Mikrobiologie der Donau. — In: LIEPOLT, R. (Hrsg.): „Limnologie der Donau“, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart: 132—157.
- MUCHA, V. & DAUBNER, I. (1965): Hydromikrobiologie im Rahmen der limnologischen Erforschung der Donau in der CSSR. — Arch. Hydrobiol., Suppl. 30: 1—23.
- NELSON, D. J.; KEVERN, N. R.; WILHM, J. L. & GRIFFITH, N. A. (1969): Estimates of periphyton mass and stream bottom area using phosphorus-32. — Water Res. 3: 367—373.

- NYKVIST, N. (1962): Leaching and decomposition of litter. V. Experiments on leaf litter of *Alnus glutinosa*, *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*. — *Oikos* 13: 232—248.
- (1963): Leaching and decomposition of water-soluble organic substances from different types of leaf and needle litter. — *Studia Forestalia Suecica* 3: 1—29.
- OHLE, W. (1972): Gelöste organische Stoffe, Aufnahme und Abgabe durch Planktonorganismen im See. — *Gewässerschutz—Wasser—Abwasser* 8: 1-56.
- OVERBECK, J. (1965): Primärproduktion und Gewässerbakterien. — *Naturwissenschaften* 51: 145.
- (1968): Bakterien im Gewässer. Ein Beispiel für die gegenwärtige Entwicklung der Limnologie. — *Mitt. Max-Planck-Ges.* 3: 165—182.
- (1973): Über die Kompartimentierung der stehenden Gewässer — ein Beitrag zur Struktur und Funktion des limnischen Ökosystems. — *Verh. Ges. f. Ökol. Saarbrücken* 1973: 211—223.
- OVERBECK, J. & MELANDER, E. (in Vorb.): Direct determination of bacterial biomass in aquatic ecosystems by epifluorescence technique and measurement of functions.
- PARSONS, T. R. & STRICKLAND, J. D. H. (1962): On the production of particulate organic carbon by heterotrophic processes in sea water. — *Deep-Sea Res.* 8: 211—222.
- PETERSEN, R. C. & CUMMINS, K. W. (1974): Leaf processing in a woodland stream. — *Freshwat. Biol.* 4: 343—368.
- RAZUMOV, A. S. (1932): Direct count method for bacteria in water. (Orig. in russ.) — *Mikrobiologiya* 1: 131—146. Zitiert nach: RODINA, A. G. (1972): *Methods in Aquatic Microbiology*. — University Park Press, Baltimore.
- (1947): *Methods of microbiological studies of water*. (Orig. in russ.) — Moscow.
- VODGEO. Zitiert nach: SOROKIN, Y. I. & KADOTA, H. (1972): *Techniques for the Assessment of Microbial Production and Decomposition in Fresh Waters*. — IBP Handbook No 23, Blackwell, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne.
- REICHARDT, W. & SIMON, M. (1972): Die Mettma — Gebirgsbach als Brauereivorfluter. Mikrobiologische Untersuchungen entlang eines Abwasser-Substratgradienten. — *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 42: 125—138.
- RHEINHEIMER, G. (1977): Mikrobiologische Untersuchungen in Flüssen. I. Fluoreszenzmikroskopische Analyse der Bakterienflora einiger norddeutscher Flüsse. — *Arch. Hydrobiol.* 81: 106—118.
- RINGE, F. (1974): Chironomiden-Emergenz 1970 in Breitenbach und Rohrwiesenbach. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (9). — *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 45: 212—304.
- RODHE, W. (1961): Die Dynamik des limnischen Stoff- und Energiehaushaltes. — *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 14: 300—315.
- RODINA, A. (1961): Microbiological methods in application to hydrobiology. — *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 14: 831—834.
- SCHMIDT, G. W. (1970): Numbers of bacteria and algae and their interrelations in some Amazonian waters. — *Amazoniana* 2: 393—400.
- SCHWOERBEL, J. (1972): Produktionsbiologische Aspekte in Fließgewässern. — *Verh. d. Dt. Zool. Ges.* 65: 57—65.
- SEKI, H.; STEPHENS, K. V. & PARSONS, T. R. (1969): The contribution of allochthonous bacteria and organic materials from a small river with a semi-enclosed area. — *Arch. Hydrobiol.* 66: 37—47.
- STRASKRABOVA, V.; PROCHAZKOVA, L. & POPOVSKY, J. (1973): The influence of two regulation reservoirs on the chemical and bacteriological properties of river water. — *Hydrobiol. Stud., Prag* 2: 317—348.
- STRASKRABOVA, V.; PUNCOCHAR, P.; BOJANOVSKI, B. B. & FUKSA, J. (1978): Suspended and attached microorganisms in a polluted river. — *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 2278—2283.
- SUBERKROPP, K. F. & KLUG, M. J. (1974): Decomposition of deciduous leaf litter in a woodland stream. I. A scanning electron microscopic study. — *Microbial Ecology* 1: 96—103.
- THIENEMANN, A. (1927): 10 Jahre Hydrobiologische Anstalt in Plön. — *Naturwissenschaften* 15: 753—760.
- THOMAS, W. A. (1970): Weight and calcium losses from decomposing tree leaves on land and in water. — *J. appl. Ecol.* 7: 237—242.
- TRISKA, F. J. (1970): Seasonal distribution of aquatic hyphomycetes in relation to the disappearance of leaf litter from a woodland stream. — Ph. D. Thesis, Univ. Pittsburgh, 189 S.
- WETZEL, R. G. & MANNY, B. A. (1972): Decomposition of dissolved organic carbon and nitrogen compounds from leaves in an experimental hard-water stream. — *Limnol. Oceanogr.* 17: 927—931.
- WRIGHT, R. T. & HOBBIIE, J. E. (1965a): The uptake of organic solutes in lake water. — *Limnol. Oceanogr.* 10: 22—28.
- (1965b): The uptake of organic solutes by planktonic bacteria and algae. — *Ocean Science and Ocean Engineering Trans. Limnol. Oceanogr. Marine Technol. Soc.* 1: 116—127.
- (1966): Use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. — *Ecology* 47: 447—464.

Anschrift des Verfassers:

Dr. JÜRGEN MARXSEN, Limnologische Flußstation des Max-Planck-Instituts für Limnologie, D-6407 Schlitz (Hessen).