

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**
III. Aufnahme gelöster organischer Substanzen
Schlitzer Produktionsbiologische Studien (23—3)

Investigations on the ecology of suspended bacteria in small streams
III. Uptake of dissolved organic substances
(Schlitz studies on productivity, no. 23-3)

VON JÜRGEN MARXSEN

Mit 33 Abbildungen und 17 Tabellen im Text

Abstract

In two small unpolluted streams the uptake of dissolved organic substances by suspended bacteria was investigated during one year. The uptake potential (V_{max}) of glucose (range: 0.04—16 $\mu\text{g glucose} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) is similar to that in eutrophic lakes, that of acetate (range: 0.01—4.1 $\mu\text{g acetate} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) seems to be a little smaller than in eutrophic lakes, whereas the concentrations of dissolved organic matter are mostly in a range like in oligotrophic lakes. Factors which influence V_{max} are mainly the number of bacteria, the temperature, the stream discharge and the quantity and composition of dissolved organic matter. With increasing stream discharge the specific uptake potential (uptake potential/number of bacteria) decreases. At the time of leaf fall an extraordinary high specific uptake potential was observed. The high values of V_{max} can be explained by permanent allochthonous input of bacteria and dissolved organic substances. The uptake kinetic parameters and their relationships to the number of bacteria, the temperature, the stream discharge and the quantity and composition of dissolved organic matter show that the allochthonous influence is stronger in the woodland stream Rohrwiesenbach than in the open grassland stream Breitenbach.

I.	Einleitung	208
II.	Methoden	209
	1. Biochemische Grundlagen der aufnahmekinetischen Methodik	209
	2. Bisherige Anwendung aufnahmekinetischer Methoden in Gewässern	210
	3. Berechnung der kinetischen Parameter	213
	4. Praktische Versuchsdurchführung	214
	5. Methodische Voruntersuchungen	215
	6. Grenzen der Methode, Fehlerdiskussion	219
III.	Ergebnisse	221
	1. Glucose-Aufnahme	221
	2. Acetat-Aufnahme	228
IV.	Diskussion	233
	1. Abhängigkeit der bakteriellen Aktivität von der Temperatur	233
	2. Beziehungen des Aufnahmepotentials zur Biomasse und zur Wasserführung	240
	3. Einfluß des Laubfalls	245
	4. Beziehungen zu Primärproduktion und CO ₂ -Dunkelfixierung	253
	5. Vergleich der Untersuchungsstellen	253
	6. Vergleich mit anderen Untersuchungen, insbesondere Vergleich von Bach und See	257
V.	Schlußbetrachtung	261
VI.	Anmerkungen	266
VII.	Zusammenfassung, Summary	266
VIII.	Literatur	268

I. Einleitung

Von den Mitarbeitern der Limnologischen Flußstation in Schlitz (Hessen), Außenstation des Max-Planck-Instituts für Limnologie in Plön, werden bereits seit längerer Zeit Untersuchungen an den kleinen, unverschmutzten Bächen Rohrwiesenbach und Breitenbach vorgenommen, in deren Mittelpunkt produktionsbiologische Fragestellungen stehen (u. a. ILLIES 1971, 1975; MEIJERING 1973; RINGE 1974; BENEDETTO 1975; GÜMBEL 1976; HAVELKA 1976).

Im Rahmen einer Dissertation wurden in diesen Bächen Untersuchungen zur Struktur und Funktion der Bakterienpopulationen der fließenden Welle durchgeführt. Die dabei ermittelten hydrologischen und chemischen Daten sowie die Ergebnisse der Untersuchungen von Primärproduktion, CO₂-Dunkelfixierung und des Eintrags partikulären organischen Materials sind bereits veröffentlicht (MARXSEN 1980a). Von den bakteriologischen Daten wurden die Bakterienzahlen bereits mitgeteilt (MARXSEN 1980b). Dort wurde auch die Rolle der Bakterien im Stofffluß kleiner Fließgewässer ausführlich diskutiert.

In der letzten Publikation dieser Reihe werden jetzt die Ergebnisse der Untersuchungen zur Aufnahme gelöster organischer Substanzen durch die Bakterien der fließenden Welle vorgelegt. Sie stammen im wesentlichen aus der Zeit von Juli 1973 bis August 1974, als ein Jahreszyklus erfaßt wurde.

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

II. Methoden

1. Biochemische Grundlagen der aufnahmekinetischen Methodik

MICHAELIS & MENTEN (1913) schlugen eine Gleichung der Enzymkinetik der Form

$$v = \frac{V_{\max} \cdot S}{K_m + S} \quad (1)$$

vor. Ihre Annahme wurde von BRIGGS & HALDANE (1925) erweitert unter Beibehaltung der ursprünglichen Form. In der obigen Gleichung bedeuten:

- v Reaktionsgeschwindigkeit
- S Substratkonzentration
- V_{max} maximale Reaktionsgeschwindigkeit
- K_m Michaelis-Konstante, entspricht der Konzentration des Substrates, bei der halbmaximale Reaktionsgeschwindigkeit vorliegt.

Auch für den Transport von Substraten durch eine Membran konnte nachgewiesen werden, daß er der Michaelis-Menten-Beziehung folgt (COHEN & MONOD 1957; KEPES & COHEN 1962, KEPES 1963, 1971).

Zur Ermittlung von K_m und V_{max} ist es üblich, die MICHAELIS-MENTEN-Gleichung derart umzuformen, daß die graphische Darstellung der Meßwerte eine Gerade ergibt. Die Bestimmung der Parameter kann so einfacher erfolgen als bei einer rechtwinkligen Hyperbel. Üblich sind 3 verschiedene Transformationen, die alle der allgemeinen Form einer Geraden y = ax + b entsprechen:

1. nach LINEWEAVER und BURK

$$\frac{1}{v} = \frac{K_m}{V_{\max}} \cdot \frac{1}{S} + \frac{1}{V_{\max}} \quad (2)$$

$$(y = \frac{1}{v}, x = \frac{1}{S}, a = \frac{K_m}{V_{\max}}, b = \frac{1}{V_{\max}}),$$

2. nach EADIE

$$\frac{S}{v} = \frac{1}{V_{\max}} \cdot S + \frac{K_m}{V_{\max}} \quad (3)$$

$$(y = \frac{S}{v}, x = S, a = \frac{1}{V_{\max}}, b = \frac{K_m}{V_{\max}}),$$

3. nach HOFSTEE

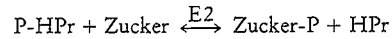
$$v = V_{\max} - K_m \cdot \frac{v}{S} \quad (4)$$

$$(y = v, x = \frac{v}{S}, a = -K_m, b = V_{\max}).$$

Die Bezeichnung der Gleichungen mit den Namen von Wissenschaftlern wird unterschiedlich gehandhabt (vgl. u. a. DIXON & WEBB 1964; MAHLER & CORDES 1966; BARMAN 1969; WONG 1975). Die obigen Bezeichnungen entsprechen denen von BARMAN (1969).

Die Vor- und Nachteile der 3 Versionen sind ausführlich bei DOWD & RIGGS (1965) diskutiert. Danach ergibt die Auswertung nach LINEWEAVER-BURK die größten Fehler, obwohl die graphische Darstellung oft eine besonders gute Übereinstimmung der Ausgleichsgeraden mit den Meßpunkten vortäuscht. Die beiden Versionen nach EADIE bzw. nach HOFSTEE geben etwa gleich gute Ergebnisse mit leichten Vorteilen für die von HOFSTEE. Dabei ist zu beachten, daß bei „EADIE“ die Parameter tendenziell überschätzt werden, bei „HOFSTEE“ dagegen eher unterschätzt werden.

Bei verschiedenen Bakterien wurde für die Aufnahme von Kohlenhydraten ein Phosphoenolpyruvat (PEP) — Phosphotransferase — System nachgewiesen, dessen Allgemeingültigkeit allerdings noch nicht gesichert ist (ROTHFIELD & FINKELSTEIN 1968; BENDER 1970; KEPES 1971; KUNDIG & ROSEMAN 1971 a, b).



(E1 = Enzym 1, E2 = Enzym 2, HPr = hitzestabiles Protein)

In welcher Weise Acetat aufgenommen wird, ist noch nicht näher bekannt.

2. Bisherige Anwendung aufnahmekinetischer Methoden in Gewässern

PARSONS & STRICKLAND (1962) waren die ersten, die ein „relatives heterotrophes Potential“ bestimmten. Sie zeigten bei ihren Untersuchungen mit ^{14}C -markierten Substanzen im Nordost-Pazifik, daß die Aufnahme von Glucose und Acetat durch planktische Organismen mit einer Gleichung beschrieben werden kann, die der MICHAELIS-MENTEN-Gleichung der Enzymkinetik entspricht. Sie schlossen daraus, daß die Aufnahme dieser Substanzen in irgendeiner Weise aktiv von den Mikroorganismen gefördert werden müßte. Für die Berechnung der Aufnahmegeschwindigkeit v benutzten sie folgende Formel:

$$v = \frac{c \cdot f \cdot (S_n + A)}{C \cdot \mu \cdot t} \quad (5)$$

Darin bedeuten:

- c counts/min der abfiltrierten Organismen,
- f Korrekturfaktor (s. u.),
- S_n natürliche Substratkonzentration,
- A hinzugegebene Substratkonzentration,
- C counts/min von $1 \mu\text{Ci } ^{14}\text{C}$ (Ampullenaktivität),
- μ hinzugegebene Menge an μCi ,
- t Inkubationszeit.

Der Faktor f dient zur Korrektur der unterschiedlich großen Aufnahme von ^{14}C gegenüber ^{12}C . Er wird hier wie in fast allen folgenden Untersuchungen vernachlässigt.

PARSONS & STRICKLAND schlugen vor, das „relative heterotrophe Potential“ als Aufnahmegeschwindigkeit v bei einer Konzentration von 250 mg C/m^3 zu messen. Sie konnten zeigen, daß bei dieser Konzentration die natürliche Substratkonzentration S_n keine wesentliche Rolle mehr spielt, indem sie mittels einer Gleichung, die der nach LINEWEAVER-BURK entspricht, $K_t + S_n$ ermittelten. Die Aufnahmekonstante K_t entspricht dabei der Michaelis-Konstanten.

Auf dieser Grundlage basiert die in den folgenden Jahren entwickelte, wesentlich verbesserte Methode (WRIGHT & HOBBIE 1965 a, b, 1966; HOBBIE & WRIGHT 1965). Bei ihren Untersuchungen, vorwiegend im Erken, stellten sie fest, daß bei der von PARSONS & STRICK-

LAND (1962) vorgeschlagenen Konzentration von 250 mg C/m^3 schon einfache Diffusionsprozesse an der Aufnahme beteiligt sein können. Sie zeigten jedoch auch, daß die Aufnahme bei geringeren Konzentrationen entsprechend der MICHAELIS-MENTEN-Beziehung abläuft. Sie schlugen deshalb vor, mit mehreren verschiedenen Konzentrationen eines Substrates die Aufnahmegeschwindigkeit in einem größeren Bereich zu erfassen. Zur Ermittlung der kinetischen Parameter verwendeten sie die Gleichung nach EADIE.

Entsprechend der MICHAELIS-MENTEN-Gleichung ist

$$v = \frac{V_{\max} \cdot (S_n + A)}{K_t + S_n + A} \quad (6)$$

Es bedeuten:

- V_{\max} maximale Aufnahmegeschwindigkeit, Aufnahmepotential,
- K_t Aufnahmekonstante (der Wert entspricht der Substratkonzentration, bei der $v = 1/2 V_{\max}$).

Durch Einsetzen von (5) und Umformen ergibt sich:

$$\frac{C \cdot \mu \cdot t}{c} = \frac{A}{V_{\max}} + \frac{K_t + S_n}{V_{\max}} \quad (7)$$

Das entspricht Gleichung (3) nach EADIE.

Die Umsatzzeit T_t („turnover time“) — die Zeit, in der das gesamte, natürlich vorhandene Substrat einmal umgesetzt wird — ergibt sich nach Gleichung (1) als:

$$T_t = \frac{S_n}{v_n} = \frac{K_t + S_n}{V_{\max}} \quad (8)$$

Demnach erhielten WRIGHT & HOBBIE drei aufnahmekinetische Parameter:

- V_{\max} maximale Aufnahmegeschwindigkeit, Aufnahmepotential
- $K_t + S_n$ Summe aus der Aufnahmekonstanten K_t und der natürlichen Substratkonzentration S_n
- T_t „turnover time“, Umsatzzeit — die Zeit, die die Populationen unter gleichbleibenden Bedingungen benötigen, um das gesamte, natürlich vorhandene Substrat einmal umzusetzen.

Die Methode gestattete es also nicht, die wirkliche Aufnahmegeschwindigkeit zu messen, solange S_n unbekannt blieb. Da die damals für Glucose und Acetat — die Substrate, mit denen HOBBIE & WRIGHT arbeiteten — bekannten quantitativen Analysenverfahren noch nicht genau genug oder nicht verfügbar waren, wurde eine Verdünnungsmethode entwickelt (WRIGHT & HOBBIE 1966; HOBBIE & WRIGHT 1965). Man bestimmte wie gewöhnlich die obigen Parameter in einer normalen Probe und darüber hinaus in einer Probe, die 1:1 mit substratfreiem Wasser verdünnt wurde. Im Idealfall wäre dann das Aufnahmepotential V_{\max} der verdünnten Probe halb so groß wie das der normalen Probe. Ihre Umsatzzeit T_t (verd.) wäre $T_t < T_t(\text{verd.}) < 2 T_t$. Aus dem Wert für $(K_t + S_n)$ der unverdünnten Probe und $(K_t + S_n/2)$ der 1:1 verdünnten Probe ließen sich dann K_t und S_n einzeln berechnen. Leider ist diese Methode nicht zuverlässig genug. Vor allem bei kleinen Konzentrationen von S_n ist die Bestimmung von $(K_t + S_n)$ bzw. $(K_t + S_n/2)$ zu ungenau, um gesicherte Ergebnisse zu liefern. Auch ist nicht übersehbar, wie die Population der Bakterien durch den Vorgang der Verdünnung beeinflusst wird. Trotz gelegentlicher Ansätze (ALLEN 1968; SEPPÄNEN & OJANEN 1973; DÜSING 1973) hat sich die Verdünnungsmethode als nur bedingt geeignet zur Substratbestimmung erwiesen.

Untersuchungen der Aufnahmekinetik gelöster organischer Substanzen bei gleichzeitiger Substratbestimmung mit einer unabhängigen Methode liegen bisher nur sehr wenige vor. VACCARO et al. (1968) untersuchten die Glucose-Aufnahme im Atlantik, OVERBECK (1971) die im Plußsee. CRAWFORD et al. (1974) haben die Aufnahme verschiedener Aminosäuren in einem Ästuar-System in Nordamerika bestimmt. Dabei stellte sich erwartungsgemäß heraus, daß die zeitlichen bzw. räumlichen Schwankungen von V_{max} und v_n durchaus nicht immer gleichlaufend sind.

HOBBIE & CRAWFORD (1969a, b) veröffentlichten eine Methode, die auch das zu CO_2 veratmete Substrat erfaßte. Dabei war die Respirationsrate von der Substratkonzentration und der Versuchsdauer unabhängig. Eine Zusammenfassung der Ergebnisse von vorliegenden Veratmungsuntersuchungen von Glucose und Acetat zeigt Tab. 1.

Tab. 1. Veratmung von Glucose (Glu) und Acetat (Ac) zu CO_2 .

	Biotope	veratmeter %-Anteil	Quelle
Glu	Fulda (verunreinigt)	15—23	DÜSING 1973
Glu	Reinkulturen aus der Fulda	12—17	DÜSING 1973
Glu	holsteinische Seen	ca. 6	OVERBECK 1975
Glu	Star Lake, Vermont, USA, 0,5 m	26; 37	ALLEN 1973
Glu	University Lake (Stausee), North Carolina, 0,5 m, Sprungschicht, 7 m	MW ca. 30 (20—40) MW ca. 26 (12—38) MW ca. 28 (12—38)	FRANCISCO 1971
Glu	Teich, North Carolina, USA	31,6	HOBBIE & CRAWFORD 1969a
Glu	Pamlico River Ästuar, North Carolina, USA	8—17	CRAWFORD et al. 1974
Glu	Mittelmeer und Nord-Atlantik	MW 33	WILLIAMS 1970
Glu	Pazifik 50 m	42; 30; 28	SEKI et al. 1972
	100 m	32	
Glu	Pazifik 50 m	51	SEKI et al. 1974
	0—100 m	44—62	
Ac	Star Lake, Vermont, USA, 0,5 m	36; 43	ALLEN 1973
Ac	University Lake, s. o., 0,5 m, Sprungschicht	MW ca. 43 (21—58) MW ca. 44 (25—62)	FRANCISCO 1971

Die meisten der bisher veröffentlichten Untersuchungen zur Aufnahmekinetik gelöster organischer Substanzen zeigten eine der MICHAELIS-MENTEN-Kinetik entsprechende Aufnahme, neben den bisher erwähnten u. a. noch ALBRIGHT & WENTWORTH (1973), ALLEN (1967, 1969, 1971 a, b), GOCKE (1974 a, b, 1975), HAMILTON & AUSTIN (1967), HAMILTON et al. (1966), HOBBIE (1966), HOBBIE & WRIGHT (1968), MORGAN & KALFF (1972), OVERBECK (1968, 1973, 1975), ROBINSON et al. (1973), RODHE et al. (1968), STANLEY & STALEY (1977), TAKAHASHI & ICHIMURA (1971), VACCARO & JANNASCH (1966, 1967), WETZEL (1967, 1968). Keine normale Aufnahmekinetik erhielten bei einem Teil ihrer Versuche VACCARO & JANNASCH (1967), MUNRO & BROCK (1968), HAMILTON & PRESLAN (1970). Sie arbeiteten alle mit Meerwasser. Die Ergebnisse ihrer Aufnahmeuntersuchungen entsprachen zum Teil nicht der MICHAELIS-MENTEN-Kinetik.

WILLIAMS (1973) führte eine theoretische Untersuchung unter Anwendung des „EADIE plots“ durch, um herauszufinden, welche Ergebnisse man bei einer heterogenen bakteriellen

Population mit unterschiedlichen Werten von V_{max} und K_t erhält, wenn die üblichen aufnahmekinetischen Parameter der Gesamtpopulation bestimmt werden. Er zeigte, daß die Werte für V_{max} kaum beeinträchtigt werden, dagegen K_t und T_t bei großer Heterogenität der Einzelwerte von K_t zum Teil erheblich überschätzt werden.

3. Berechnung der kinetischen Parameter

Die Auswertungen der ermittelten Aufnahmedaten für Glucose und Acetat wurde mit dem Computer durchgeführt. Die Berechnung der 3 Parameter V_{max} , K_t + S_n , T_t erfolgte nach 4 verschiedenen Formen der MICHAELIS-MENTEN-Gleichung, deren oben erwähnte Grundformen (Gleichungen 1, 2, 3 und 4) so abgewandelt wurden, daß $S = S_n + A$ angenommen wurde:

1. nach MICHAELIS und MENTEN

$$v = \frac{c \cdot (S_n + A)}{C \cdot \mu \cdot t} = \frac{V_{max} \cdot (S_n + A)}{K_t + S_n + A} \quad (9a)$$

$$v_a = \frac{c \cdot A}{C \cdot \mu \cdot t} = \frac{V_{max} \cdot A}{(K_t + S_n) + A} \quad (9b)$$

2. nach LINEWEAVER und BURK

$$\frac{1}{v} = \frac{C \cdot \mu \cdot t}{c \cdot (S_n + A)} = \frac{K_t}{V_{max}} \cdot \frac{1}{S_n + A} + \frac{1}{V_{max}} \quad (10a)$$

$$\frac{1}{v_a} = \frac{C \cdot \mu \cdot t}{c \cdot A} = \frac{K_t + S_n}{V_{max}} \cdot \frac{1}{A} + \frac{1}{V_{max}} \quad (10b)$$

3. nach EADIE

$$\frac{S_n + A}{v} = \frac{C \cdot \mu \cdot t}{c} = \frac{1}{V_{max}} \cdot (S_n + A) + \frac{K_t}{V_{max}} \quad (11a)$$

$$\frac{A}{v_a} = \frac{C \cdot \mu \cdot t}{c} = \frac{1}{V_{max}} \cdot A + \frac{K_t + S_n}{V_{max}} \quad (11b)$$

4. nach HOFSTEE

$$v = \frac{c \cdot (S_n + A)}{C \cdot \mu \cdot t} = V_{max} - K_t \cdot \frac{v}{S_n + A} = V_{max} - K_t \cdot \frac{c}{C \cdot \mu \cdot t} \quad (12a)$$

$$v_a = \frac{c \cdot A}{C \cdot \mu \cdot t} = V_{max} - (K_t + S_n) \cdot \frac{v}{A} = V_{max} - (K_t + S_n) \cdot \frac{c}{C \cdot \mu \cdot t} \quad (12b)$$

v bedeutet die tatsächliche Aufnahmegeschwindigkeit unter Berücksichtigung von S_n , v_a die Aufnahmegeschwindigkeit allein des hinzugegebenen Substrates A. Es gilt jeweils Gleichung (a) für bekanntes S_n , Gleichung (b) für unbekanntes S_n . Der zwischen (a)- und (b)-Form der Gleichung jeweils unterschiedliche Kurvenverlauf ist aus Abb. 1 zu entnehmen.

Aus den Gleichungen bzw. den graphischen Darstellungen ist zu erkennen, daß die bei unbekanntem S_n ermittelten V_{max} -Werte den natürlichen entsprechen. Nach DÖWD & RIGGS (1965) ist Gleichung (10) nach LINEWEAVER & BURK am wenigsten für die Auswertung geeignet. Gleichung (11) nach EADIE tendiert zu einer Überschätzung der Parameter K_t bzw. $K_t + S_n$ und V_{max} , Gleichung (12) nach HOFSTEE führt eher zur Unterschätzung. Die Werte, die sich aus der direkten Berechnung nach Gleichung (9) ergaben, lagen in der Regel zwischen denen, die nach (11) bzw. (12) berechnet wurden. Deshalb wurden die direkt berechneten Werte für die weitere Auswertung benutzt.

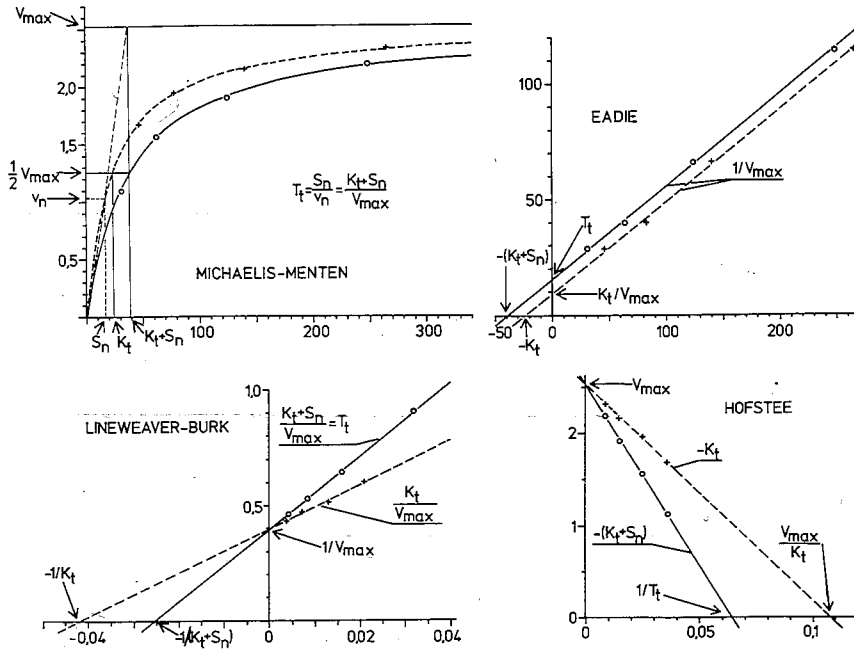


Abb. 1. Kurvenverlauf bei verschiedenen Auswertungsmethoden für aufnahmekinetische Untersuchungen, jeweils ohne Berücksichtigung von S_n (—) und mit Berücksichtigung von S_n (---), am Beispiel einer Untersuchung an Entnahmestelle Rwb III (2. 11. 71, 1h, 15,0°C).

Fig. 1. Graphs of the different plotting methods for uptake kinetic investigations, each without consideration of S_n (—) and with consideration of S_n (---). As example an experiment from sampling station Rwb III is taken (2. 11. 71, 1h, 15.0°C).

4. Praktische Versuchsdurchführung

Die Durchführung der Versuche geschah so, daß steril entnommenes Bachwasser unmittelbar nach der Entnahme in einer temperaturisolierten Kiste ins Labor transportiert wurde. Dort wurden je 50 ml dieses Wassers in 16 100-ml-Steilbrustflaschen gegeben. Jeweils 4 Flaschen erhielten eine gleiche Menge von

^{14}C -markiertem Substrat. Eine dieser 4 Flaschen wurde zu Beginn des Versuches als Blindwert mit einigen Tropfen von Lugols Lösung fixiert. Bei den Versuchen zur Glucose-Aufnahme wurden jeweils 25, 50, 100 und 200 μ l markierter Lösung zugegeben, was in den Flaschen Glucose-Konzentrationen von ca. 30, 60, 120, 240 μ g Glucose/l ergab. Die Werte der Acetat-Aufnahmeuntersuchungen waren 50, 100, 200, 400 μ l hinzugegebene Lösung und daraus resultierende Konzentrationen von ca. 1,5, 3, 6, 12 μ g Acetat/l. Gelegentlich wurden Versuche durchgeführt mit einer größeren Zahl von Konzentrationen.

Die Flaschen, einschließlich der bereits fixierten, wurden für 1 bis 2 Stunden im Wasserbad inkubiert, wobei jeweils Paralleluntersuchungen bei der gemessenen Bachtemperatur (Standorttemperatur) und bei einer Standardtemperatur von 10,0°C durchgeführt wurden. Bei sehr niedrigen Temperaturen ($< 4^\circ C$) wurden die Untersuchungen der Glucose-Aufnahme über einen Zeitraum von 6 Stunden vorgenommen. Die Substrataufnahme betrug immer weniger als 5% der zugegebenen Menge. Nach der Inkubation wurden die restlichen 12 Flaschen des Versuches ebenfalls fixiert. Anschließend wurden die Proben über Membranfilter (0,2 μ m Porenweite, 25 mm \varnothing , Zellosenitrat, Fa. Sartorius, Göttingen) filtriert, in Metallschälchen geklebt und im Methan-Durchflußzähler ausgewertet (Fa. Frieseke & Hoepfner, Erlangen-Bruck, Gerätekombination: Strahlungsmeßgerät FH 49, Automatischer Probenwechsler FH 448, Zeitdrucker FH 449).

Die markierten Substanzen, D-(U- ^{14}C)Glucose und Na-(U- ^{14}C)Acetat, stammten von „Radiochemical Centre“ in Amersham. Die spezifische Aktivität dieser Substanzen betrug für Glucose 16,1—16,7 μ Ci/mg, für Acetat 678—696 μ Ci/mg. Die Lösungen wurden jeweils so angesetzt, daß 1 ml Lösung 1 μ Ci Substrat enthielt. Zur Aufbewahrung wurden jeweils 2 ml der Lösungen in Glasampullen eingeschmolzen und anschließend fraktioniert sterilisiert. Die Glucose-Lösungen wurden geeicht, indem 25 bzw. 50 μ l der Lösung in ein Zählschälchen getropft wurde, das dann nach Verdunsten des Wassers in der üblichen Weise ausgewertet wurde. Vergleichsauswertungen mit einem Szintillationszähler ergaben, daß man auf diese Weise zu übereinstimmenden Ergebnissen kommt. Tropft man dagegen die Glucose-Lösung auf Membranfilter, die in die Schälchen eingeklebt sind, so ergeben sich Werte, die etwa bei 40% des Wertes der ersten Methode liegen. Das führt dann zu etwa 2,5fach erhöhten Werten für die Aufnahmegeschwindigkeiten. Die Eichwerte der Acetat-Lösungen wurden durch Vergleich mit einer bereits geeichten Glucose-Lösung im Szintillationszähler ermittelt (Szintillationslösung: 120 g Naphtalin und 5,5 g Perablend III in 1 l Dioxan).

5. Methodische Voruntersuchungen

a) Prüfung der Substrate auf ihre Aufnahmekinetik

Zunächst wurde geprüft, ob die Aufnahme von Glucose und Acetat in Rohrwiesenbach und Breitenbach auch tatsächlich der MICHAELIS-MENTEN-Kinetik ent-

spricht. Obwohl die ersten Versuche mit 4 verschiedenen Konzentrationen dies schon recht deutlich zeigten, wurden zur Sicherheit noch Versuche angesetzt, die einen größeren Konzentrationsbereich abdeckten. Diese Untersuchungen bestätigten, daß die Beziehung zwischen Aufnahmegeschwindigkeit und Substratkonzentration auch in diesen Gewässern der MICHAELIS-MENTEN-Beziehung folgt (vgl. Abb. 2).

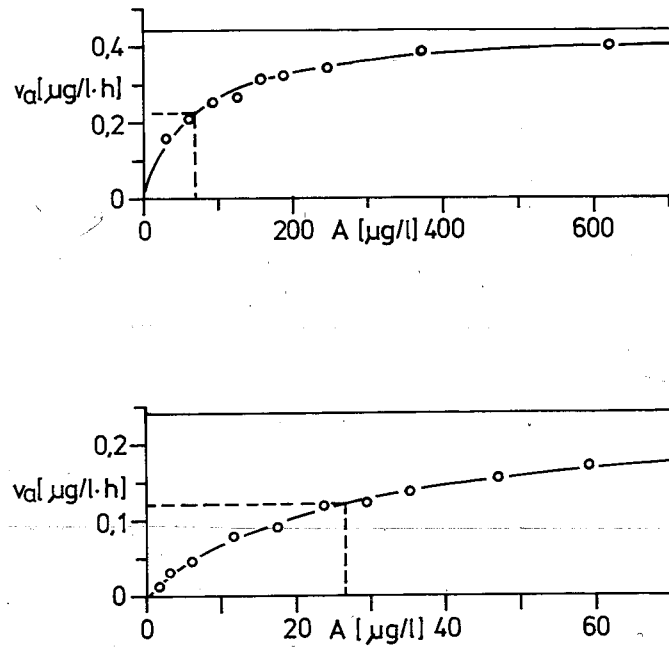


Abb. 2. Beziehung zwischen der Konzentration des addierten Substrates (A) und der Aufnahmegeschwindigkeit (v_a).

- a) (oben) Rwb I, 23. 2. 72, Glucose-Aufnahme ($V_{max} = 0,44 \mu\text{g Glucose} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, $K_t + S_n = 67,8 \mu\text{g Glucose} \cdot \text{l}^{-1}$).
- b) (unten) Rwb III, 8. 2. 72, Acetat-Aufnahme ($V_{max} = 0,24 \mu\text{g Acetat} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, $K_t + S_n = 26,5 \mu\text{g Acetat} \cdot \text{l}^{-1}$).

Fig. 2. Relationship between the concentration of added substrate (A) and the uptake velocity (v_a).

- a) (upper graph) Rwb I, 23. 2. 72, glucose uptake ($V_{max} = 0.44 \mu\text{g glucose} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, $K_t + S_n = 67.8 \mu\text{g glucose} \cdot \text{l}^{-1}$).
- b) (lower graph) Rwb III, 8. 2. 72, acetate uptake ($V_{max} = 0.24 \mu\text{g acetate} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, $K_t + S_n = 26.5 \mu\text{g acetate} \cdot \text{l}^{-1}$).

Später ergaben sich bei der Aufnahme von Acetat gelegentlich Abweichungen, die nicht alle erklärt werden können. In einigen Fällen, bei hohen Temperaturen und großen Biomassen mit daraus sich ergebenden hohen V_{max} -Werten, befanden sich die v -Werte bei den angewandten Konzentrationen im unteren, linearen Bereich der MICHAELIS-MENTEN-Kurve, so daß keine gesicherten Werte für die aufnahmekinetischen Parameter berechnet werden konnten. Auch im Winter, bei

Temperaturen nahe 0°C und sehr geringer Aufnahme, waren die Versuche gelegentlich nicht auswertbar. Es traten teilweise große Schwankungen zwischen den Werten der parallelen Ansätze mit gleichen Konzentrationen auf. Aber auch unter nicht extremen Bedingungen gab es Versuche, die sich nicht auswerten ließen. Gegen die Vermutung, daß es sich in diesen Fällen in der Regel um Populationen handelt, deren Acetat-Aufnahme nicht mit der MICHAELIS-MENTEN-Gleichung beschrieben werden kann, spricht, daß oft nur eine der beiden parallel untersuchten Serien (Standorttemperatur und Standardtemperatur) nicht auswertbar war. Es muß also offen bleiben, ob methodische Gründe für die gelegentlich nicht der MICHAELIS-MENTEN-Gleichung folgende Acetat-Aufnahme verantwortlich sind, oder ob dahinter in den Bakterienpopulationen begründete Ursachen stehen.

b) Vorfiltration

Nicht bewährt hat sich die Vorfiltration durch Membranfilter von $8 \mu\text{m}$ Porenweite, wie sie DÜSING (1973) vornahm. Die V_{max} -Werte sanken nach Vorfiltration oft um 90% und mehr, verglichen mit Meßdaten unfiltrierter Proben. Das weist zunächst darauf hin, daß der wesentliche Teil der aktiven Bakterien auf dem Filter zurückgehalten wird, was mit den mikroskopischen Beobachtungen übereinstimmt, die ergeben haben, daß in der Regel die wesentliche Menge der Bakterien auf Detrituspartikeln sitzt (MARXSEN 1980 b). Darüber hinaus können diese Detrituspartikel jedoch auch als Sekundärfilter mit während der Filtration abnehmender, nicht kontrollierbarer Porenweite wirken, so daß auch zahlreiche freie Bakterien zurückgehalten werden. Allein dadurch ist diese Methode in diesem Fall zur Differenzierung von freien und mit Detrituspartikeln assoziierten Bakterien ungeeignet. Des weiteren folgt die Substrataufnahme nach Vorfiltration besonders oft nicht der MICHAELIS-MENTEN-Beziehung, was eine Schädigung der Bakterien durch die Filtration befürchten läßt. Aus diesen Gründen wurden alle späteren Serienuntersuchungen mit unfiltrierten Proben vorgenommen.

c) Wirkung der Versuchsdauer

Die bisher vorliegenden Untersuchungen zur Abhängigkeit der Aufnahme von der Versuchsdauer geben kein einheitliches Bild. WRIGHT & HOBBIE (1965) untersuchten die Glucose- und Acetat-Aufnahme über 10 Stunden bei 3°C . Sie erhielten für Glucose einen V_{max} -Anstieg von $0,018 \mu\text{g/l} \cdot \text{h}$ nach 2,5 Stunden auf $0,026 \mu\text{g/l} \cdot \text{h}$ nach 10 Stunden und für $K_t + S_n$ von $6 \mu\text{g/l}$ auf $19 \mu\text{g/l}$, dagegen bei Acetat einen leichten Abfall für V_{max} von $0,11 \mu\text{g/l} \cdot \text{h}$ auf $0,095 \mu\text{g/l} \cdot \text{h}$, während $K_t + S_n$ konstant blieb. Bei Konzentrationen, bei denen noch keine Diffusion vorlag, erhielten sie eine gleichbleibende Aufnahmegeschwindigkeit von Glucose, bei Acetat gab es nach längerer Inkubation einen leichten Abfall.

HOBBIE & CRAWFORD (1969) beobachteten für Asparaginsäure bei 24°C eine Verdoppelung von V_{max} von 0,25 Stunden Inkubationsdauer bis 4 Stunden mit gleichzeitiger Verdreifachung von $K_t + S_n$.

ALBRIGHT & WENTWORTH (1973) erhielten mit Flußwasser bei einer zugegebenen Konzentration von $16 \mu\text{g Glucose/l}$ bei 5°C lineare Aufnahme im Untersuchungszeitraum von 90 min.

DÜSING (1973) fand bei Reinkulturen bei $60 \mu\text{g Glucose/l}$ und $8,5^\circ\text{C}$ etwa bis 90 min linearen Anstieg der Aufnahme, anschließend folgte ein langsamer Abfall.

In dieser Untersuchung wurde die Glucose-Aufnahme in Abhängigkeit von der Versuchsdauer an mehreren Entnahmestellen überprüft. Acetat wurde nicht näher untersucht,

da die Versuchsdauer nur zwischen 1 und 2 Stunden variiert zu werden brauchte. Im Rohrwiesenbach wurde an 2 Entnahmestellen bei einer Konzentration von 120 µg Glucose/l und bei 2,0°C die Aufnahme bei 1 bis 8 Stunden Versuchsdauer gemessen (Tab. 2). Nach 2 Stunden betrug die Aufnahme (jeweils µg Glucose/h) 85% bzw. 93% der nach 1 Stunde, nach 6 Stunden 78% bzw. 70%.

Ähnliche Ergebnisse ergaben sich bei einer vollständigen Untersuchung der kinetischen Parameter (Tab. 3). Auch hier gab es nach 6 h eine Aktivitätsabnahme von ca. 25% gegenüber dem 1h-Versuch, anschließend allerdings wieder einen leichten Anstieg. Das Verhalten von $K_t + S_n$ und T_t ist nicht ohne weiteres interpretierbar, eine steigende Tendenz von T_t mit der Inkubationsdauer scheint vorhanden zu sein.

Tab. 2. Abhängigkeit der Glucose-Aufnahme von der Versuchsdauer (11. 3. 74, 2,0°C, 120 µg Glucose/l). Angegeben ist jeweils die Glucose-Aufnahme pro Stunde, in % der Aufnahme des 1h-Versuches.

Versuchsdauer (h)	1	2	3	4	5	6	8
Rwb II	100%	93%	75%	74%	81%	70%	66%
Rwb III	100%	85%	82%	81%	81%	78%	73%

Tab. 3. Änderung der aufnahmekinetischen Parameter mit der Versuchsdauer (16. 10. 72, Btb II, 2,5°C, Glucose).

Versuchsdauer (h)	V_{max}		$K_t + S_n$ (µg/l)	T_t (h)	T_t in % des 1h-Wertes
	(µg/l·h)	in % des 1h-Wertes			
1	0,25	100%	26	106	100%
2	0,22	88%	38	174	167%
4	0,20	80%	25	123	116%
6	0,19	76%	34	179	169%
8	0,21	84%	37	173	163%

Eine Korrektur der ermittelten kinetischen Parameter wurde nicht vorgenommen. Eine Erhöhung von V_{max} bzw. Verminderung von T_t hätte die Unterschiede zwischen den Ergebnissen bei den niedrigen Temperaturen, bei denen während der 6h-Versuche gearbeitet wurde, und denen bei 1h bzw. 2h gemessenen nicht wesentlich verändert. Die Korrekturen wären im allgemeinen auch deutlich innerhalb des Fehlerbereiches geblieben, der bei geringen Aufnahmen relativ groß ist. Im übrigen scheint bei den von Autor zu Autor sehr unterschiedlichen Ergebnissen über die Abhängigkeit der Aufnahme verschiedener gelöster organischer Substanzen von der Versuchsdauer eine gewisse Vorsicht bei der Verwendung von Korrekturfaktoren durchaus angebracht.

d) Substratbestimmung nach der Verdünnungsmethode

Grundsätzliches zur Methodik der Substratbestimmung durch Verdünnung wurde bereits gesagt (II.2). DÜSING (1973) fand mit dieser Methode in der abwasserbelasteten Fulda und einem weniger verunreinigten Nebenfluß, der Lüder, Glucose-Konzentrationen im Bereich von 4 bis 600 µg/l.

Die Ermittlung von $K_t + S_n$, wodurch ja nur Rückschlüsse auf einen Maximalwert der natürlichen Substratkonzentration möglich sind, ergab für Breitenbach und Rohrwiesenbach Werte im allgemeinen weit unter 100 µg/l. Die Verdünnungsmethode zur Substratbestimmung, die am Anfang der Untersuchungen getestet wurde, ergab keine befriedigenden Resultate und wurde daher später nicht mehr angewendet. Es treten durch die Verdünnung offenbar oft nicht kontrollierbare Einflüsse auf die Populationen auf. Wo das nicht der Fall zu sein scheint, ist die statistische Sicherheit bei der Berechnung von S_n bzw. K_t bei den geringen Aufnahmen in Rohrwiesenbach und Breitenbach im Vergleich zur Fulda meistens nicht ausreichend, um gesicherte Aussagen über die Größe von K_t und S_n machen zu können.

Versuche, die enzymatische Bestimmungsmethode nach RUCHTI & KUNKLER (1966), wie OVERBECK (1971) im Plußsee, anzuwenden, waren erfolglos.

Tab. 4. Versuche zur Substratbestimmung nach der Verdünnungsmethode (jeweils Glucose, 15,0°C, 1h).

		V_{max} (µg/ l·h)	V_{max} verd. (µg/ l·h)	$K_t + S_n$ (µg/l)	$K_t + \frac{S_n}{2}$ (µg/l)	K_t (µg/l)	S_n (µg/l)	v_n (µg/ l·h)	T_t norm. (h)	T_t verd. (h)
1. 11. 71	Btb II	0,54	0,22	23,4	14,3	5,2	18,2	0,42	43,1	64,3
2. 11. 71	Rwb III	2,51	1,32	39,0	31,1	23,2	15,8	1,02	15,5	23,6
4. 11. 71	Kalkbach	1,81	1,44	30,9	105	—	—	—	17,1	73,5

6. Grenzen der Methode, Fehlerdiskussion

Jede Methode zur Untersuchung von Mikroorganismen, die eine Probe der Population aus dem Gewässer entnimmt und sie ins Labor bringt, bewirkt damit eine Änderung der natürlichen Umgebung der Mikroorganismen. Bakterien können auf derartige Veränderungen ihrer Umgebung sehr empfindlich reagieren (OVERBECK 1972, 1973). Von daher sind Ergebnisse aus Versuchen über die Reaktion von Bakterien, die im Labor durchgeführt wurden bzw. in abgeschlossenen Gefäßen im Gewässer, mit Vorsicht zu interpretieren, um so vorsichtiger, je länger die Untersuchung nach der Entnahme dauerte. Die Gründe dieses „Flascheneffektes“ und seine Folgen, die sehr verschieden sein können, sollen hier nicht diskutiert werden. Bei den hier durchgeführten Untersuchungen mit Inkubationszeiten von je nach Temperatur in der Regel 1—2 Stunden bei Verarbeitung der entnommenen Proben kurz nach ihrer Entnahme dürften diese Flascheneffekte relativ gering sein. Bei längeren Inkubationszeiten wurde ein deutlicher Aktivitätsabfall der Populationen beobachtet, der nach 6 Stunden ca. 25% betrug.

Neben diesen grundsätzlichen Schwierigkeiten bei der Untersuchung von Bakterienpopulationen gibt es Begrenzungen, die in der Methode der Aufnahmekinetik liegen. Ist die natürliche Substratkonzentration nicht bekannt — wie in der vorliegenden Untersuchung und fast allen anderen bisher veröffentlichten —, so ist auch keine Aussage über die wirkliche Aufnahmegeschwindigkeit des Substrats

möglich. Was man neben der Umsatzzeit (T_t) erhält, ist nur ein Aufnahmepotential, die maximale Aufnahmegeschwindigkeit (V_{\max}). Der Ausdruck $K_t + S_n$ gibt jeweils nur einen Maximalwert für K_t und S_n , den diese beiden Parameter mit Sicherheit nicht überschreiten. Über das Verhältnis dieser beiden Werte zueinander ist keine Aussage möglich. So lassen sich auch Veränderungen der Affinitäten der Bakterienpopulationen zu den gegebenen Substraten, ausgedrückt durch K_t , nicht näher untersuchen.

Glucose und Acetat gehören zwar zu den gelösten organischen Substanzen, die in den bisher vorliegenden Untersuchungen die größten Aufnahmepotentiale und die kürzesten Umsatzzeiten aufwiesen (WETZEL 1967, 1968; ALLEN 1971, 1973; CRAWFORD et al. 1974; HAMILTON & PRESLAN 1970; ROBINSON et al. 1973; SEKI et al. 1972, 1974); ob das aber auch in den hier untersuchten Gewässern der Fall ist, konnte nicht nachgeprüft werden. Eine gesicherte Aussage über die Rolle der verschiedenen gelösten organischen Stoffe ist erst dann möglich, wenn ihr quantitatives Vorkommen untersucht ist und auch die Aufnahme nicht nur von Glucose und Acetat bekannt ist.

Die Aufnahme von Glucose und Acetat gibt natürlich nicht die Aktivität der Gesamtpopulation wieder, sondern gemessen wird nur das Aufnahmepotential einer Fraktion dieser Population, nämlich das der Organismen, die Glucose bzw. Acetat in den angebotenen Konzentrationen unter den vorhandenen Bedingungen verwerten. Dabei ist es wahrscheinlich, wenn man gut gesicherte Parameter ermittelt, daß die Aufnahme entweder vorwiegend durch eine Art erfolgt oder durch mehrere Arten mit ähnlichen K_t -Werten (STRICKLAND 1971; WILLIAMS 1973).

Die Diffusion der Substrate in Algenzellen, wie sie u. a. WRIGHT & HOBBI (1965a, b, 1966) beobachteten, spielte bei diesen Untersuchungen keine Rolle. Algen waren in den Proben nur sehr wenige vorhanden. Fast immer ergaben sich normale Sättigungskurven.

Wesentlicher Nachteil der Methode, wie sie hier angewendet wurde, ist die fehlende Berücksichtigung der Veratmung der aufgenommenen Substrate. Bei den wenigen bisher vorliegenden Langzeituntersuchungen an einem Ökosystem zeigte sich für Glucose jeweils eine relativ konstante Respirationsrate mit Unterschieden zwischen den verschiedenen Biotopen (s. Tab. 1). FRANCISCO (1971) fand in der Oberflächenschicht eines Stausees Schwankungen von 20 bis 40% mit einem Mittelwert etwa bei 30%, CRAWFORD et al. (1974) erhielten in einem Ästuarsystem 8—17% Veratmung von aufgenommener Glucose. Diese Ergebnisse bestätigt DÜSING (1973), der an Reinkulturen 12—17%, bei seinen Feldversuchen 15—23% Veratmung ermittelte. Die Respiration von Acetat bestimmte über einen längeren Zeitraum nur FRANCISCO (1971), der dabei größere Schwankungen als bei Glucose erhielt, nämlich in 0,5 m Tiefe 21—58% bei einem Mittelwert bei 43%. CRAWFORD et al. (1974) haben die Veratmung von Aminosäuren gemessen. Dabei stellten sie für verschiedene Aminosäuren recht unterschiedliche Respirationsraten fest, bei Betrachtung jeweils einer Aminosäure war diese Rate über ein Jahr jedoch in den

meisten Fällen recht konstant. Die aus technischen Gründen in dieser Untersuchung erfolgte Vernachlässigung der Veratmung führt also mit Sicherheit zu einer Unterschätzung von V_{\max} und zu einer Überschätzung von T_t , während $K_t + S_n$ unbeeinflusst geblieben sein sollte. Wenn man bei Glucose mit einer gewissen Sicherheit von einer relativ gleichbleibenden Respirationsrate ausgehen kann, so bedeutet V_{\max} damit ein relatives Aufnahmepotential. Ebenso ist auch T_t als relativer Wert anzusehen, der in Wirklichkeit kleiner ist. Für Acetat ist eine relativ konstante Respirationsrate weniger gesichert, dennoch wird trotz Bedenken vorläufig davon ausgegangen.

Neben dieses im methodischen Ansatz liegenden Fehlers müssen noch einige weitere Fehlerquellen erwähnt werden. So konnte die im Bach ständig auftretende Verwirbelung des Wassers mit darin befindlichen Organismen durch die Laborschüttelmaschinen nur unvollkommen ersetzt werden. Ob dieser Unterschied die Ergebnisse beeinflusste, kann nicht beurteilt werden. Mit Sicherheit wurde aber die Entwicklung nährstoffarmer Bereiche um die Organismen vermieden. — Ein Verlust an aufgenommenem Substrat nach Zugabe von Lugols Lösung wird gelegentlich befürchtet, aber meist verneint (WRIGHT & HOBBI 1966).

Eine möglicherweise vorhandene, etwas geringere Aufnahme von ^{14}C gegenüber ^{12}C wird bei der Berechnung vernachlässigt (vgl. WRIGHT & HOBBI 1965a, b, 1966).

III. Ergebnisse

1. Glucose-Aufnahme

Die Parameter, die bei der Untersuchung der Aufnahme von Glucose durch Bakterienpopulationen der fließenden Welle in Rohrwiesenbach und Breitenbach ermittelt wurden, zeigen deutliche jahreszeitliche Schwankungen. Die Werte des Aufnahmepotentials (V_{\max}) haben ihr Maximum im Sommer, die Winterwerte liegen trotz einiger Schwankungen deutlich unter den Sommerwerten (Abb. 3, 4). Das gilt für die Untersuchungen bei Standorttemperatur. Die Meßwerte bei der Standardtemperatur von 10,0°C zeigen auch diese Tendenzen, wenn auch weniger ausgeprägt. Die entgegengesetzten Tendenzen (Sommerminima, Wintermaxima) sind bei der Umsatzzeit („turnover time“, T_t) zu finden, die auch hier bei der Standorttemperatur deutlicher als bei der Standardtemperatur (10,0°C) ausfallen (Abb. 5, 6).

Galten die bisher erwähnten Tendenzen im Prinzip für alle Untersuchungsstellen in gleicher Weise, so sind für die Summe aus der Konstanten, die die Affinität der Population zum Substrat angibt, und der natürlichen Substratkonzentration ($K_t + S_n$) Unterschiede zu beobachten (Abb. 7, 8). Bei Rwb III gibt es nur geringe jahreszeitliche Schwankungen, abgesehen von einem Maximum im Herbst. Bei Rwb II tritt ebenfalls ein herbstliches Maximum auf, darüber hinaus ist eine Tendenz zu einem winterlichen Minimum deutlich. Rwb I hat auch ein herbstliches

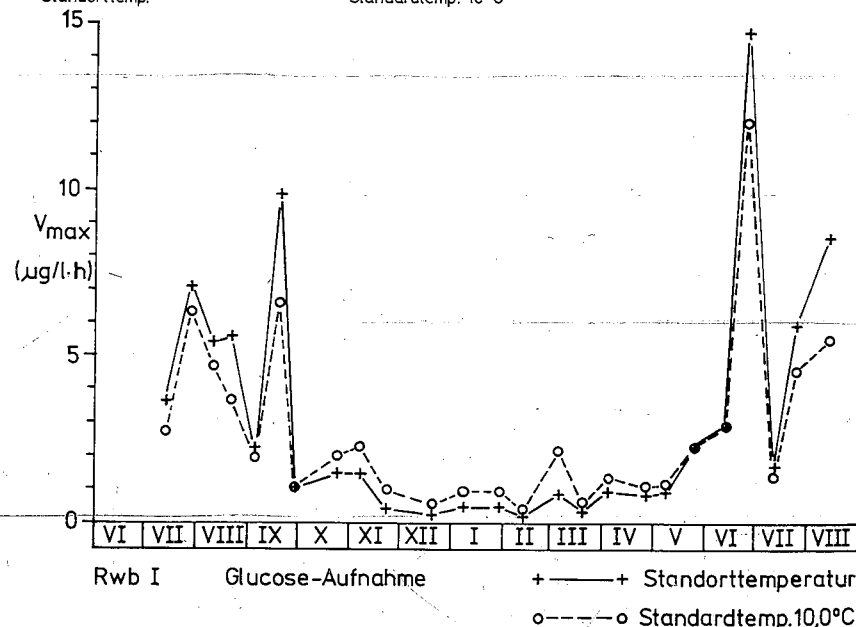
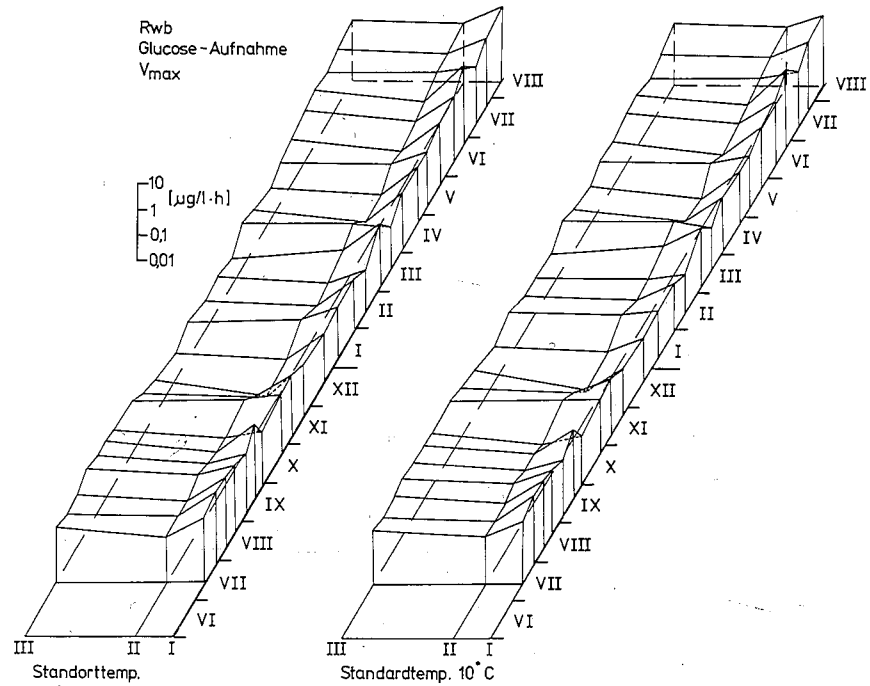


Abb. 3. Rohrwiesenschbach, Glucose-Aufnahme, V_{max} , Juli 1973—August 1974.
 a) Darstellung aller 3 Untersuchungsstellen. Die Zahlen an der Schmalseite geben die Untersuchungsstellen an, die an der breiten Seite die Monate.
 b) Untersuchungsstelle Rwb I.
 c) Untersuchungsstelle Rwb II.
 d) Untersuchungsstelle Rwb III.

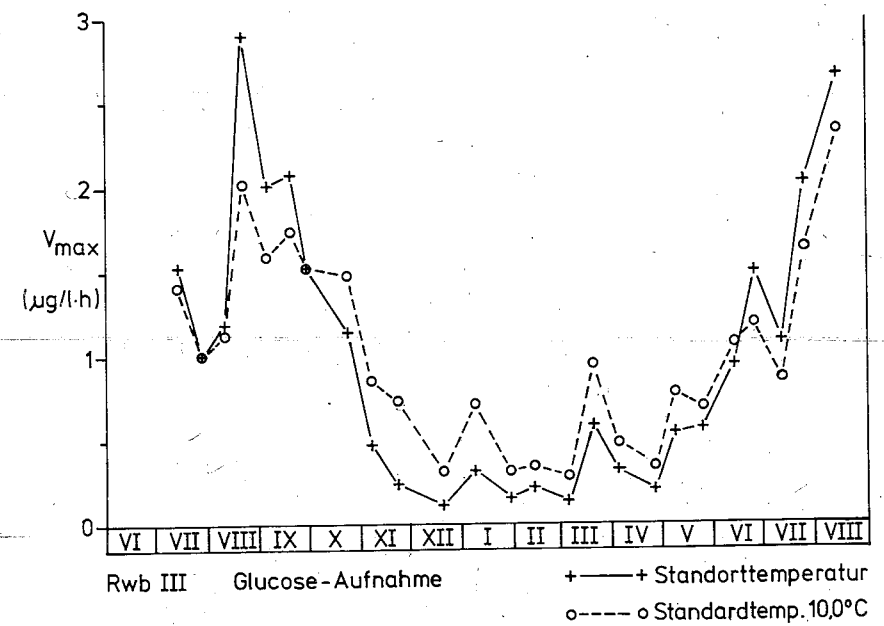
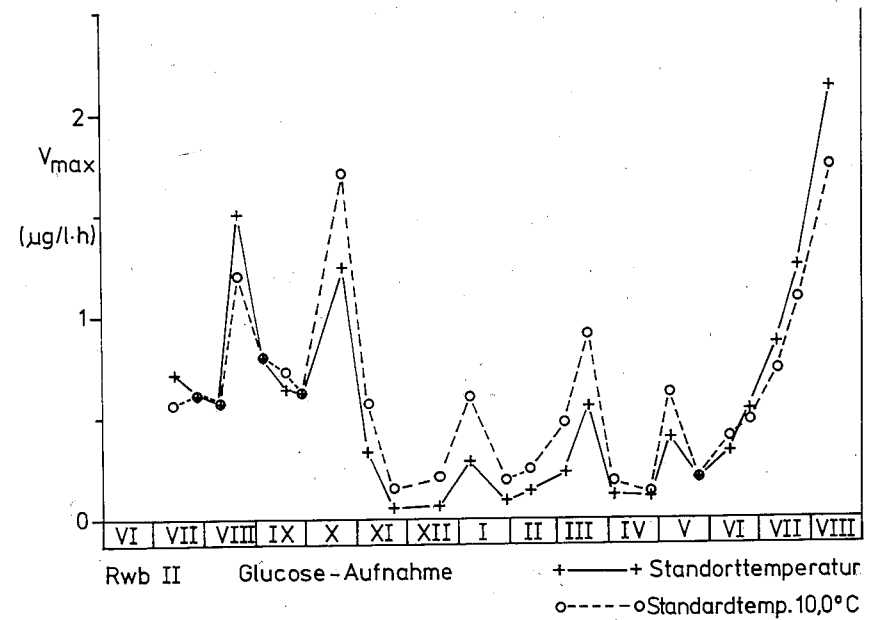


Fig. 3. Rohrwiesenschbach, glucose uptake, V_{max} , July 1973—August 1974.
 a) Diagram of the complete 3 sampling stations. The figures at the narrow sides indicate the sampling stations, the figures at the long sides the months.
 b) Sampling station Rwb I.
 c) Sampling station Rwb II.
 d) Sampling station Rwb III.

Maximum, aber bei weitem nicht so stark wie an den anderen beiden Entnahmestellen dieses Baches. Die jahreszeitliche Dynamik (Sommermaximum, Winterminimum) ist hier sehr ausgeprägt. Am Breitenbach gibt es bei Btb I ähnliche jahreszeitliche Schwankungen wie bei Rwb I. An den Entnahmestellen des Unterlaufes (Btb II, Btb III) übertreffen die Winterwerte teilweise die Sommerwerte, eindeutige Tendenzen sind aber nicht erkennbar.

Im Rohrwiesenbach treten die höchsten V_{max} -Werte bei Rwb I auf, die niedrigsten bei Rwb II. Am Breitenbach sind im Sommer die Werte bei Btb I am höchsten, im Winter sind sie hier am niedrigsten. Die Daten bei Btb III liegen meist etwas höher als die bei Btb II. Was T_t betrifft, so waren die Ergebnisse im Rohrwiesenbach bei Rwb II meist am höchsten, am niedrigsten in der Regel bei Rwb I. Am Breitenbach waren die Daten von Btb II und Btb III etwa gleich und lagen im Sommer meist etwas höher, im Winter meist niedriger als bei Btb I. Bei $K_t + S_n$ im Rohrwiesenbach waren die Maxima meist bei Rwb I, von Rwb II auf Rwb III war die Tendenz in der Regel leicht fallend. Am Breitenbach waren die Verhältnisse sehr unterschiedlich. Im Sommer waren die Werte von Btb I meist höher, im Winter meist niedriger als bei Btb II und Btb III.

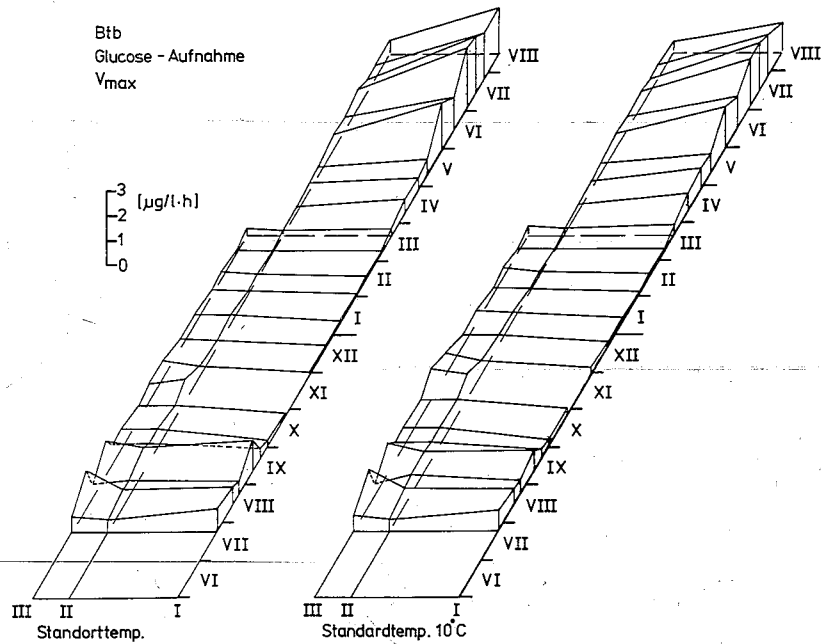


Abb. 4. Breitenbach, Glucose-Aufnahme, V_{max} , Juli 1973—August 1974; siehe auch Abb. 3a. Die Lücke bei Btb I (X.—XI. 1973) zeigt an, daß der Bach hier zu dieser Zeit ausgetrocknet war.

Fig. 4. Breitenbach, glucose uptake, V_{max} , July 1973—August 1974. See also Fig. 3a. The break at sampling station Btb I (X.—XI. 1973) shows that the stream-bed was dry at this time.

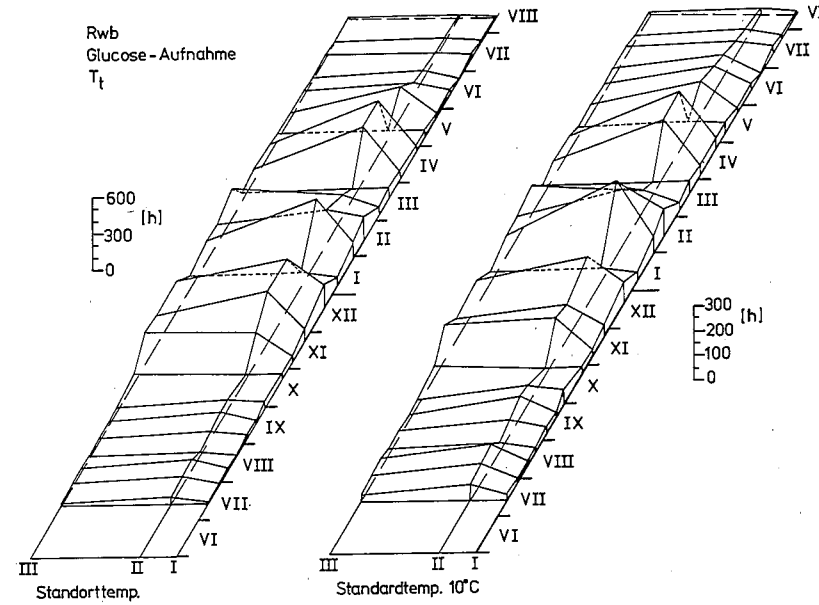


Abb. 5. Rohrwiesenbach, Glucose-Aufnahme, T_t , Juli 1973—August 1974; siehe auch Abb. 3a.

Fig. 5. Rohrwiesenbach, glucose uptake, T_t , July 1973—August 1974. See also Fig. 3a.

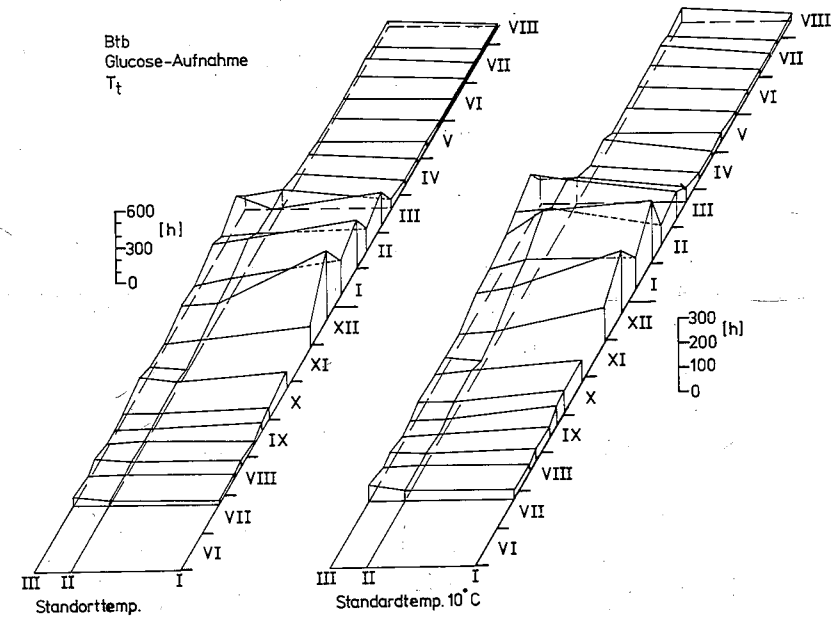


Abb. 6. Breitenbach, Glucose-Aufnahme, T_t , Juli 1973—August 1974; siehe auch Abb. 3a und 4.

Fig. 6. Breitenbach, glucose uptake, T_t , July 1973—August 1974. See also Figs. 3a and 4.

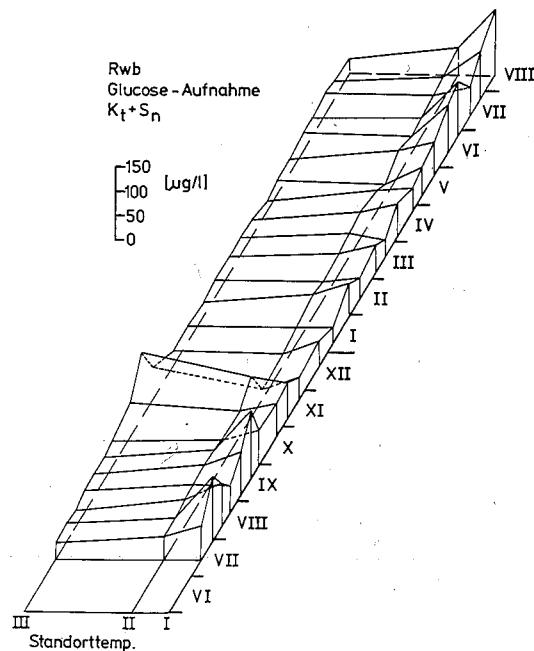


Abb. 7. Rohrwiesenbach, Glucose-Aufnahme, $K_t + S_n$, Juli 1973 — August 1974; siehe auch Abb. 3 a.

Fig. 7. Rohrwiesenbach, glucose uptake, $K_t + S_n$, July 1973 — August 1974. See also Fig. 3 a.

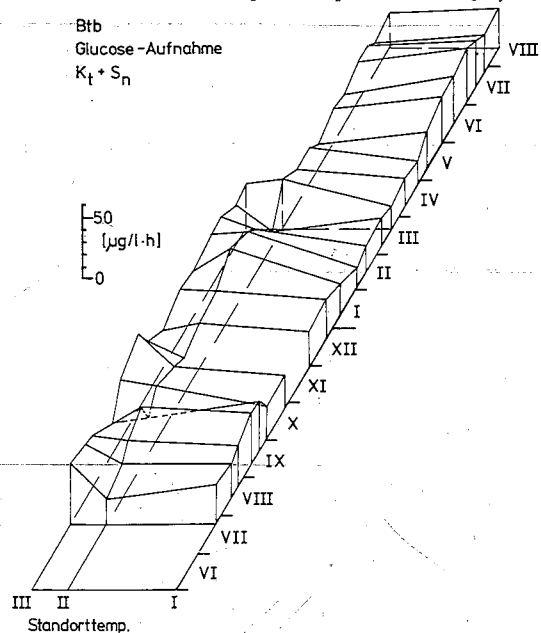


Abb. 8. Breitenbach, Glucose-Aufnahme, $K_t + S_n$, Juli 1973 — August 1974; siehe auch Abb. 3 a und 4.

Fig. 8. Breitenbach, glucose uptake, $K_t + S_n$, July 1973 — August 1974. See also Figs. 3 a and 4.

Tab. 5. Glucose-Aufnahme, Extremwerte. Es bedeuten: SOT = Standorttemperatur, 10° = Standardtemperatur $10,0^\circ\text{C}$.

	V_{\max} ($\mu\text{g/l} \cdot \text{h}$)		T_t (h)		$K_t + S_n$ ($\mu\text{g/l}$)
	SOT	10°	SOT	10°	
Rwb I	0,20—15,8	0,37—13,7	7,51—197	10,8—112	29,0—147
Rwb II	0,05—2,22	0,11—1,82	24,1—452	27,1—296	15,5—119
Rwb III	0,12—2,99	0,28—2,41	12,2—268	17,4—150	16,1—145
Btb I	0,04—2,48	0,09—2,06	14,3—464	16,5—258	12,6—50,6
Btb II	0,09—1,09	0,14—1,09	29,6—245	28,0—199	14,8—60,8
Btb III	0,13—1,47	0,18—1,47	17,8—244	16,6—168	20,0—69,8

Tab. 6a—f. Glucose-Aufnahme, signifikante Korrelationen.

Es bedeuten jeweils:

- B Bakterienkonzentration (vgl. MARXSEN 1980 b)
- COD/Mn COD, mit KMnO_4 bestimmt (vgl. MARXSEN 1980 a)
- T Temperatur (vgl. MARXSEN 1980 a)
- W Wasserführung (vgl. MARXSEN 1980 a)
- SOT Standorttemperatur
- 10° Standardtemperatur $10,0^\circ\text{C}$
- *** $P \leq 0,001$
- ** $0,01 \leq P < 0,001$
- * $0,05 \leq P < 0,01$

Tab. 6a. V_{\max} (Standorttemperatur).

Rwb I	T	0,67***
	B	0,89***
	T_t (SOT)	-0,60**
Rwb II	T	0,72***
	B	0,57**
	T_t (SOT)	-0,69***
Rwb III	T	0,88***
	B	0,66***
	T_t (SOT)	-0,70***
Btb I	T	0,74***
	B	0,67***
	T_t (SOT)	-0,62**
Btb II	W	-0,69***
	T	0,71***
	B	0,60**
	T_t (SOT)	-0,77***
Btb III	W	-0,57*
	T	0,72**
	B	0,64*
	T_t (SOT)	-0,79***

Tab. 6b. V_{\max} (Standardtemperatur $10,0^\circ\text{C}$).

Rwb I	T	0,59**
	B	0,93***
	T_t (10°C)	-0,67***
Rwb II	T	0,52**
	B	0,74***
	T_t (10°C)	-0,74***
Rwb III	T	0,80***
	B	0,69***
	T_t (10°C)	-0,71***
Btb I	T	0,65**
	B	0,70***
	T_t (10°C)	-0,71***
Btb II	W	-0,74***
	B	0,51*
	T_t (10°C)	-0,74***
Btb III	W	-0,58*
	B	0,57*
	T_t (10°C)	-0,76**

Tab. 6c. T_t (Standorttemperatur).

Rwb I	T	-0,75***
	B	-0,57**
Rwb II	T	-0,71***
	B	-0,52**
Rwb III	T	-0,80***
	B	-0,62**
Btb I	T	-0,78***
	B	-0,62**
Btb II	W	0,63**
	T	-0,66***
	B	-0,68***
Btb III	T	-0,65**
	B	-0,87***

Tab. 6e. $K_t + S_n$ (Standorttemperatur).

Rwb I	W	-0,44*
	T	0,64***
	B	0,70***
	COD/Mn	-0,53**
Rwb II	T	0,50*
Rwb III	COD/Mn	0,47*
Btb I	T	0,65***

Tab. 6d. T_t (Standardtemperatur 10,0°C).

Rwb I	T	-0,63***
	B	-0,66***
Rwb II	T	-0,57**
	B	-0,56**
Rwb III	T	-0,74***
	B	-0,63**
Btb I	T	-0,73***
	B	-0,65**
Btb II	W	0,56**
	T	-0,61**
	B	-0,68***
Btb III	W	0,72**
	T	-0,57*
	B	-0,69**

Tab. 6f. $K_t + S_n$ (Standardtemperatur 10,0°C).

Rwb I	W	-0,46*
	T	0,57**
	B	0,71***
	COD/Mn	-0,57**
Btb I	W	-0,45*
Btb II	COD/Mn	0,69***
	T	-0,52*

2. Acetat-Aufnahme

Auch bei der Acetat-Aufnahme ist bei V_{\max} an allen Untersuchungsstellen eine deutliche Tendenz zu höheren Werten im Sommer und niedrigen im Winter zu beobachten (Abb. 9, 10). Bei den Werten von T_t ist es umgekehrt (Wintermaximum, Sommerminimum) (Abb. 11, 12). Diese Tendenzen sind bei den Untersuchungen bei Standorttemperatur stärker ausgeprägt als bei denen bei der Standardtemperatur von 10°C. Bei $K_t + S_n$ (Abb. 13, 14) sind an den oberen beiden Entnahmestellen des Rohrwiesenbaches die Sommerwerte höher als die im Winter. An allen anderen Untersuchungsstellen konnten keine eindeutigen Tendenzen beobachtet werden.

Am Rohrwiesenbach sind die V_{\max} -Werte in der Regel bei Rwb I am höchsten, bei Rwb II am niedrigsten. Am Breitenbach sind die Werte des Unterlaufes an beiden Entnahmestellen (Btb II, Btb III) meist etwa gleich groß. Die Werte des

Oberlaufes (Btb I) sind im Sommer höher, im Winter niedriger als die des Unterlaufes. Bei T_t sind die Verhältnisse erwartungsgemäß genau umgekehrt wie bei V_{\max} . Die höchsten Werte des Rohrwiesenbaches treten meist bei Rwb II auf, die niedrigsten bei Rwb I. Die Werte von Btb I sind meist niedriger als die von Btb II; die von Btb III sind im Sommer meist höher, im Winter geringer als die von Btb II. Bei $K_t + S_n$ gibt es am Rohrwiesenbach keine eindeutigen Tendenzen der Verhältnisse zwischen den 3 Untersuchungsstellen. Am Breitenbach liegen die Werte bei Btb I meist unter denen bei Btb II und Btb III, die in der Regel etwa gleich hoch sind.

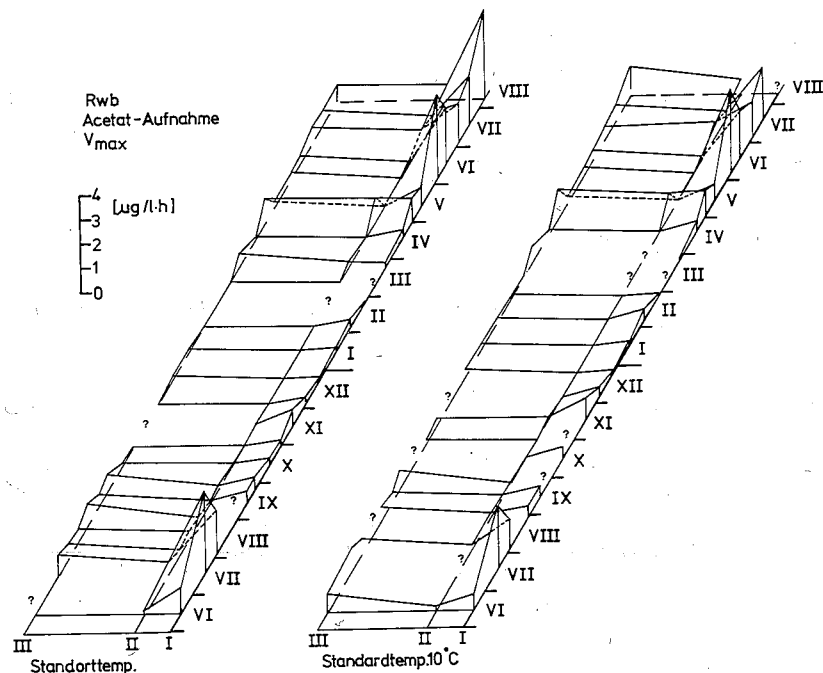


Abb. 9. Rohrwiesenbach, Acetat-Aufnahme, V_{\max} , Juni 1973 — August 1974. Die Fragezeichen (?) bezeichnen nicht auswertbare Versuche. Die Lücke bei Rwb I (VIII, 1973) zeigt an, daß der Bach hier ausgetrocknet war; siehe auch Abb. 3a.

Fig. 9. Rohrwiesenbach, acetate uptake, V_{\max} , June 1973 — August 1974. The question marks (?) indicate experiments which could not be evaluated. The break at sampling station Rwb I (VIII, 1973) shows that the stream bed was dry during this time. See also Fig. 3a.

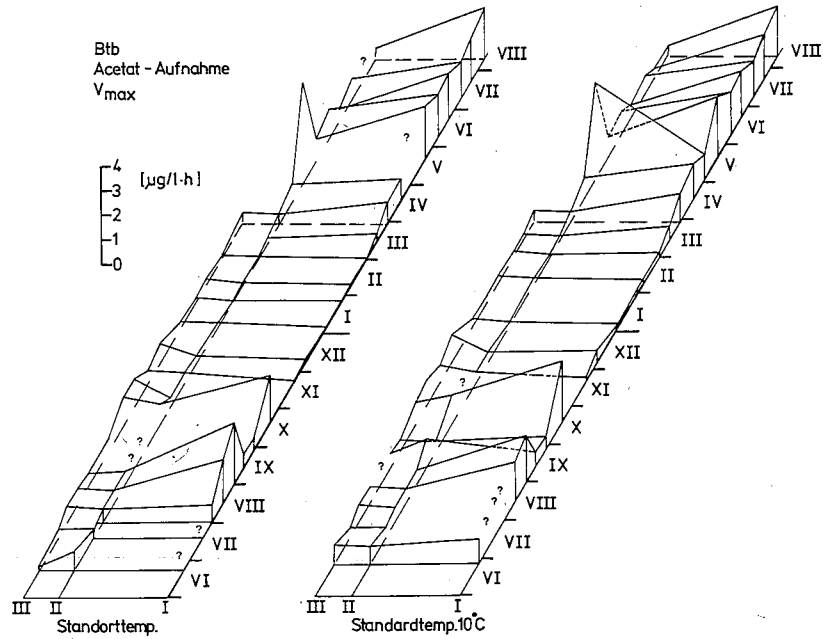


Abb. 10. Breitenbach, Acetat-Aufnahme, V_{max} , Juni 1973 — August 1974; siehe auch Abb. 3a, 4, 9.

Fig. 10. Breitenbach, acetate uptake, V_{max} , June 1973 — August 1974. See also Figs. 3a, 4, 9.

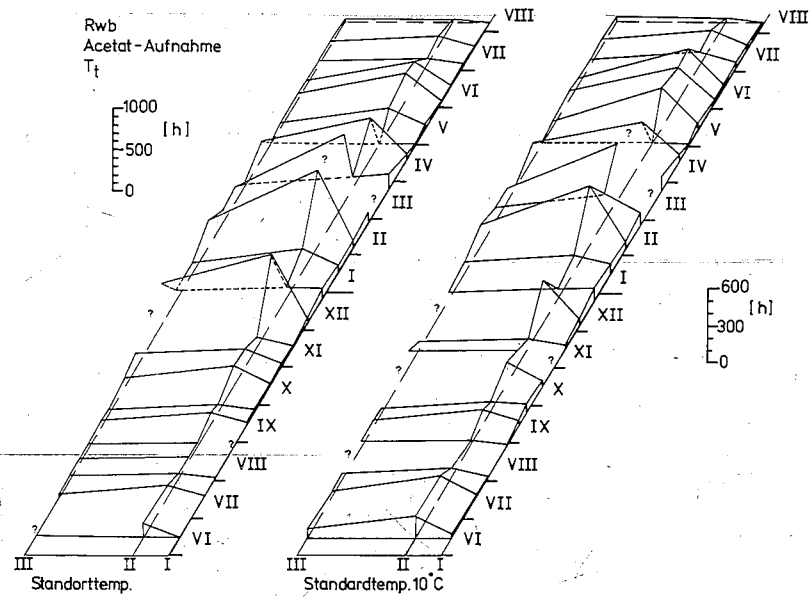


Abb. 11. Rohrwiesenbach, Acetat-Aufnahme, T_t , Juni 1973 — August 1974; siehe auch Abb. 3a und 9.

Fig. 11. Rohrwiesenbach, acetate uptake, T_t , June 1973 — August 1974. See also Figs. 3a and 9.

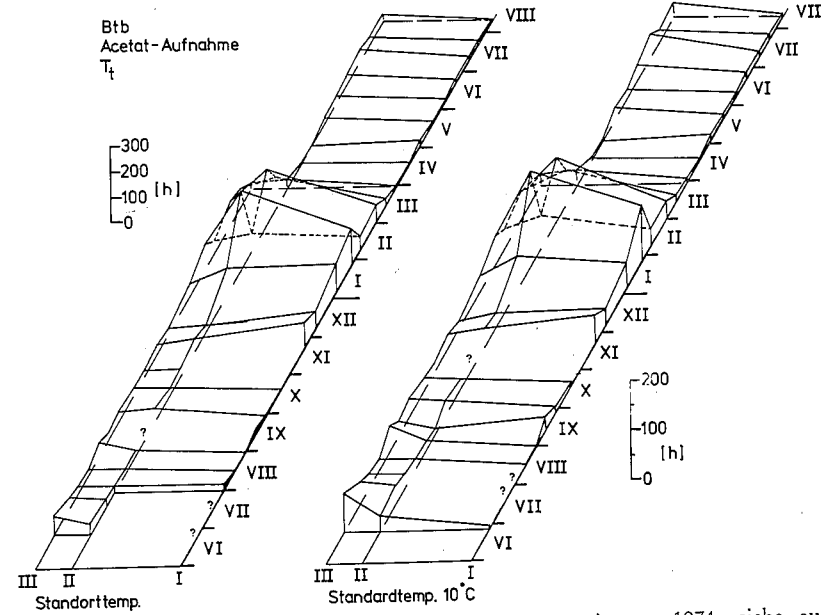


Abb. 12. Breitenbach, Acetat-Aufnahme, T_t , Juni 1973 — August 1974; siehe auch Abb. 3a, 4, 9.

Fig. 12. Breitenbach, acetate uptake, T_t , June 1973 — August 1974. See also Figs. 3a, 4, 9.

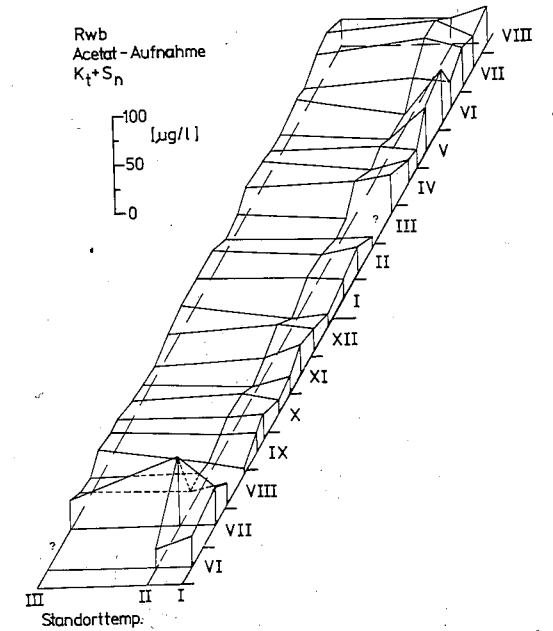


Abb. 13. Rohrwiesenbach, Acetat-Aufnahme, $K_t + S_n$, Juni 1973 — August 1974; siehe auch Abb. 3a und 9.

Fig. 13. Rohrwiesenbach, acetate uptake, $K_t + S_n$, June 1973 — August 1974. See also Figs. 3a and 9.

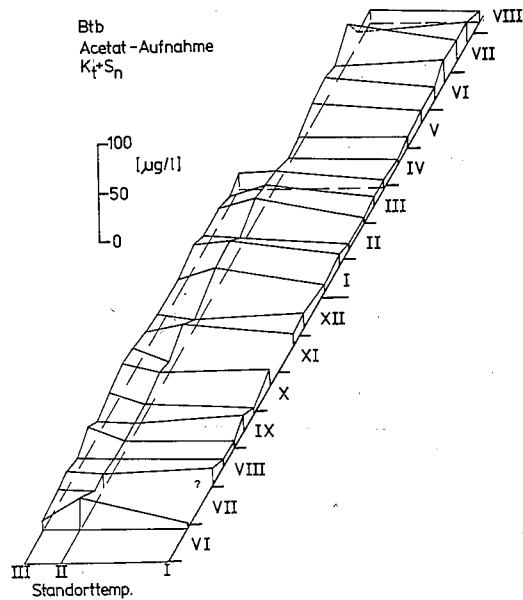


Abb. 14. Breitenbach, Acetat-Aufnahme, $K_t + S_n$, Juni 1973 — August 1974; siehe auch Abb. 3a, 4, 9.
 Fig. 14. Breitenbach, acetate uptake, $K_t + S_n$, June 1973 — August 1974. See also Figs. 3a, 4, 9.

Tab. 7. Acetat-Aufnahme, Extremwerte (vgl. Tab. 5).

	V_{max} ($\mu\text{g/l} \cdot \text{h}$)		T_t (h)		$K_t + S_n$ ($\mu\text{g/l}$)
	SOT	10°	SOT	10°	
Rwb I	0,08—3,74	0,14—3,44	10,2—196	10,8—109	7,62—55,1
Rwb II	0,01—1,07	0,04—1,02	21,4—951	20,8—514	6,71—70,0
Rwb III	0,04—1,07	0,11—1,26	19,7—501	18,3—187	12,2—62,0
Btb I	0,06—2,56	0,13—2,51	3,19—155	3,57—115	4,92—24,4
Btb II	0,12—4,07	0,15—3,98	3,11—224	3,21—127	5,60—33,8
Btb III	0,18—1,19	0,27—1,14	18,2—94,4	13,0—79,1	9,04—27,5

Tab. 8. Acetat-Aufnahme, signifikante Korrelationen. Zu den Abkürzungen vgl. Tab. 6.

Tab. 8a. V_{max} (Standorttemperatur).

Rwb I	T	0,73***
	B	0,82***
	T_t (SOT)	-0,63**
Rwb II	T	0,53**
	B	0,90***
	T_t (SOT)	-0,56**
Rwb III	T	0,74***
	B	0,86***
	T_t (SOT)	-0,68***
Btb I	T	0,79***
	T_t (SOT)	-0,73***
Btb III	W	-0,54*
	B	0,54*
	T_t (SOT)	-0,75***

Tab. 8b. V_{max} (Standardtemperatur 10,0°C).

Rwb I	T	0,58**
	B	0,76***
	T_t (10°C)	-0,67**
Rwb II	T	0,44*
	B	0,91***
	T_t (10°C)	-0,59**
Rwb III	T	0,49*
	B	0,70***
	T_t (10°C)	-0,60**
Btb I	T_t (10°C)	-0,69***
Btb II	T_t (10°C)	-0,48*
Btb III	B	0,67**

Tab. 8c. T_t (Standorttemperatur).

Rwb I	W	0,49*
	T	-0,77***
	B	-0,46*
Rwb II	T	-0,71***
	B	-0,52*
Rwb III	T	-0,77***
	B	-0,67***
Btb I	T	-0,67***
Btb II	T	-0,41*

Tab. 8d. T_t (Standardtemperatur 10,0°C).

Rwb I	W	0,57**
	T	-0,75***
	B	-0,56**
Rwb II	T	-0,52**
	B	-0,70***
Rwb III	T	-0,69***
	B	-0,69***
Btb I	T	-0,56**
Btb II	T	-0,41*

Tab. 8e. $K_t + S_n$ (Standorttemperatur).

Rwb I	T	0,50*
Rwb II	T	0,50*
Btb I	B	0,60**

IV. Diskussion

1. Abhängigkeit der bakteriellen Aktivität von der Temperatur

Um die Abhängigkeit der Aktivität der Bakterienpopulationen der fließenden Welle von der Temperatur zu ermitteln, muß von gleich großen Populationen

ausgegangen werden, um den Einfluß unterschiedlich großer Biomassen auszuschließen. Eine Möglichkeit zur Betrachtung gleich großer Biomassen besteht darin, eine Probe Bachwasser bei mehreren Temperaturen nebeneinander zu untersuchen. Daneben wurde von allen V_{\max} -Werten aus dem Jahreszyklus das spezifische Aufnahmepotential (V_{\max}/B) berechnet. Das ist das Aufnahmepotential von 10^9 Bakterien bzw. das Aufnahmepotential bei einer angenommenen Konzentration von 10^6 Bakterien/ml.

Die erste der erwähnten Methoden zur Untersuchung der Temperaturabhängigkeit der Aufnahme wurde mit 2 Serien der Entnahmestelle Btb II erprobt. Eine Abhängigkeit von $K_t + S_n$ von der Versuchstemperatur wurde, wie erwartet, nicht gefunden. V_{\max} wächst exponentiell (Abb. 15). Für Glucose wurde am 9.9.74 im Temperaturbereich von 4,0 bis 16,0°C für Q_{10} ein Wert von 2,08 ermittelt, für Acetat am 12.9.74 im Bereich von 4,0 bis 14,1°C der Wert $Q_{10} = 2,24$. T_t verhält sich umgekehrt wie V_{\max} (Abb. 15). Eine Temperaturerhöhung um 10,0° bewirkt eine Verminderung von T_t um den Faktor $0,485 = 1/2,06$ bei Glucose und $0,444 = 1/2,25$ bei Acetat. Damit ergeben sich jeweils unter Berücksichtigung der vorhandenen Meßgenauigkeiten gut übereinstimmende reziproke Faktoren für V_{\max} und T_t , wie es auch theoretisch zu erwarten ist.

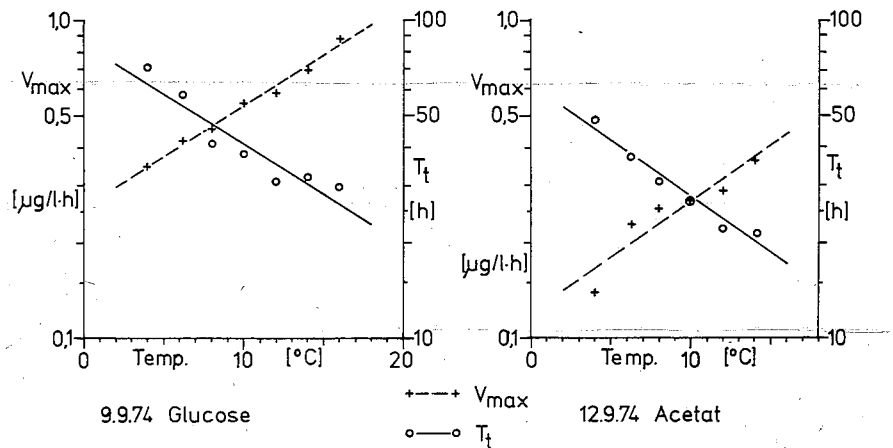


Abb. 15. Beziehung von V_{\max} und T_t zur Temperatur bei Untersuchungsstelle Btb II.
Fig. 15. Relationship of V_{\max} and T_t to temperature at sampling station Btb II.

Stellt man das spezifische Aufnahmepotential dar (Abb. 16—19), und betrachtet man die jahreszeitliche Dynamik dieses Parameters der Untersuchungen bei Standorttemperatur, so zeigt sich in allen Fällen eine deutliche Beziehung zur Temperatur. Die nähere Betrachtung stützt die Vermutung, daß es sich um die üblicherweise bei biologischen Reaktionen zu erwartende Temperaturabhängigkeit der Form $(V_{\max}/B) = a \cdot e^{bT}$ handelt (s. Tab. 9). Dabei zeigt es sich, daß bei fast

allen Entnahmestellen einige Werte nicht mit der sonst gut gesicherten Beziehung (Ausnahme: Acetat-Aufnahme bei Btb III) übereinstimmen. Diese Werte wurden bei der Berechnung der Kurven nicht berücksichtigt. Die Ursache für das aus dem Rahmen fallende Verhalten der Bakterienpopulationen an einigen Untersuchungstagen wird später diskutiert.

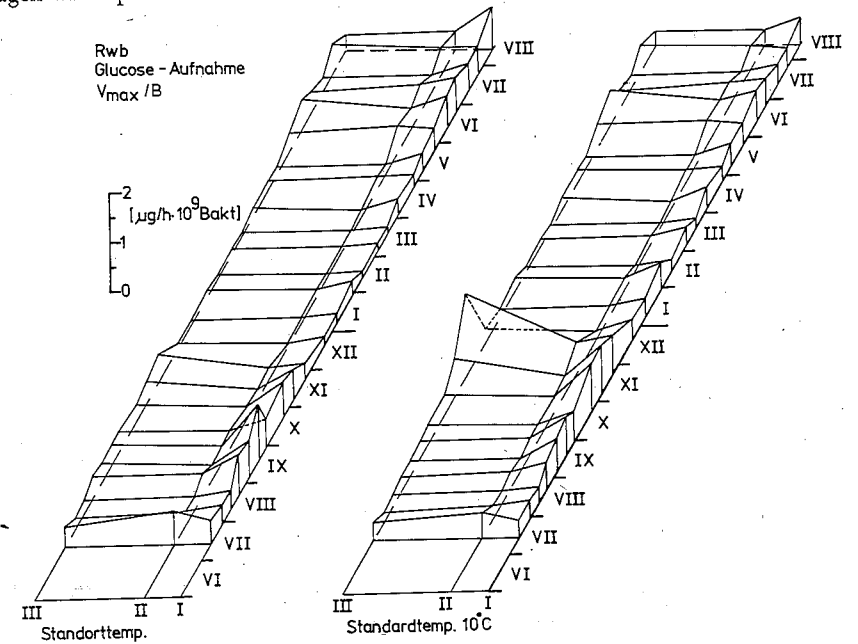


Abb. 16. Rohrwiesenbach, Glucose-Aufnahme, V_{\max}/B , Juli 1973 — August 1974; siehe auch Abb. 3 a.
Fig. 16. Rohrwiesenbach, glucose uptake, specific uptake potential (V_{\max}/B), July 1973 — August 1974. See also Fig. 3 a.

Es zeigt sich also, daß das Aufnahmepotential für Glucose und Acetat stark temperaturabhängig ist. Allerdings kann der Anstieg mit der Temperatur je nach Untersuchungsstelle und Substrat sehr verschieden sein. Die spezifischen Aufnahmepotentiale der Bakterienpopulationen an verschiedenen Entnahmestellen differieren für ein Substrat bei gleicher Temperatur erheblich (Tab. 11). Bei Glucose sind die Werte von Rwb II und Rwb III ähnlich. Die von Btb II und Btb III liegen deutlich höher, während Btb I und Rwb I etwa dazwischen liegen. Für Acetat sind die Tendenzen ähnlich. Die Werte von Btb I erreichen aber teilweise die von Btb II. Nimmt man an, daß eine autochthone Gewässerbakterienflora besser an niedrige Substratkonzentrationen angepaßt ist als eine aus dem Boden eingespülte, sprechen die höheren Werte des spezifischen Aufnahmepotentials im Breitenbach für einen größeren Anteil autochthoner Bakterien an der Population der fließenden Welle als im Rohrwiesenbach.

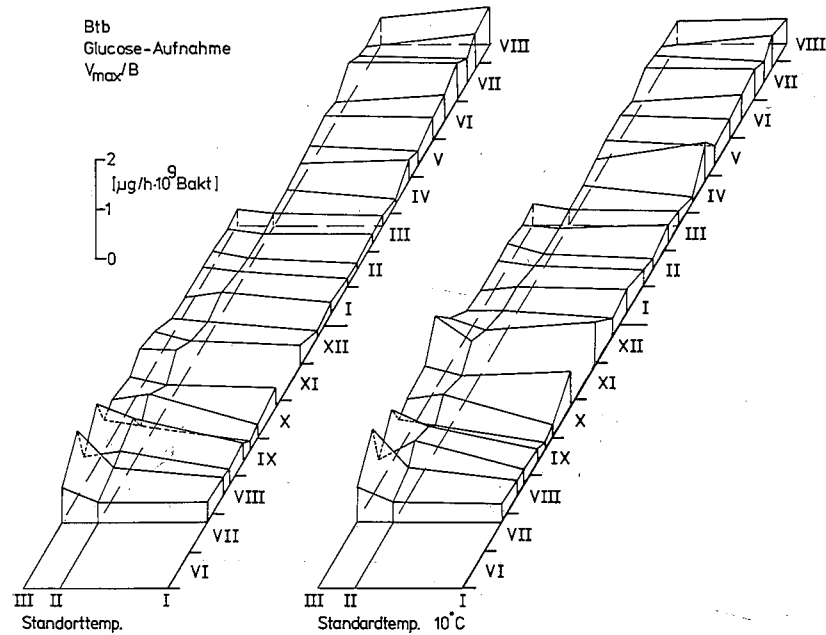


Abb. 17. Breitenbach, Glucose-Aufnahme, V_{max}/B , Juli 1973 — August 1974; siehe auch Abb. 3a und 4.

Fig. 17. Breitenbach, glucose uptake, specific uptake potential (V_{max}/B), July 1973 — August 1974. See also Figs. 3a and 4.

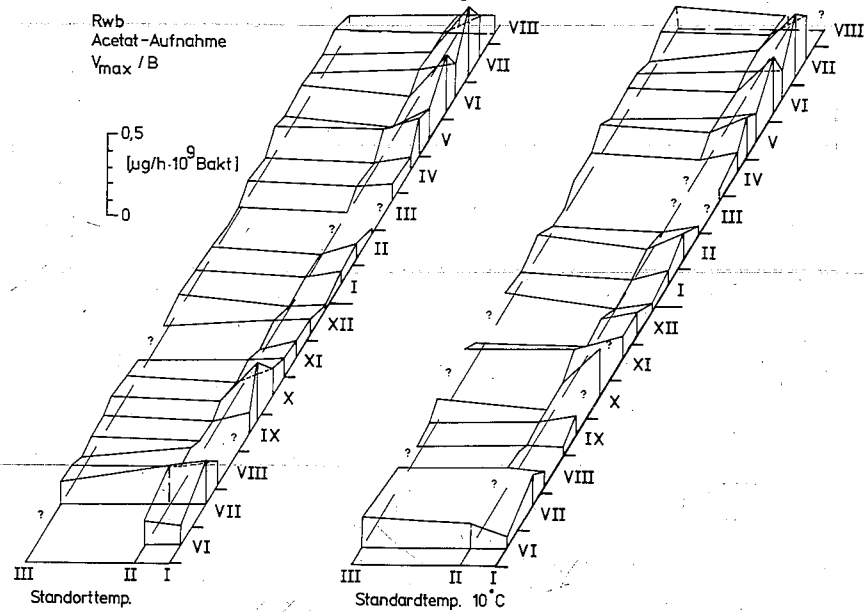


Abb. 18. Rohrwiesenbach, Acetat-Aufnahme, V_{max}/B , Juni 1973 — August 1974; siehe auch Abb. 3a und 9.

Fig. 18. Rohrwiesenbach, acetate uptake, specific uptake potential (V_{max}/B), June 1973 — August 1974. See also Figs. 3a and 9.

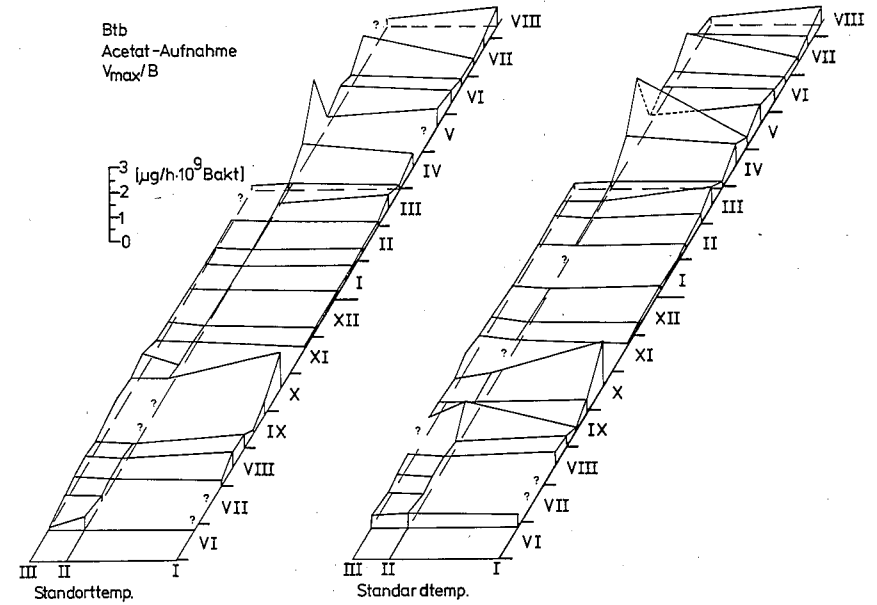


Abb. 19. Breitenbach, Acetat-Aufnahme, V_{max}/B , Juni 1973 — August 1974; siehe auch Abb. 3a, 4, 9.

Fig. 19. Breitenbach, acetate uptake, specific uptake potential (V_{max}/B), June 1973 — August 1974. See also Figs. 3a, 4, 9.

Tab. 9. Beziehung des spezifischen Aufnahmepotentials (V_{max}/B) zur Temperatur (T) der Form (V_{max}/B) = $a \cdot e^{bT}$ an den verschiedenen Untersuchungsstellen. Die für die Berechnung der Gleichungen nicht berücksichtigten Werte sind in Klammern angegeben, a und b sind für die jeweilige Kurve charakteristische Konstanten.

Rwb I	Glu	(ohne 23. 10., 6. 11.)	a=0,143	b=0,111	r=0,84***
Rwb I	Ac		a=0,0543	b=0,116	r=0,72***
Rwb II	Glu	(ohne 22. 11.)	a=0,0688	b=0,150	r=0,84***
Rwb II	Ac	(ohne 4. 12.)	a=0,0186	b=0,185	r=0,79***
Rwb III	Glu	(ohne 6. 11., 22. 11.)	a=0,0801	b=0,130	r=0,82***
Rwb III	Ac		a=0,0497	b=0,0810	r=0,66***
Btb I	Glu	(ohne 25. 10., 27. 11., 26. 4.)	a=0,116	b=0,108	r=0,74***
Btb I	Ac	(ohne 18. 10.)	a=0,128	b=0,112	r=0,67**
Btb II	Glu	(ohne 8. 11., 27. 11.)	a=0,117	b=0,154	r=0,75***
Btb II	Ac	(ohne 17. 4., 2. 5.)	a=0,0656	b=0,192	r=0,60**
Btb III	Glu	(ohne 25. 10., 8. 11., 27. 11.)	a=0,0913	b=0,213	r=0,89***
Btb III	Ac	(ohne 1. 11.)	a=0,157	b=0,0982	r=0,47

Es bedeuten:

Glu Glucose-Aufnahme
Ac Acetat-Aufnahme
*** $P \leq 0,001$

** $0,01 \geq P > 0,001$
* $0,05 \geq P > 0,01$
(ohne Symbol) $P > 0,05$

Tab. 10. Extremwerte von V_{\max}/B (jeweils $\mu\text{g}/\text{h} \cdot 10^9 \text{ Bakt.}$). Zu den Abkürzungen vgl. Tab. 5.

	Glucose		Acetat	
	SOT	10°	SOT	10°
Rwb I	0,12—1,14	0,20—0,97	0,03 —0,43	0,06—0,40
Rwb II	0,06—0,68	0,10—0,64	0,007—0,24	0,02—0,19
Rwb III	0,06—0,65	0,10—1,67	0,02 —0,17	0,04—0,20
Btb I	0,09—0,76	0,12—0,91	0,08 —1,53	0,15—1,91
Btb II	0,18—0,90	0,29—0,99	0,09 —2,89	0,15—2,83
Btb III	0,27—1,35	0,36—1,50	0,19 —0,79	0,20—0,71

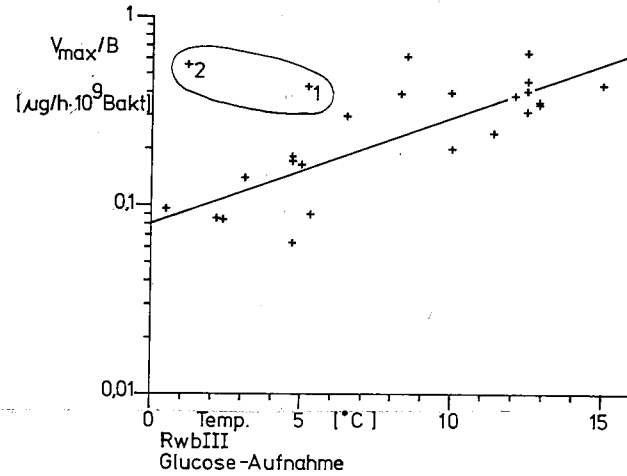


Abb. 20. Beziehung des spezifischen Glucose-Aufnahmepotentials (V_{\max}/B) zur Temperatur bei Rwb III. 1: 6.11.73, 2: 22.11.73. Gerade ohne Berücksichtigung der Werte 1 und 2 ermittelt.

Fig. 20. Relationship between the specific glucose uptake potential (V_{\max}/B) and temperature at sampling station Rwb III. Extraordinary high values of V_{\max}/B are marked by figures 1 and 2. 1: investigation from 6.11.73, 2: 22.11.73. The curve was calculated without considering values 1 and 2.

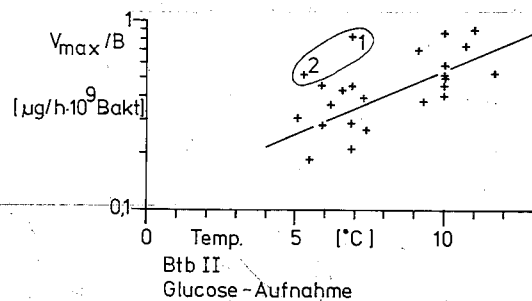


Abb. 21. Beziehung des spezifischen Glucose-Aufnahmepotentials (V_{\max}/B) zur Temperatur bei Btb II. 1: 8.11.73, 2: 27.11.73. Gerade ohne Berücksichtigung der Werte 1 und 2 ermittelt.

Fig. 21. Relationship between the specific glucose uptake potential (V_{\max}/B) and temperature at sampling station Btb II. See also Fig. 20. 1: 8.11.73, 2: 27.11.73. The curve was calculated without considering the values 1 and 2.

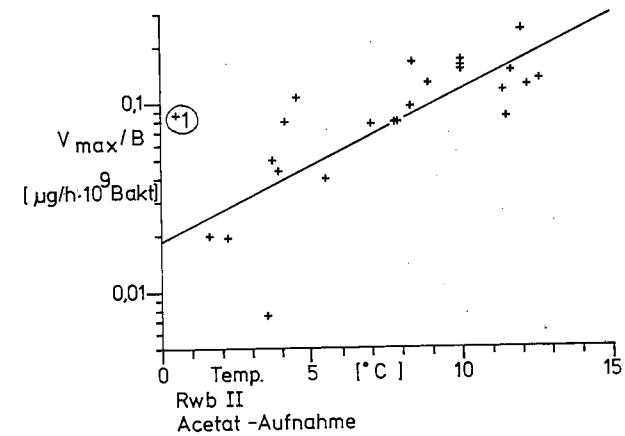


Abb. 22. Beziehung des spezifischen Acetat-Aufnahmepotentials (V_{\max}/B) zur Temperatur bei Rwb II. 1: 4.12.73. Gerade ohne Berücksichtigung des Wertes 1 ermittelt.

Fig. 22. Relationship between the specific acetate uptake potential (V_{\max}/B) and temperature at sampling station Rwb II. See also Fig. 20. 1: 4.12.73. The curve was calculated without considering the value 1.

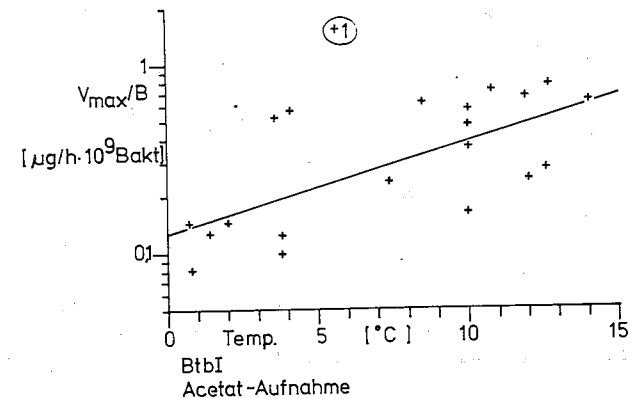


Abb. 23. Beziehung des spezifischen Acetat-Aufnahmepotentials (V_{\max}/B) zur Temperatur bei Btb I. 1: 18.10.73. Gerade ohne Berücksichtigung des Wertes 1 ermittelt.

Fig. 23. Relationship between the specific acetate uptake potential (V_{\max}/B) and temperature at sampling station Btb I. See also Fig. 20. 1: 18.10.73. The curve was calculated without considering the value 1.

Die Unterschiede im Verhältnis von Glucose- und Acetat-Aufnahmepotential, ausgedrückt als „Glucose-Acetat-Quotient“ (Tab. 11), sprechen ebenfalls für unterschiedliche Bakterienpopulationen der fließenden Welle nicht nur zwischen beiden untersuchten Bächen, sondern auch innerhalb eines Bachlaufes schon nach einigen 100 m.

Tab. 11. Spezifisches Aufnahmepotential bei verschiedenen Temperaturen, berechnet aus den für alle Entnahmestellen und Substrate ermittelten Temperaturabhängigkeiten (vgl. Tab. 9); Q_{10} -Werte; Glucose-Acetat-Quotient (GAQ).

		V_{\max}/B ($\mu\text{g}/\text{h} \cdot 10^9$ Bakt.)			Q_{10}
		2°C	7°C	12°C	
Rwb I	Glu	0,18	0,31	0,54	3,0
	Ac	0,068	0,12	0,22	3,2
	GAQ	2,6	2,5	2,5	
Rwb II	Glu	0,093	0,20	0,42	4,5
	Ac	0,027	0,068	0,17	6,4
	GAQ	3,5	2,9	2,4	
Rwb III	Glu	0,10	0,20	0,38	3,7
	Ac	0,058	0,088	0,13	2,2
	GAQ	1,8	2,3	2,9	
Btb I	Glu	0,14	0,25	0,42	2,9
	Ac	0,17	0,28	0,49	3,1
	GAQ	0,87	0,87	0,85	
Btb II	Glu		0,34	0,74	4,7
	Ac		0,25	0,65	6,8
	GAQ		1,4	1,1	
Btb III	Glu		0,41	1,2	8,5
	Ac				
	GAQ				

2. Beziehungen des Aufnahmepotentials zur Biomasse und zur Wasserführung

Schaltet man den Temperatureffekt bei den Untersuchungen der aufnahmekinetischen Parameter aus, indem man bei einer Standardtemperatur inkubiert, so ergeben sich für V_{\max} die gleichen jahreszeitlichen Schwankungen wie bei der Inkubation bei Standorttemperatur, nur deutlich abgeschwächt. Diese Schwankungen können zu einem wesentlichen Teil auf unterschiedlich große Biomassen zurückgeführt werden. Das Glucose-Aufnahmepotential bei Standardtemperatur ist an allen Untersuchungsstellen deutlich mit der bakteriellen Biomasse korreliert (Tab. 6b). Für Acetat gilt das nicht für die Entnahmestellen Btb I und Btb II (Tab. 8b). Hier sind offenbar andere Einflüsse wichtiger. Die Bedeutung der Biomasse für das Aufnahmepotential erkennt man auch daran, daß die Werte des spezifischen Aufnahmepotentials an allen Entnahmestellen deutlich weniger schwanken als die Ausgangsdaten (vgl. Tab. 5, 7, 10). Beziehungen von V_{\max} zur Biomasse erhielten mehrere Autoren bei natürlichen Populationen (u. a. ALLEN 1969; FRANCISCO 1971; OVERBECK 1971, 1975; MORGAN & KALFF 1972; ALBRIGHT & WENTWORTH 1973; DÜSING 1973; GÖCKE 1974a) und bei Laborkulturen (WRIGHT & HOBBIE 1966; DÜSING 1973; MOALEDJ 1975). Aber es ist auch fest-

gestellt worden, daß außer Temperatur und Biomasse noch andere Faktoren die Aufnahme beeinflussen können (FRANCISCO 1971; OVERBECK 1973).

Dazu gehört in Rohrwiesenbach und Breitenbach die Wasserführung. An fast allen Untersuchungsstellen nimmt mit steigender Wasserführung (W) das spezifische Aufnahmepotential (V_{\max}/B) für Glucose und Acetat ab. Keine Beziehung zwischen Wasserführung und Aufnahme der untersuchten organischen Substanzen besteht bei Btb I. Am besten entsprach in der Regel eine Gleichung der Form $\log(V_{\max}/B) = a \cdot \log W + b$ den vorhandenen Daten, in einigen Fällen (bei Acetat) war eine Gleichung der Form $(V_{\max}/B) = a \cdot e^{bW}$ besser geeignet, die in diesen Fällen zusätzlich angegeben wird. Auch hier fallen die Werte einiger Untersuchungstage, die in Tab. 12 und 13 in Klammern angegeben werden, deutlich aus dem üblichen Rahmen, wie es ähnlich schon bei der Betrachtung der Beziehung von V_{\max}/B zur Temperatur beobachtet wurde.

Tab. 12. Beziehung des spezifischen Aufnahmepotentials (V_{\max}/B) zur Wasserführung (W) der Form $\log(V_{\max}/B) = a \cdot \log W + b \triangleq (V_{\max}/B) = 10^b \cdot W^a$ an den verschiedenen Untersuchungsstellen. Die Werte einiger Untersuchungstage, die in Klammern angegeben sind, wurden für die Berechnung nicht berücksichtigt. Weitere Erläuterungen s. Tab. 9.

Rwb I	Glu	(ohne 23. 10., 6. 11.)	$a = -0,178$	$b = -0,433$	$r = 0,66^{***}$
Rwb I	Ac	(ohne 15. 10., 30. 4., 4. 7.)	$a = -0,135$	$b = -0,976$	$r = 0,34$
Rwb II	Glu	(ohne 22. 11.)	$a = -0,246$	$b = -0,574$	$r = 0,69^{***}$
Rwb II	Ac	(ohne 30. 10., 30. 4., 4. 7.)	$a = -0,605$	$b = -1,18$	$r = 0,64^{**}$
Rwb III	Glu	(ohne 23. 10., 6. 11., 22. 11., 12. 6.)	$a = -0,259$	$b = -0,550$	$r = 0,75^{***}$
Rwb III	Ac	(ohne 24. 12., 30. 4.)	$a = -0,234$	$b = -0,950$	$r = 0,42$
Btb II	Glu		$a = -0,550$	$b = 0,202$	$r = 0,77^{***}$
Btb II	Ac	(ohne 26. 6., 12. 9., 17. 4., 2. 5., 9. 7.)	$a = -0,437$	$b = -0,107$	$r = 0,43$
Btb III	Glu	(ohne 14. 8., 8. 11.)	$a = -0,462$	$b = 0,211$	$r = 0,77^{**}$
Btb III	Ac	(ohne 26. 6.)	$a = -0,605$	$b = 0,110$	$r = 0,82^{***}$

Tab. 13. Konstanten zur Gleichung $(V_{\max}/B) = a \cdot e^{bW}$. Die Angabe erfolgt nur in den Fällen, in denen mit dieser Gleichung die Beziehung besser beschrieben wird als mit der Gleichung aus Tab. 12. Dort auch weitere Erläuterungen.

Rwb I	Ac	(ohne 15. 10., 30. 4., 4. 7.)	$a = 0,149$	$b = -0,251$	$r = 0,51^*$
Rwb II	Ac	(ohne 30. 10., 30. 4., 4. 7.)	$a = 0,108$	$b = -0,216$	$r = 0,70^{***}$
Rwb III	Ac	(ohne 24. 12., 30. 4.)	$a = 0,139$	$b = -0,156$	$r = 0,45^*$

Es soll hier nicht untersucht werden, ob die beiden Gleichungsformen nur zufällig nebeneinander auftreten oder ob es Ursachen gibt, die zu unterschiedlichen Beziehungen führen. Dazu reicht das vorhandene Datenmaterial nicht aus. Auf jeden Fall gibt es eine eindeutige Tendenz zur Abnahme des spezifischen Aufnahmepotentials mit zunehmender Wasserführung (vgl. Abb. 24—26). Dabei wird die Abnahme mit steigender Wasserführung geringer.

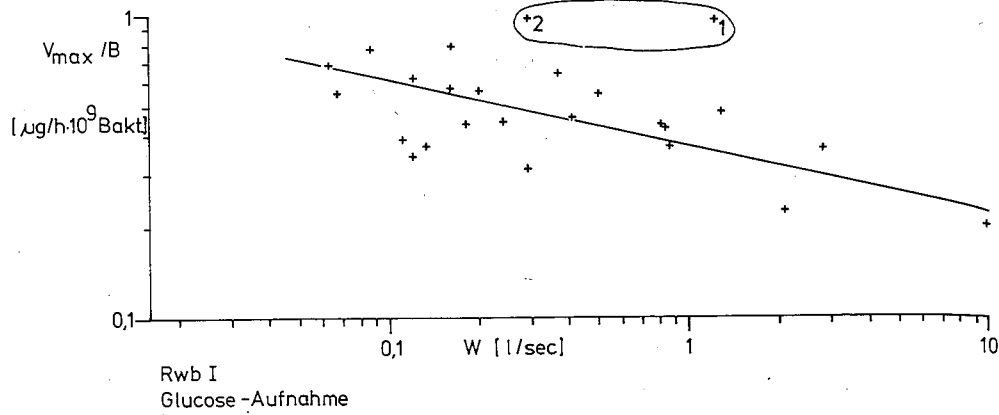


Abb. 24. Beziehung des spezifischen Glucose-Aufnahmepotentials (V_{\max}/B) zur Wasserführung (W) bei Rwb I. 1: 23.10.73, 2: 6.11.73. Gerade ohne Berücksichtigung der Werte 1 und 2 berechnet.

Fig. 24. Relationship between the specific glucose uptake potential (V_{\max}/B) and stream discharge (W) at sampling station Rwb I. See also Fig. 20. 1: 23.10.73, 2: 6.11.73. The curve was calculated without considering the values 1 and 2.

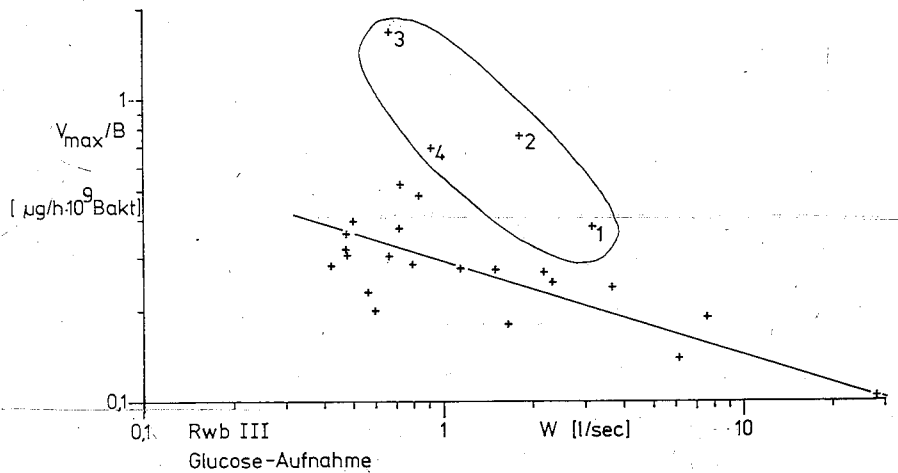


Abb. 25. Beziehung des spezifischen Glucose-Aufnahmepotentials (V_{\max}/B) zur Wasserführung (W) bei Rwb III. 1: 23.10.73, 2: 6.11.73, 3: 22.11.73, 4: 12.6.74. Gerade ohne Berücksichtigung der Werte 1—4 berechnet.

Fig. 25. Relationship between the specific glucose uptake potential (V_{\max}/B) and stream discharge (W) at sampling station Rwb III. See also Fig. 20. 1: 23.10.73, 2: 6.11.73, 3: 22.11.73, 4: 12.6.74. The curve was calculated without considering the values 1—4.

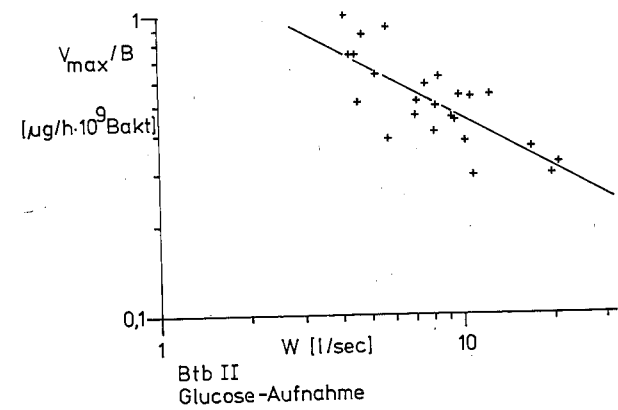


Abb. 26. Beziehung des spezifischen Glucose-Aufnahmepotentials (V_{\max}/B) zur Wasserführung (W) bei Btb II.

Fig. 26. Relationship between the specific glucose uptake potential (V_{\max}/B) and stream discharge (W) at sampling station Btb II.

Gedeutet werden kann diese Beobachtung als Verdünnung der gewässereigenen Bakterienpopulationen durch allochthone Organismen. Mit zunehmender Wasserführung gelangen relativ mehr Bakterien ins Wasser, die die Substrate Glucose und Acetat nicht oder zumindest nicht so gut aufnehmen können. Im Rohrwiesenbach wird die relative Abnahme von Bakterien, die Glucose in geringen Konzentrationen aufnehmen, mit wachsender Wasserführung durch die gleichzeitig stark zunehmende Bakterienmenge mehr als kompensiert. Im Breitenbach-Unterlauf dagegen ergibt die Abnahme des spezifischen Aufnahmepotentials zusammen mit der bei steigender Wasserführung abnehmenden Bakterienkonzentration in der fließenden Welle auch für die Gesamtaktivität eine deutliche Abnahme. Bei der relativ geringen Temperaturabhängigkeit der bakteriellen Biomasse in der fließenden Welle des Breitenbach-Unterlaufes macht sich diese Abnahme der V_{\max} -Werte in einer teilweise deutlichen, negativen Korrelation von V_{\max} und Wasserführung bei Btb II und Btb III bemerkbar (Tab. 6a, b und 8a, b).

Warum die Abhängigkeit des spezifischen Aufnahmepotentials von der Wasserführung bei Acetat weniger deutlich ist als bei Glucose, kann nicht ohne weiteres erklärt werden. Es hatte sich ja gezeigt, daß die aufnahmekinetische Methode mit Acetat nicht immer zu zufriedenstellenden Ergebnissen führt. Nicht immer ergab sich eine deutliche Sättigungskurve, so daß die Berechnung der kinetischen Parameter hier teilweise mit größeren Fehlern behaftet ist als bei der Glucose-Aufnahme. Möglicherweise sind diese Schwierigkeiten bei der Untersuchung, deren Hintergrund eine nicht immer der MICHAELIS-MENTEN-Gleichung folgende Acetat-Aufnahme sein kann, Ursache dafür, daß die Beziehung der Acetat-Aufnahme zur Wasserführung weniger genau erfaßt werden kann. Darüber hinaus wirkt erschwerend, daß die Untersuchungen zur Acetat-Aufnahme im Rohrwiesenbach fast alle bei geringer Wasserführung gemacht wurden, so daß kaum

Aufnahmedaten aus dem Bereich höherer Wasserführung vorhanden sind und der Verlauf der Kurven dort kaum zu beurteilen ist.

Sowohl bei der Untersuchung der Beziehung Temperatur—bakterielle Aktivität als auch bei der Untersuchung des Verhältnisses von Wasserführung und bakterieller Aktivität stellte sich heraus, daß die Ergebnisse von einigen Untersuchungstagen nicht mit den für die meisten Werte berechneten Beziehungen übereinstimmen (Abb. 20—25). Das Herausgreifen gerade dieser Werte mag vielleicht etwas willkürlich erscheinen. Man könnte sicherlich den einen oder anderen weiteren Wert als überhöht ansehen oder manchen hier als überhöht betrachteten Wert als noch nicht aus dem Rahmen fallend. Dennoch ist bezüglich ungewöhnlich hoher Werte des spezifischen Aufnahmepotentials eine deutliche Tendenz erkennbar.

Betrachtet man zunächst einmal nur die Werte des Rohrwiesenbachs, so fallen alle 6 Ergebnisse, die bei der Untersuchung der Beziehung Temperatur—spezifisches Aufnahmepotential als überhöht betrachtet wurden, in die Zeit des herbstlichen Laubfalls. Die 15 Werte, die bei der Untersuchung der Beziehung Wasserführung—spezifisches Aufnahmepotential als ungewöhnlich hoch angesehen wurden, stammen in der Mehrzahl ebenfalls aus der Zeit des Laubfalls (9 von 15). Die übrigen sind von Untersuchungstagen, an denen, wie zur Zeit des Laubfalls, ungewöhnlich große Mengen an organischen Substanzen im Bachwasser ermittelt wurden (MARXSEN 1980a). Während normalerweise ein großer Teil der organischen Substanzen sicherlich zu den schwer abbaubaren gehört, ist vermutlich zu den Zeiten, zu denen größere Mengen an organischer Substanz im Bachwasser gelöst sind, als bei der jeweiligen Wasserführung zu erwarten ist, ein größerer Teil an leicht aufnehmbaren Stoffen (wie Glucose und Acetat) vorhanden. Wahrscheinlich gibt es im Breitenbach zu diesen Zeiten ähnliche Tendenzen, obwohl sie, ermittelt man die Summe der organischen Stoffe, nicht nachweisbar sind. Jedenfalls fallen auch hier die Daten der Tage mit ungewöhnlich hohen Werten für das spezifische Aufnahmepotential entweder in die Laubfallzeit oder in einen Zeitraum, bei dem im Rohrwiesenbach aus anderen Gründen größere Mengen organischer Substanz als üblich im Bachwasser vorhanden waren.

Solange man nicht die Zusammensetzung der gelösten organischen Substanz im Bachwasser kennt, bleiben diese vermuteten Zusammenhänge natürlich ungesichert. Aber es scheint so zu sein, daß auch das Angebot an gelösten organischen Stoffen die Aktivität der Bakterien der fließenden Welle beeinflusst. Das kann in der Form geschehen, daß Aufnahmesysteme induziert werden, was bereits experimentell nachgewiesen wurde (DÜSING 1973; OVERBECK 1975), oder es vermehren sich die Formen besonders stark, die Aufnahmesysteme für die jetzt in größerer Menge gebotenen Substrate besitzen.

3. Einfluß des Laubfalls

Die Wirkung des Laubfalls auf die Bakterienflora der fließenden Welle ist im vorigen Kapitel bereits angesprochen worden und soll hier noch einmal ausführlich behandelt werden.

Der Rohrwiesenbach erhält das ganze Jahr über organische Substanzen, die zum größten Teil aus dem im Herbst gefallenen Laub freigesetzt werden, sowohl aus dem Laub im Bach als auch aus dem auf dem Waldboden. Wie schon am bräunlichen Farbton des Wassers sichtbar ist, handelt es sich zu einem großen Teil um „Humusstoffe“, die zu den schwer abbaubaren organischen Substanzen gehören. Der herbstliche Laubfall ist also für die ganzjährige Versorgung des Rohrwiesenbachs mit gelösten organischen Stoffen von großer Bedeutung. Das gilt mit einigen Einschränkungen auch für den Oberlauf des Breitenbaches (Btb I). Im Unterlauf tritt der Einfluß des Laubfalls noch weiter zurück. Als Lieferanten für gelöste organische Substanzen treten zumindest zeitweise die Makrophyten des Baches und Heu an seine Stelle.

Die Konzentration der gelösten organischen Stoffe bleibt bei Btb I das ganze Jahr über etwa auf dem gleichen niedrigen Niveau. Nur im Herbst, gleichzeitig mit dem Laubfall, wurde ein deutliches Maximum ermittelt (MARXSEN 1980a). Am Ende der Laubfallzeit (im Dezember) tritt ein Maximum der Bakterienkonzentration in der fließenden Welle auf, das nicht durch ansteigende Wasserführung verursacht wird (MARXSEN 1980b). Dieses Maximum entsteht sicherlich nicht in erster Linie durch eine enorme Erhöhung der Teilungsgeschwindigkeit der Bakterien in der fließenden Welle, sondern Ursache dürfte vor allem die große Zahl von Bakterien sein, die sich auf den in den Bach gelangten Blättern und Blattresten entwickelt hat. Von hier geraten Bakterien einzeln oder auf Detrituspartikeln in die fließende Welle, bis sie, nachdem sie mehr oder weniger weit mitgeführt wurden, wieder sedimentieren.

Vor dem Maximum der Bakterienkonzentration war Mitte Oktober mit Beginn von stärker einsetzendem Laubeintrag in den Bach ein Maximum des Acetat-Aufnahmepotentials trotz fallender Temperatur aufgetreten (Abb. 28). Ursache war weniger eine erhöhte Biomasse, die nur schwach angestiegen war, sondern vor allem das erheblich gestiegene spezifische Aufnahmepotential. Kurz danach, von Ende Oktober bis Ende November, wurde ein Maximum des spezifischen Aufnahmepotentials von Glucose ermittelt (Abb. 27). Die Gesamtaktivität der Glucose-Aufnahme in der fließenden Welle nimmt ab, aber die Aktivität, bezogen auf die Biomasse, nimmt bei natürlicher Temperatur leicht zu. In der Untersuchungsserie bei Standardtemperatur ist die Zunahme wesentlich stärker. Das heißt, unter natürlichen Bedingungen nimmt die Aktivität der Bakterienpopulationen der fließenden Welle bei Btb I im Herbst zwar ab, aber zunächst nicht so stark, wie auf Grund der Temperaturverhältnisse eigentlich zu erwarten wäre. Es liegt nahe, diese verzögerte Abnahme der Gesamtaktivität mit dem Laubfall in Verbindung zu bringen.

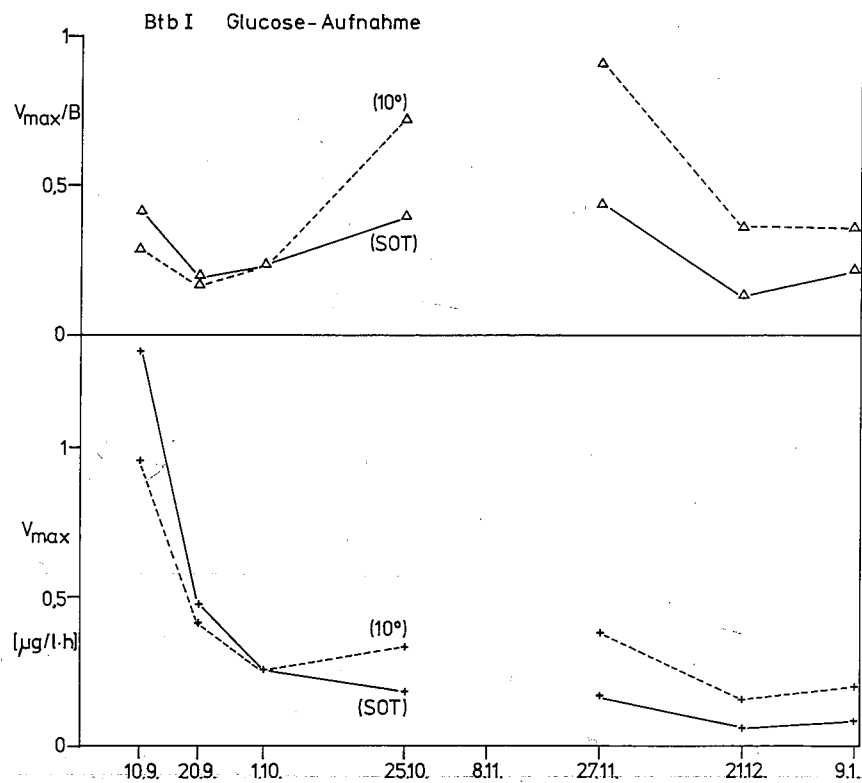


Abb. 27. Btb I, Glucose-Aufnahme, aufnahmekinetische Parameter während der Haupt-Laubfallzeit. SOT = Untersuchungen bei Standorttemperatur, 10° = Untersuchungen bei Standardtemperatur von 10,0°C. Im November war der Bach bei Btb I für einige Wochen ausgetrocknet.

Fig. 27. Btb I, glucose uptake, uptake kinetic parameters during the time of main leaf fall. SOT = investigations at actual stream temperature, 10° = investigations at standard temperature of 10.0°C. During November the stream bed was dry for some weeks.

Im Rohrwiesenbach sind die Verhältnisse, was die Konzentration der organischen Substanz betrifft, komplizierter. Sie nimmt hier mit steigender Wasserführung zu (MARXSEN 1980a). Im Herbst, zur Zeit des Laubfalls, ist der Gehalt des Bachwassers an gelösten organischen Stoffen deutlich höher, als bei der jeweiligen Wasserführung eigentlich zu erwarten wäre. Die V_{max} -Werte von Glucose fallen bei Rwb-III in dieser Zeit gleichzeitig mit der Abnahme der Temperatur deutlich ab. Allerdings tritt im November ein Maximum des spezifischen Aufnahmepotentials auf, und zwar nicht nur in der Untersuchungsserie bei gleichbleibender Standardtemperatur, sondern auch, wenn auch nur schwach ausgeprägt, bei Standorttemperatur (Abb. 29). Es ist also auch bei Rwb III ein verzögerter Abfall des bakteriellen Aufnahmepotentials im Herbst vorhanden. Vor dem Maximum von V_{max}/B wurde bereits eines für $K_t + S_n$ gemessen. Die Werte für $K_t + S_n$ zeigen sonst kaum

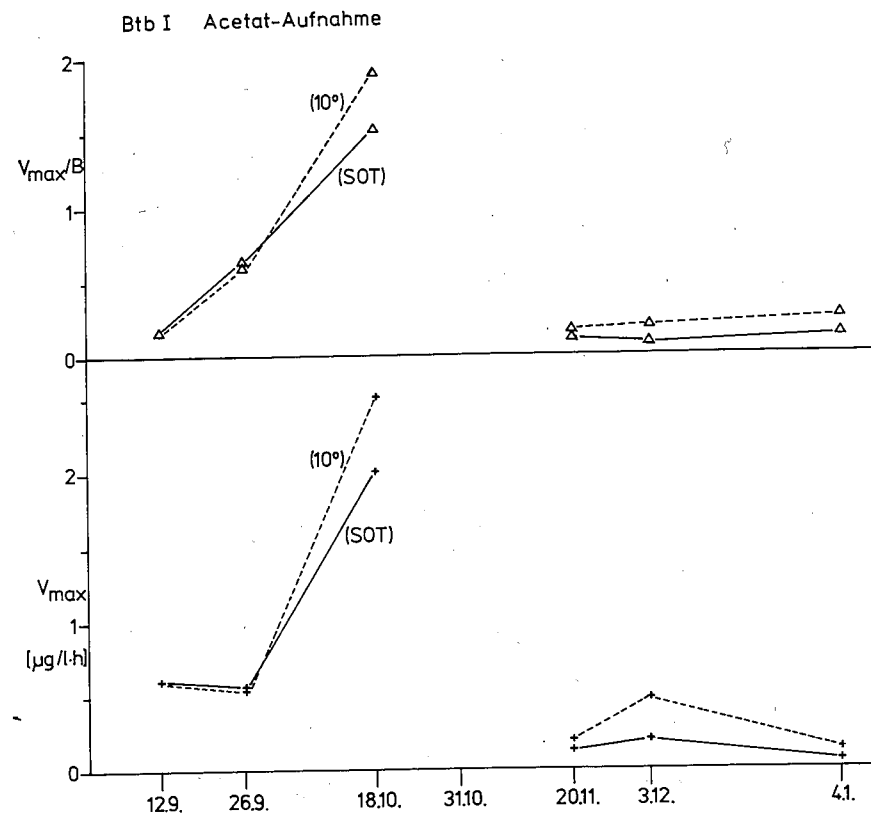


Abb. 28. Btb I, Acetat-Aufnahme, aufnahmekinetische Parameter während der Haupt-Laubfallzeit; siehe auch Abb. 27.

Fig. 28. Btb I, acetate uptake, uptake kinetic parameters during the time of main leaf fall. See also Fig. 27.

Schwankungen, sie liegen durchgehend zwischen 20 und 40 µg Glucose/l, nur Anfang November steigen sie an bis zum Maximum von 145 µg/l. Dieser Anstieg kann verursacht werden durch erhöhte Werte für K_t oder S_n oder für beide Parameter.

Nimmt man an, daß S_n größer wurde, was auch mit der Annahme übereinstimmt, daß zu dieser Zeit größere Mengen an leicht abbaubaren organischen Substanzen im Bachwasser sind (MARXSEN 1980a), so hätten diese größeren Mengen an Glucose bei den Bakterien Aufnahmesysteme induzieren können, was ein durchaus bekannter Effekt ist (DÜSING 1973; OVERBECK 1975). Außerdem wären die Bakterien mit Aufnahmesystemen für Glucose in ihrer Vermehrung stärker gefördert worden als sonst, so daß es zu einer Verschiebung im Verhältnis der Glucose, als leicht abbaubare Substanz, aufnehmenden Bakterien und der schwerer abbaubare Substanzen, wie „Humusstoffe“, aufnehmenden Bakterien kommen konnte.

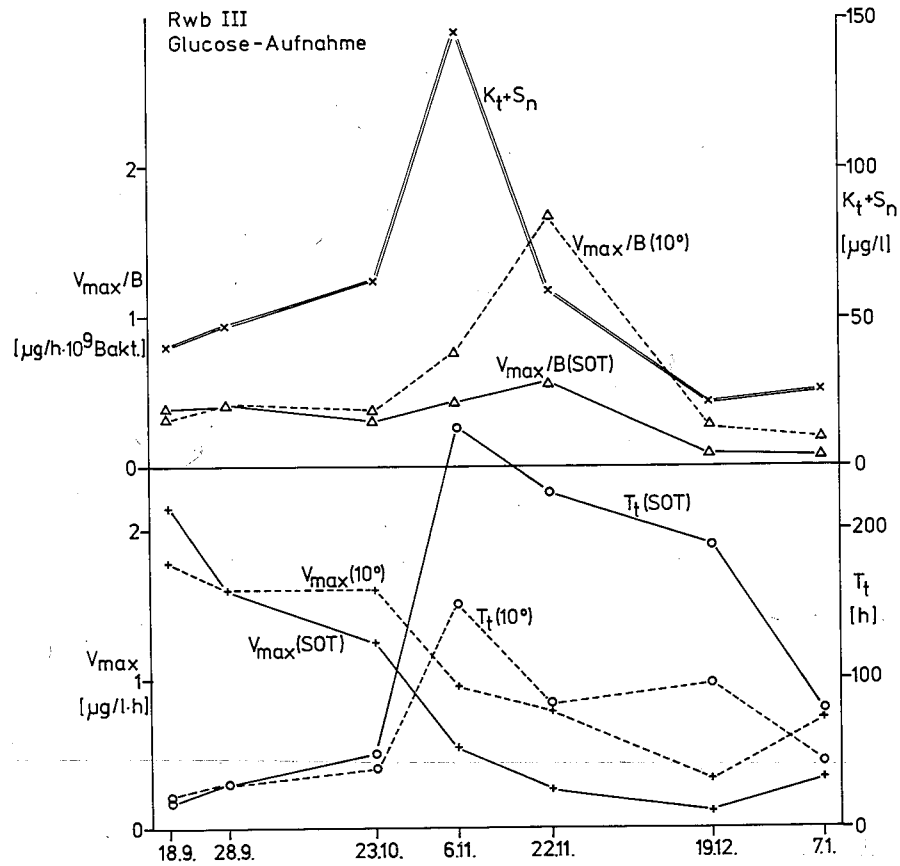


Abb. 29. Rwb III, Glucose-Aufnahme, aufnahmekinetische Parameter während der Haupt-Laubfallzeit; siehe auch Abb. 27.

Fig. 29. Rwb III, glucose uptake, uptake kinetic parameters during the time of main leaf fall. See also Fig. 27.

Der anschließende Rückgang von $K_t + S_n$ auf den Normalwert wäre dann Ausdruck eines geringeren Substratangebotes, das durch die bereits weitgehend abgeschlossene Auslaugung der leicht löslichen Substanzen zustandekommt. Diese Auslaugung geschieht ja innerhalb kurzer Zeit (NYKVIST 1962, 1963; KAUSHIK & HYNES 1971; WETZEL & MANNY 1972; PETERSEN & CUMMINS 1974). Möglich wäre auch, daß das Substrat durch die inzwischen ausgebildeten Populationen von Bakterien und Pilzen auf den im Wasser befindlichen toten Pflanzenresten vermindert wird.

Die andere Möglichkeit für erhöhte Werte von $K_t + S_n$ ist ein Anwachsen von K_t . Während das ganze Jahr über Populationen vorhanden sind, die an relativ geringe Substratkonzentrationen angepaßt sind, gäbe es dann kurzzeitig (einige Wochen) Populationen mit hohen K_t -Werten. Das ist nur denkbar bei hohen Substratkonzentrationen. Das heißt, daß auf jeden Fall für S_{nT} in diesem Fall für

Glucose, höhere Konzentrationen als üblich anzunehmen sind. Auf ein Substratangebot hin entwickelt sich also eine entsprechende Population, wobei zu berücksichtigen ist, daß die Population der fließenden Welle nur ein Reflex der Populationen auf Laub, anderen Aufwuchssubstraten und im Boden ist.

Ähnliche Tendenzen wie die bei Rwb III beschriebenen gibt es auch bei Rwb II. Die Maxima sind nicht so ausgeprägt, was daran liegen kann, daß an den Untersuchungsterminen die Gipfelwerte nicht erfaßt wurden.

Das Maximum von V_{max}/B , das bei Rwb I auftritt, liegt einige Wochen vor denen bei Rwb II und Rwb III. Ein Maximum für $K_t + S_n$ tritt nicht auf, möglicherweise wurde es wegen des ungewöhnlich großen Abstandes der Untersuchungen Anfang Oktober nicht erfaßt.

Für Acetat wurden ebenfalls an allen 3 Entnahmestellen des Rohrwiesenbaches herbstliche Maxima des spezifischen Aufnahmepotentials beobachtet (Abb. 30). Sie sind alle einige Wochen früher als die Glucose-Maxima. Das Maximum bei Rwb I tritt bereits von Ende September bis Mitte Oktober auf; zumindest zu seinem Beginn hat der Laubfall noch nicht intensiv eingesetzt. Maxima für $K_t + S_n$ wurden nicht ermittelt.

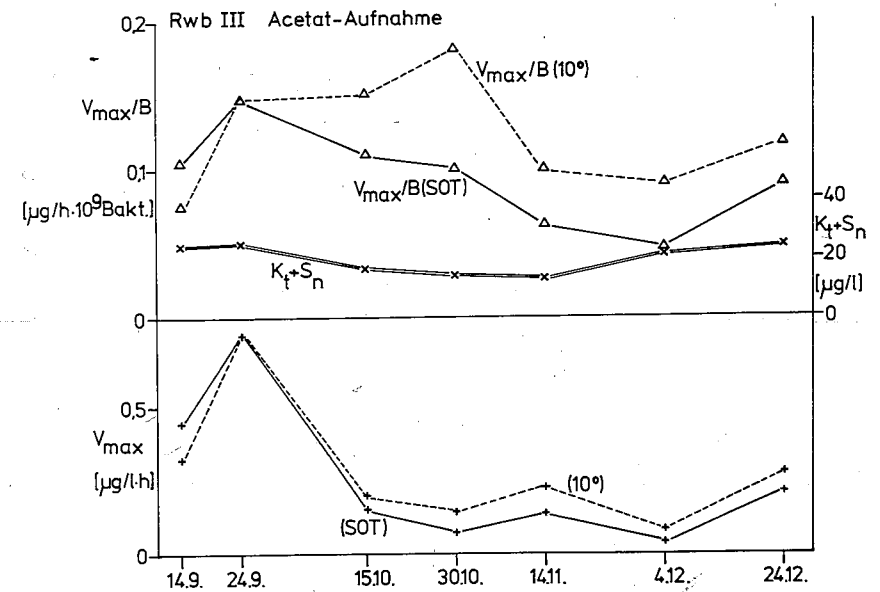


Abb. 30. Rwb III, Acetat-Aufnahme, aufnahmekinetische Parameter während der Haupt-Laubfallzeit; siehe auch Abb. 27.

Fig. 30. Rwb III, acetate uptake, uptake kinetic parameters during the time of main leaf fall. See also Fig. 27.

Der Breitenbach-Unterlauf (Btb II, Btb III) weist im Herbst keine auffällig hohen Werte an gelöster organischer Substanz auf (MARXSEN 1980a). Dennoch treten auch hier herbstliche Maxima des spezifischen Aufnahmepotentials auf, allerdings nicht so ausgeprägt wie an den übrigen Entnahmestellen. Möglicherweise gibt es also auch hier Verschiebungen in der Zusammensetzung der gelösten organischen Stoffe.

Bei Btb II gibt es ein schwaches Maximum von V_{max}/B für Glucose Anfang November, das wegen der geringen Schwankungen im Bakteriengehalt schon in den Ausgangsdaten (V_{max}) sichtbar ist (Abb. 31). Das Acetat-Maximum, das auch hier früher eintritt, ist nur sehr schwach ausgeprägt (Abb. 32). In beiden Fällen tritt keine deutliche Veränderung von K_t+S_n auf. Diese schwächere Ausprägung der Maxima der spezifischen Aufnahmepotentiale von Glucose und Acetat stimmt gut mit dem wesentlich geringeren Eintrag von Laub in den Bach gegenüber Rohrwiesenbach und Breitenbach-Oberlauf überein. Ob das Absterben der bacheigenen Makrophytenvegetation eine Rolle bei der Entwicklung der aufgetretenen Maxima spielt, kann nicht beurteilt werden.

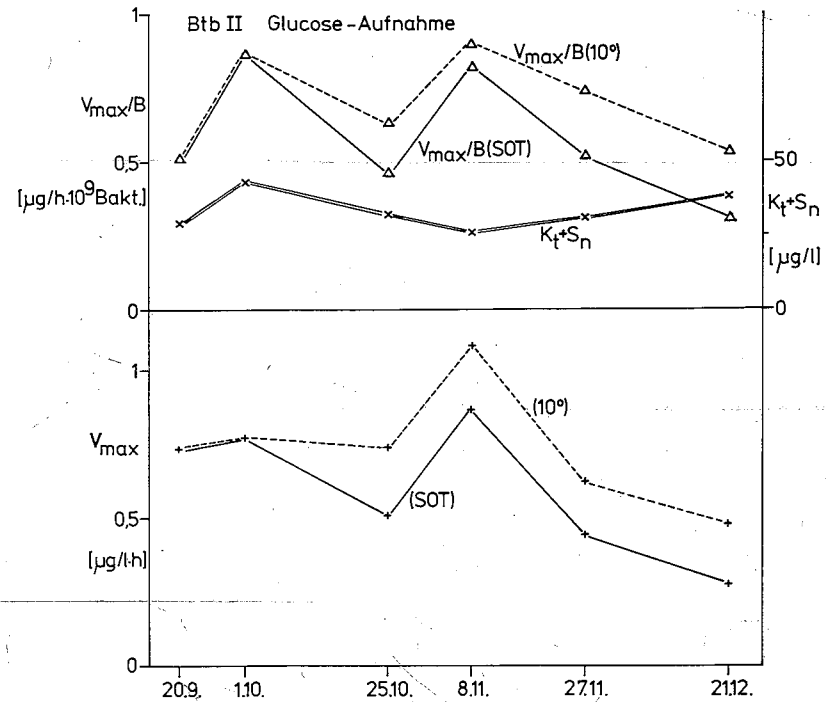


Abb. 31. Btb II, Glucose-Aufnahme, aufnahmekinetische Parameter während der Haupt-Laubfallzeit; siehe auch Abb. 27.

Fig. 31. Btb II, glucose uptake, uptake kinetic parameters during the time of main leaf fall. See also Fig. 27.

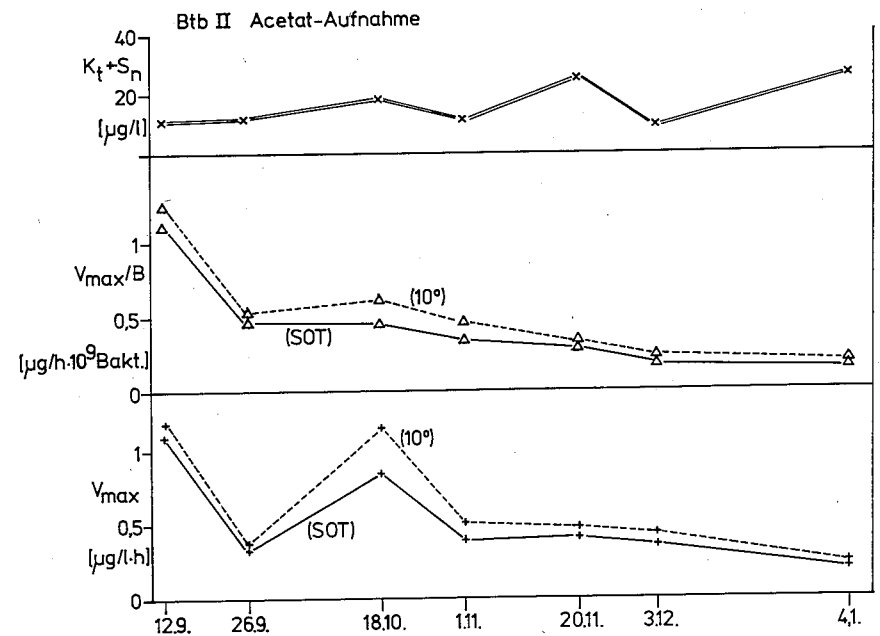


Abb. 32. Btb II, Acetat-Aufnahme, aufnahmekinetische Parameter während der Haupt-Laubfallzeit; siehe auch Abb. 27.

Fig. 32. Btb II, acetate uptake, uptake kinetic parameters during the time of main leaf fall. See also Fig. 27.

Bei Btb III treten ebenfalls die beiden bereits bekannten herbstlichen Maxima auf, wobei auch hier das des spezifischen Aufnahmepotentials von Glucose (Abb. 33) auf das von Acetat folgt. Dabei deuten sich in beiden Fällen vorher Maxima für K_t+S_n an, die allerdings beide nicht gesichert sind. Die Maxima (V_{max}/B) sind deutlich stärker ausgeprägt als bei Btb II, was möglicherweise mit der Waldnähe der Fischteiche zusammenhängt, deren Abfluß zwischen Btb II und Btb III in den Bach mündet.

Es liegt nahe, das Auftreten der herbstlichen Maxima der spezifischen Aufnahmepotentiale, die an allen 6 Untersuchungsstellen, wenn auch zu verschiedenen Zeiten und mit unterschiedlichen Intensitäten, ermittelt wurden, mit dem Laubfall in dieser Jahreszeit in Zusammenhang zu bringen. Dazu paßt es, daß die ausgeprägtesten Maxima an den Untersuchungsstellen auftraten, die am stärksten durch Laubfall beeinflusst werden. Umgekehrt waren die Maxima am schwächsten an Entnahmestellen, die nur wenig Laubeintrag zu verzeichnen haben. Es folgen offenbar unterschiedlich zusammengesetzte Bakterienpopulationen aufeinander, was aus der zeitlichen Verschiebung der Maxima von V_{max}/B für verschiedene Substrate geschlossen wird. Vermittelt wird die Entwicklung der besonderen Herbstpopulationen der Bakterien offenbar durch gelöste organische Stoffe, die aus dem abgefallenen Laub freigesetzt werden.

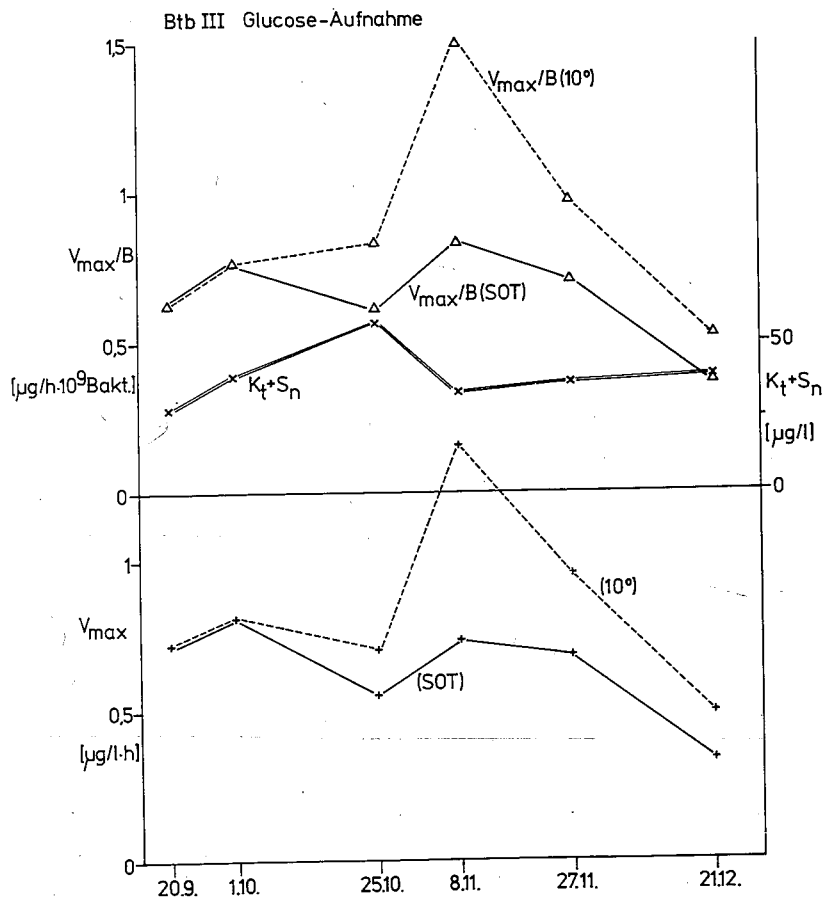


Abb. 33. Btb III, Glucose-Aufnahme, aufnahmekinetische Parameter während der Haupt-Laubfallzeit; siehe auch Abb. 27.

Fig. 33. Btb III, glucose uptake, uptake kinetic parameters during the time of main leaf fall. See also Fig. 27.

Normalerweise erreicht der herbstliche Gipfel des spezifischen Aufnahmepotentials bei Standorttemperatur nicht die vorhergehenden Sommerwerte. Das ist durch das starke Absinken der Temperatur in dieser Zeit bedingt, die damit ein Abfallen der Gesamtaktivität in der fließenden Welle bewirkt. Allerdings ist die Abnahme des Aufnahmepotentials nicht so stark, wie sie sein müsste, spielte nur die Temperatur eine Rolle. Es tritt also im Herbst ein verzögerter Rückgang der Aktivität der Bakterienpopulationen der fließenden Welle auf, als dessen Ursache der Laubfall angenommen wird.

4. Beziehungen zu Primärproduktion und CO₂-Dunkelfixierung

Die Untersuchungen von Primärproduktion und CO₂-Dunkelfixierung, die bei Rwb III und Btb II durchgeführt wurden, einerseits (MARXSEN 1980a) und der aufnahmekinetischen Parameter andererseits wurden an verschiedenen Tagen durchgeführt. Zur Berechnung von Korrelationen wurde daher jeweils zwischen den aufnahmekinetischen Daten, die zeitlich Werten von Primärproduktion und Dunkelfixierung benachbart waren, auf den Termin der CO₂-Fixierungsversuche linear interpoliert. Da die aufnahmekinetischen Parameter kurzfristig erheblich schwanken können, ist diese Methode nicht ideal. Aber mangels einer besseren Möglichkeit, die verschiedenen Ergebnisse zu vergleichen, kam sie dennoch zur Anwendung.

Zwischen den aufnahmekinetischen Parametern und der Primärproduktion von fließender Welle und Aufwuchs wurden weder bei Rwb III noch bei Btb II Korrelationen ermittelt. Anders sieht es bei der CO₂-Dunkelfixierung aus (Tab. 14).

Mehrere Parameter (V_{max} , T_i) sind signifikant ($P < 0,05$) mit der CO₂-Dunkelfixierung der fließenden Welle korreliert. In einigen Fällen bleibt der Korrelationskoeffizient gerade eben unter der Signifikanzgrenze (5%-Niveau). V_{max} von Acetat bei Btb II ist signifikant mit der CO₂-Dunkelfixierung korreliert ($r = 0,63$, $P < 0,05$), läßt man einen Extremwert für V_{max} , der sich wahrscheinlich erst nach dem Termin der Untersuchung der CO₂-Dunkelfixierung entwickelte, unberücksichtigt. Auf jeden Fall zeigt sich trotz unzulänglichen Datenmaterials, daß die beiden angewandten Methoden zur Ermittlung der bakteriellen Aktivität in der fließenden Welle (Aufnahmekinetik und CO₂-Dunkelfixierung) in ihren Ergebnissen ähnliche Tendenzen ergeben. Wären die ähnlichen Tendenzen allein durch Temperatureffekte bedingt, müßten die aufnahmekinetischen Parameter auch mit der CO₂-Dunkelfixierung des Aufwuchses korreliert sein.

Tab. 14. Korrelationen der CO₂-Dunkelfixierung der fließenden Welle mit aufnahmekinetischen Parametern.

Rwb III	V_{max} (Glu, SOT)	0,57	Btb II	V_{max} (Glu, SOT)	0,60*
	T_i (Glu, SOT)	-0,65*		T_i (Glu, SOT)	-0,67*
	V_{max} (Ac, SOT)	0,57			
	T_i (Ac, SOT)	0,58			

Es bedeuten:

Glu	Glucose-Aufnahme
Ac	Acetat-Aufnahme
SOT	Untersuchungen bei Standorttemperatur
*	$0,05 \geq P > 0,01$
(ohne Symbol)	$P > 0,05$

5. Vergleich der Untersuchungsstellen

Die aufnahmekinetischen Parameter unterscheiden sich zwischen den 6 Untersuchungsstellen teilweise deutlich. $K_t + S_n$ liegt im Rohrwiesenbach im allgemeinen höher als im Breitenbach (Tab. 5 und 7). Das kann seinen Grund haben in höheren K_t -Werten der Flora des Rohrwiesenbaches, die wahrscheinlich zu einem größeren Teil aus Bodenbakterien, die in den Bach eingespült werden, besteht als die Flora des Breitenbaches. Oder S_n , das natürlich vorhandene Substrat, kann in seiner

Konzentration im Rohrwiesenbach erhöht sein. Im Wasser des Rohrwiesenbaches befinden sich zwar meist größere Mengen an organischer Substanz als im Wasser des Breitenbaches (MARXSEN 1980a), aber ein großer Teil davon sind „Humusstoffe“. Es ist nicht sicher, daß auch die Konzentrationen von Glucose und Acetat im Rohrwiesenbach erhöht sind. Die Werte für $K_t + S_n$ sind bei Rwb I deutlich höher als an den unteren beiden Entnahmestellen des Baches. Auch hier muß offen bleiben, wieweit K_t oder S_n für diese hohen Werte verantwortlich sind. Solange keine Bestimmung der natürlichen Substratmenge durchgeführt werden kann, ist eine Beurteilung von K_t und S_n nicht möglich.

Für die spezifischen Aufnahmepotentiale von Glucose und Acetat (Tab. 10 und 11) ergeben sich bei den Untersuchungsstellen Btb II und Btb III deutlich höhere Werte als bei Rwb II und Rwb III. Die Ergebnisse von Rwb I liegen meist dazwischen. Die Bakterienflore der fließenden Welle in Wiesenabschnitten mit starker bacheigener Makrophytenvegetation und ohne starke Zufuhr allochthoner organischer Substanzen haben ein höheres spezifisches Aufnahmepotential als die Floren in Waldabschnitten mit geringer Primärproduktion und großem Eintrag allochthoner organischer Materials. Übergangswerte nimmt der Wiesenabschnitt des oberen Rohrwiesenbaches an, dessen allochthone Zufuhr zwar eingeschränkt ist, der aber keine bacheigene Makrophytenvegetation besitzt. Die Untersuchungsstelle Btb I, im Übergangsbereich von Waldbach zu Wiesenbach gelegen, ist nicht eindeutig einzuordnen. Das spezifische Aufnahmepotential von Glucose liegt meist zwischen den Werten des Waldabschnittes des Rohrwiesenbaches (Rwb II und Rwb III) und denen von Rwb I, während die Werte des spezifischen Aufnahmepotentials von Acetat gleiche Größenordnungen erreichen, wie sie bei Btb II und Btb III auftreten.

Das Gesamtaufnahmepotential (V_{max}) ergibt sich aus spezifischem Aufnahmepotential und vorhandener Biomasse und zeigt daher ein etwas anderes Bild (Tab. 5 und 7). Die höchsten V_{max} -Werte für Glucose gibt es bei Rwb I, danach folgt Rwb III. Die niedrigsten Werte wurden für Btb II ermittelt, dazwischen liegen die anderen Untersuchungsstellen. Für Acetat sehen die Verhältnisse etwas anders aus. Die Maximalwerte treten bei Rwb I und Btb I auf, die Minimalwerte bei Rwb II, etwas darüber liegen die Ergebnisse bei Rwb III. Btb II und Btb III befinden sich dazwischen. Das bedeutet, daß das geringere spezifische Aufnahmepotential für Glucose durch die höhere Biomasse im Rohrwiesenbach mehr als kompensiert werden kann. Teilweise ist das auch für Acetat möglich, aber die Unterschiede der spezifischen Aufnahmepotentiale sind hier größer, so daß es nicht überall völlig gelingt.

Bei Rohrwiesenbach und Breitenbach wurden für 16 verschiedene aufnahmekinetische Parameter die Korrelationen der jeweils 3 Entnahmestellen untereinander ermittelt (Tab. 15 und 16). Am Rohrwiesenbach waren bei Rwb II und Rwb III 15 der 16 überprüften Parameter signifikant ($P \leq 0,05$) miteinander korreliert. Dabei waren in 14 Fällen die Korrelationen enger als zwischen Rwb I und Rwb II bzw.

Tab. 15. Korrelationen aufnahmekinetischer Parameter zwischen den Entnahmestellen des Rohrwiesenbaches. Erläuterung der Abkürzungen s. Tab. 16.

$V_{max}(\text{Glu/SOT})$	Rwb II — Rwb III	0,87***
	Rwb I — Rwb III	0,65***
	Rwb I — Rwb II	0,48*
$V_{max}(\text{Glu}/10^\circ)$	Rwb II — Rwb III	0,80***
	Rwb I — Rwb III	0,48*
$V_{max}/B(\text{Glu/SOT})$	Rwb II — Rwb III	0,77***
	Rwb I — Rwb III	0,64**
	Rwb I — Rwb II	0,57**
$V_{max}/B(\text{Glu}/10^\circ)$	Rwb II — Rwb III	0,73***
	Rwb I — Rwb III	0,55**
	Rwb I — Rwb II	0,44*
$T_t(\text{Glu/SOT})$	Rwb II — Rwb III	0,69***
	Rwb I — Rwb III	0,67***
	Rwb I — Rwb II	0,64**
$T_t(\text{Glu}/10^\circ)$	Rwb II — Rwb III	0,69***
	Rwb I — Rwb III	0,52*
	Rwb I — Rwb II	0,59**
$K_t + S_n(\text{Glu/SOT})$	Rwb II — Rwb III	0,54**
$K_t + S_n(\text{Glu}/10^\circ)$	Rwb II — Rwb III	0,68***
$V_{max}(\text{Ac/SOT})$	Rwb II — Rwb III	0,75***
	Rwb I — Rwb III	0,46*
	Rwb I — Rwb II	0,45*
$V_{max}(\text{Ac}/10^\circ)$	Rwb II — Rwb III	0,88***
$V_{max}/B(\text{Ac/SOT})$	Rwb II — Rwb III	0,71***
	Rwb I — Rwb III	0,69***
	Rwb I — Rwb II	0,65***
$V_{max}/B(\text{Ac}/10^\circ)$	Rwb II — Rwb III	0,63**
	Rwb II — Rwb III	0,85***
$T_t(\text{Ac/SOT})$	Rwb I — Rwb II	0,57**
	Rwb II — Rwb III	0,71***
$T_t(\text{Ac}/10^\circ)$	Rwb II — Rwb III	0,47*
	Rwb I — Rwb III	0,74***
$K_t + S_n(\text{Ac/SOT})$	Rwb I — Rwb III	0,49*
	Rwb I — Rwb II	

zwischen Rwb I und Rwb III. Bei Rwb II und Rwb III wurden auch etwa gleiche Werte für $K_t + S_n$ und V_{max}/B ermittelt. Vermutlich ist also die Zusammensetzung der Bakterienpopulationen der fließenden Welle an beiden Untersuchungsstellen recht ähnlich, die Unterschiede scheinen mehr quantitativer Art zu sein. Zu Rwb I bestehen von beiden Entnahmestellen aus größere Unterschiede bezüglich $K_t + S_n$ und V_{max}/B . Die aufnahmekinetischen Parameter sind jeweils in 9 von 16 überprüften Fällen miteinander korreliert, davon nur in einem Fall besser als zwischen Rwb II und Rwb III. In den meisten Fällen sind die Korrelationen zwischen Rwb I

und Rwb III enger als zwischen Rwb I und Rwb II. Eine Erklärung hierfür kann nicht gegeben werden.

Zwischen Rohrwiesenbach und Breitenbach ist kein direkter Vergleich möglich, da die Untersuchungen an beiden Bächen immer an verschiedenen Tagen mit oft unregelmäßigen Abständen durchgeführt wurden.

Tab. 16. Korrelationen aufnahmekinetischer Parameter zwischen den Entnahmestellen des Breitenbaches.

$V_{\max}(\text{Glu/SOT})$	Btb II — Btb III	0,81***
	Btb I — Btb III	0,78***
	Btb I — Btb II	0,53***
$V_{\max}(\text{Glu}/10^{\circ})$	Btb II — Btb III	0,75**
	Btb I — Btb III	0,64**
$V_{\max}/\bar{B}(\text{Glu/SOT})$	Btb II — Btb III	0,73**
	Btb I — Btb III	0,70**
$V_{\max}/B(\text{Glu}/10^{\circ})$	Btb II — Btb III	0,62*
$T_t(\text{Glu/SOT})$	Btb II — Btb III	0,78***
	Btb I — Btb III	0,58*
	Btb I — Btb II	0,75***
$T_t(\text{Glu}/10^{\circ})$	Btb II — Btb III	0,87***
	Btb I — Btb II	0,68***
$V_{\max}(\text{Ac/SOT})$	Btb I — Btb II	0,70**
$V_{\max}(\text{Ac}/10^{\circ})$	Btb II — Btb III	0,55*
$V_{\max}/B(\text{Ac}/10^{\circ})$	Btb II — Btb III	0,72**
$T_t(\text{Ac/SOT})$	Btb I — Btb II	0,73***
	Btb II — Btb III	0,82***
$K_t + S_n(\text{Ac}/10^{\circ})$	Btb II — Btb III	0,69**

Es bedeuten:

Ac Acetat-Aufnahme
 Glu Glucose-Aufnahme
 SOT Untersuchungen bei Standorttemperatur
 10° Untersuchungen bei Standardtemperatur 10,0°C
 *, **, *** s. Tab. 6.

Die Daten von Btb II und Btb III sind in 10 von 16 Fällen signifikant miteinander korreliert, und zwar immer enger als mit den Werten von Btb I. $K_t + S_n$ liegt an beiden Entnahmestellen etwa in der gleichen Größenordnung. V_{\max} und V_{\max}/B sind bei Btb III meist etwas höher. Diese Veränderung der Bakterienflora kann durch den Fischteichabfluß oberhalb von Btb III bedingt sein, vielleicht verändern sich die Populationen auch im Verlaufe der Fließstrecke von Btb II nach Btb III. Bei der Untersuchung der Fließgeschwindigkeiten (MARXSEN 1980a) wurde als mittlere Fließzeit des Wasserkörpers zwischen Btb II und Btb III 20 Minuten ermittelt, ein Wert, der natürlich je nach Wasserführung und Jahreszeit veränderlich ist, aber etwa einen mittleren Wert angeben dürfte. Die Fließzeit der Bakterien-

populationen ist aber sicherlich erheblich größer, denn die Bakterien werden immer nur ein Stück transportiert und sedimentieren dann wieder, so daß die Populationen mehr als 20 Minuten zur Verfügung haben, um sich veränderten Bedingungen anzupassen. Die Daten von Btb I und Btb II sind in 5 von 16 Fällen signifikant miteinander korreliert, die von Btb I und Btb III in 4 Fällen. $K_t + S_n$ ist bei Btb I meist etwas niedriger als bei Btb II und Btb III, ebenso V_{\max}/B von Glucose. Das spezifische Aufnahmepotential für Acetat bewegt sich etwa in der gleichen Größenordnung wie bei den unteren Entnahmestellen. Es gibt also einige Ähnlichkeiten zwischen Btb I und den beiden Untersuchungsstellen des Unterlaufes, allerdings nur in begrenztem Maße und auf jeden Fall weniger als zwischen Btb II und Btb III.

6. Vergleich mit anderen Untersuchungen, insbesondere Vergleich von Bach und See

Untersuchungen zur bakteriellen Aufnahme gelöster organischer Substanzen in Binnengewässern mittels aufnahmekinetischer Methoden liegen bisher vorwiegend aus Seen vor, Fließgewässer wurden nur ausnahmsweise erfaßt (Tab. 17). So liegt es nahe, die in dieser Untersuchung von Bächen erhaltenen und die bisher von Seen bekannten Daten aufnahmekinetischer Parameter vergleichend zu betrachten.

Seen sind weitgehend geschlossene Systeme im Gegensatz zu den offenen Systemen der Bäche und Flüsse. Natürlich sind die Begriffe „geschlossenes“ und „offenes“ System nicht absolut zu verstehen, sondern nur relativ zueinander (THIENEMANN 1953). Zwischen beiden Gewässerarten gibt es zahlreiche Übergangsformen.

Im Bach sind die Bakterien in der fließenden Welle weitgehend homogen verteilt. Es tritt keine Schichtung auf, im Gegensatz zu Seen, die vor allem während der Hauptproduktionszeit stark geschichtet sind.

Waldbäche, wie der Rohrwiesenbach, sind dauernd von ihren wesentlichen Primärproduzenten, die sich außerhalb des Gewässers befinden, getrennt, was — im Vergleich mit Seen — zu einem ganz andersartigen Verlauf der Nahrungsketten führt. Die tierischen Konsumenten ernähren sich direkt von allochthonem Material oder von Bakterien und Pilzen, die die partikulären und gelösten allochthonen organischen Substanzen umbauen und sie dabei oft durch Aufnahme von Stickstoff und dessen Einbau in Eiweißverbindungen wertvoller machen (KAUSHIK & HYNES 1971; BÄRLOCHER & KENDRICK 1973a,b; CUMMINS et al. 1973). Autochthone Primärproduzenten spielen als Nahrungsgrundlage in einem Waldbach praktisch keine Rolle (HYNES 1963, 1969; WUHRMANN 1974; MARXSEN 1980a).

In einem durch offenes Gelände fließenden Bach wie dem Breitenbach sind dagegen die bacheigenen Primärproduzenten von wesentlich größerer Bedeutung (WUHRMANN 1974; MARXSEN 1980a). Allerdings werden Makrophyten erst nach

nahmepotentiale für Glucose können nur auf die starke allochthone Beeinflussung des Baches zurückgeführt werden. Dabei bedeutet allochthone Beeinflussung sowohl Eintrag von partikulären und gelösten organischen Substanzen als auch direkt von Bakterien.

Die V_{\max} -Werte für Acetat, die ALLEN (1969) aus dem Lötjön mitteilt, sind deutlich höher als die im Rohrwiesenbach ermittelten Werte. Das zeigt, daß eine Übertragung der Ergebnisse von Untersuchungen der Aufnahme einer Substanz auf eine größere Fraktion der gelösten organischen Stoffe oder gar die Gesamtheit nicht ohne weiteres möglich ist.

Im Breitenbach werden trotz hoher Primärproduktion für Glucose keine höheren V_{\max} -Werte als im Rohrwiesenbach gemessen, im Gegenteil, sie liegen im allgemeinen sogar etwas darunter. Das wird durch die größeren Bakterienzahlen im Rohrwiesenbach bewirkt (MARXSEN 1980b). Die spezifischen Aufnahmepotentiale (Tab. 10, 11) sind dagegen im Breitenbach deutlich größer als im Rohrwiesenbach. Das Aufnahmepotential für Acetat ist im Breitenbach meist schon in den Originaldaten größer als im Rohrwiesenbach, nach Berechnung des spezifischen Aufnahmepotentials sind die Unterschiede noch deutlicher. Trotz wesentlich erhöhter Primärproduktion im Breitenbach gegenüber dem Rohrwiesenbach (Einzelheiten bei MARXSEN 1980a) bewegt sich das bakterielle Aktivitätspotential der fließenden Welle in beiden Bächen aber dennoch etwa in der gleichen Größenordnung, was mit dem im Breitenbach geringeren allochthonen Einfluß erklärbar ist. Verschiedene Herkunft und daher unterschiedliche Zusammensetzung der gelösten organischen Substanzen in beiden Bächen (MARXSEN 1980a) ergeben also ähnliche Gesamtaktivitäten; größere Biomasse und kleineres spezifisches Aufnahmepotential im Rohrwiesenbach, geringere Biomasse und höheres spezifisches Aufnahmepotential im Breitenbach gleichen sich jeweils etwa aus.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß in der fließenden Welle nur ein Teil der bakteriellen Aktivität des Bachsystems abläuft. Der größte Teil dürfte in den anderen Partialsystemen zu finden sein. Dabei vermittelt die fließende Welle zwischen allen und scheint daher für eine summarische Behandlung und einen ersten Ansatz zur Untersuchung der Rolle der Bakterien in Bächen besonders geeignet.

Die $K_t + S_n$ -Werte (Tab. 17) sind in der Tendenz bei beiden verwendeten Substraten im Breitenbach kleiner als im Rohrwiesenbach. Vermutlich sind sowohl die Substrataffinitäten (K_t) als auch die natürlichen Substratkonzentrationen (S_n) im Breitenbach geringer. Vergleicht man die $K_t + S_n$ -Werte für Glucose der hier untersuchten Bäche mit Ergebnissen von Seen verschiedenen Trophiegrades (ALLEN 1969; FRANCISCO 1971; MORGAN & KALFF 1972; OVERBECK 1975) oder eines Ästuars (CRAWFORD et al. 1974), so sind deren Daten meist niedriger (Tab. 17). Nur im mesotrophen Crooked Lake (Indiana, USA) erhielt WETZEL (1967) ähnlich hohe Werte für $K_t + S_n$. Die Ergebnisse von $K_t + S_n$ der Acetat-Aufnahme schwanken dagegen nach den Angaben von ALLEN (1969) und FRANCISCO (1971) sehr. Im Crooked Lake (WETZEL 1967) und in der hier vorgelegten Untersuchung be-

wegen sie sich in der gleichen Größenordnung wie die Werte der Glucose-Aufnahme. Über die Ursache dieses unterschiedlichen Verhaltens von $K_t + S_n$ kann nichts gesagt werden, solange die beiden Parameter K_t und S_n nicht getrennt werden können. DÜSING (1973) erhielt in der abwasserbelasteten Fulda wesentlich höhere $K_t + S_n$ -Werte, die im Verlaufe der Selbstreinigungsstrecke abnahmen. In der kaum verunreinigten Lüder und nach Abschluß der Selbstreinigung in der Fulda ergaben sich ähnliche Ergebnisse wie in Rohrwiesenbach und Breitenbach.

Die Werte für die Umsatzzeit („turnover time“, T_t) sind in verschiedenen Untersuchungen sehr unterschiedlich (Tab. 17). Sie ergeben sich als Quotient aus Substratkonzentration und natürlicher Aufnahmegeschwindigkeit bzw. als Quotient aus $K_t + S_n$ und V_{\max} (s. II.2). Damit ist T_t also von der natürlichen Substratkonzentration (S_n), der Affinität der Population zum Substrat (K_t) und dem Aufnahmepotential (V_{\max}) abhängig. Daher ist es nicht verwunderlich, daß aus den Daten der verschiedenen Untersuchungen keine einheitliche Tendenz ersichtlich ist. In den Fällen, in denen Autoren gleichzeitig Glucose- und Acetat-Aufnahme untersucht haben, liegen die Ergebnisse für beide Substrate etwa in der gleichen Größenordnung (WETZEL 1967; ALLEN 1969; FRANCISCO 1971). Das gilt auch für die vorliegende Untersuchung.

Die Unterschiede zwischen den Ökosystemen Bach und See — ein See ist ein weitgehend selbständiges System, dessen energetische und stoffliche Grundlage hauptsächlich die planktische Primärproduktion ist, im Gegensatz zu einem Bach, der in seiner Struktur und Funktion wesentlich von allochthonen Faktoren beeinflusst wird — werden besonders bei der Betrachtung des Aufnahmepotentials V_{\max} deutlich. Die Werte erreichen Beträge wie in eutrophen Seen. Die Primärproduktion ist dagegen im Rohrwiesenbach sehr gering ($22,2 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{Jahr} = 60,8 \text{ mg C/m}^2 \cdot \text{d}$, nach MARXSEN 1980a). Auch der Gehalt des Bachwassers an gelösten organischen Stoffen (MARXSEN 1980a) bewegt sich fast durchweg in einem Bereich wie in oligoproduktiven Seen (OHLE 1972), sicherlich auch eine Rückwirkung der starken bakteriellen Aktivität. Andererseits sind die hohen Werte der bakteriellen Aktivität nur erklärbar durch die Annahme von laufender Zufuhr organischer Substanzen (partikulärer und gelöster) und von Bakterien aus der Umgebung des Baches. Der Breitenbach hat eine wesentlich höhere Primärproduktion (geschätzt ca. $81\text{—}211 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{Jahr} = \text{ca. } 220\text{—}580 \text{ mg C/m}^2 \cdot \text{d}$, nach MARXSEN 1980a), bei gleichzeitig erheblich geringerem Eintrag an allochthoner organischer Substanz als im Rohrwiesenbach. Das Aufnahmepotential für Glucose und Acetat bewegt sich aber in beiden Bächen etwa in der gleichen Größenordnung.

V. Schlußbetrachtung

Der Einfluß der terrestrischen Umgebung auf die Bäche Rohrwiesenbach und Breitenbach ist bereits bei der Betrachtung von Chemismus, Primärproduktion,

CO₂-Dunkelfixierung sowie des Eintrags partikulären organischen Materials und der Bakterienzahl in der fließenden Welle deutlich geworden (MARXSEN 1980a, b). Dabei wurde auch die stärkere Beeinflussung des Waldbaches Rohrwiesenbach gegenüber dem Wiesenbach Breitenbach deutlich.

Schon der Vergleich von autochthoner Primärproduktion und Eintrag von grobpartikulärem organischen Material zeigte klar die in der Bilanz nur geringe Bedeutung der bacheigenen Primärproduktion im Rohrwiesenbach auf (MARXSEN 1980a): Primärproduktion 22,2 g C/m²·Jahr, Eintrag von grobpartikulärem organischen Material 634 g C/m²·Jahr (oberhalb Rwb III).

Weitere Belege für den Einfluß allochthoner Faktoren auf das ökologische Geschehen im Rohrwiesenbach finden sich in größerer Zahl. Die folgenden Angaben gelten für den Rohrwiesenbach, nachdem er die Quellwiese verlassen hat, also für die Untersuchungsstellen Rwb II und Rwb III. Als Beleg für den allochthonen Einfluß wäre zunächst die rotbraune Farbe des Wassers zu nennen, die ein deutlicher Hinweis auf das Vorkommen von „Humusstoffen“ ist, die im wesentlichen aus der Umgebung des Baches eingeschwemmt sein müssen. Der Anstieg der Konzentration der gelösten organischen Substanz (C_{org}) im Bachwasser mit zunehmender Wasserführung (W) — für diese Beziehung wurden Gleichungen der Form $\log C_{org} = a \cdot \log W + b$ berechnet — wurde mit anwachsender Zufuhr dieser Substanzen aus dem Einzugsgebiet des Baches bei steigender Wasserführung erklärt. Auch die Abweichung von dieser Beziehung in der Laubfallzeit bestätigt den allochthonen Einfluß auf den Bachchemismus (MARXSEN 1980a).

Die Bakterienzahlen (B) des Bachwassers nehmen mit steigender Wasserführung (W) zu. Hier konnten ebenfalls Gleichungen der Form $\log B = a \cdot \log W + b$ berechnet werden. Neben Aufwirbelung von Bakterien aus dem Sediment des Baches wurde zur Erklärung dieser beobachteten Beziehung auch hier Zufuhr aus der terrestrischen Umgebung angenommen (MARXSEN 1980b).

Die CO₂-Dunkelfixierung nimmt in der fließenden Welle des Rohrwiesenbaches (bei Rwb III) Werte von 14 bis 540%, im Mittel 71%, der Primärproduktion ein (MARXSEN 1980a). Zwar lassen sich hieraus keine exakten Werte für die bakterielle Biomassenbildung berechnen, aber es wird an diesen Zahlen die weit größere Bedeutung der heterotrophen mikrobiellen Prozesse gegenüber den photoautotrophen Prozessen, d.h. der Primärproduktion, deutlich. Energetische und stoffliche Grundlage der bakteriellen Aktivität kann dabei im wesentlichen nur die außerhalb des Baches stattfindende Primärproduktion sein. So ist es nicht verwunderlich, daß auch bei den aufnahmekinetischen Untersuchungen allochthone Einflüsse deutlich hervortreten.

Das spezifische Aufnahmepotential (V_{max}/B) für Glucose und Acetat ist im Waldabschnitt des Rohrwiesenbaches deutlich kleiner als im Wiesenabschnitt des Breitenbaches (Tab. 10). Die Bakterien in der fließenden Welle des Rohrwiesenbaches scheinen nicht so stark an die in geringen Konzentrationen vorkommenden, leicht abbaubaren organischen Substanzen angepaßt zu sein. Wahrscheinlich ist

ein größerer Teil der Bakterien an schwerer abbaubare Stoffe (Zellulose, Lignin und Zwischenprodukte des Abbaus) angepaßt als im Breitenbach. Leider lassen sich die Werte für K_t und S_n aus ihrem gemeinsamen Ausdruck K_t+S_n nicht trennen. Möglicherweise sind die K_t-Werte des Rohrwiesenbaches höher als die des Breitenbaches, was auch eine in dieser Hinsicht schlechter an geringe Konzentrationen von Glucose und Acetat angepaßte Bakterienflora bedeuten würde. Darauf deuten die im Rohrwiesenbach höheren Werte für K_t+S_n (Tab. 5, 7) und auch die in einleitenden Untersuchungen mit der Verdünnungsmethode ermittelten Einzelwerte für K_t und S_n hin (Tab. 4). Gesicherte Hinweise gibt es aber nicht.

Die Abnahme von V_{max}/B mit zunehmender Wasserführung (Abb. 24, 25) zeigt wahrscheinlich eine Veränderung der Zusammensetzung der Bakterienpopulation der fließenden Welle an. Der Anteil von Bakterien, die Glucose und Acetat nicht oder zumindest nicht so gut aufnehmen können, nimmt mit wachsender Wasserführung zu, was auf einen größer werdenden Anteil der an höhere Konzentrationen bzw. andere Substanzen angepaßten Bakterienflora des Bodens hindeutet. Allerdings wird die Abnahme des spezifischen Aufnahmepotentials durch die gleichzeitig stark zunehmende Zahl der Bakterien kompensiert.

Besondere allochthone Einflüsse konnten im Herbst zur Laubfallzeit beobachtet werden. In dieser Zeit wurden deutliche Maxima der spezifischen Aufnahmepotentiale ermittelt, und zwar zunächst von Acetat, anschließend von Glucose (Abb. 29, 30). Gleichzeitig trat in dieser Zeit auch ein Maximum der spezifischen CO₂-Dunkelfixierungsrate auf (MARXSEN 1980a). Vermutlich sind diese besonders hohen Werte die Folge der Anpassung der Bakterienpopulationen an leicht abbaubare gelöste organische Substanzen, die aus dem frisch gefallenem Laub gelöst wurden. Dafür sprechen auch die vor der Erhöhung der Werte von V_{max}/B teilweise angestiegenen Daten von K_t+S_n. So wird das in dieser Jahreszeit in Zusammenhang mit der absinkenden Temperatur erfolgende Abfallen des Aufnahmepotentials verzögert.

Im Wiesenbach Breitenbach ist die bacheigene Primärproduktion von wesentlich größerer Bedeutung als im Rohrwiesenbach. Hier liegen allerdings für den überwiegenden Teil der Primärproduktion nur Schätzwerte vor. Dennoch wird beim Vergleich mit den ermittelten Werten des Eintrags grobpartikulären organischen Materials deutlich (MARXSEN 1980a), daß auch hier die Zufuhr von allochthoner organischer Substanz von erheblicher Bedeutung für den Bach sein muß.

Beispiele für die geringere allochthone Beeinflussung des Breitenbaches wurden bereits früher genannt (MARXSEN 1980a, b). Hier sollen nur einige nochmals erwähnt werden. Betrachtet werden soll dabei nur der untere Abschnitt des untersuchten Bachverlaufes, der starken Makrophytenwuchs aufweist (Untersuchungsstellen Btb II und Btb III).

Die geringere Temperaturabhängigkeit der Bakterienzahlen in der fließenden Welle des Breitenbaches spricht für ihre autochthone Herkunft. Entsprechend läßt die Abnahme der Bakterienkonzentration mit zunehmender Wasserführung auf

eine im Vergleich zum Rohrwiesenbach geringere Einschwemmung allochthoner Mikroorganismen schließen (MARXSEN 1980b).

Die CO₂-Dunkelfixierung der fließenden Welle in Relation zur Primärproduktion ist im Breitenbach deutlich geringer als im Rohrwiesenbach: 9–72%, im Mittel 18% — ein Ausdruck der hier größeren Bedeutung der Primärproduktion. Auch ist die CO₂-Dunkelfixierung in der fließenden Welle im Gegensatz zum Rohrwiesenbach mit der Primärproduktion von Plankton und Aufwuchs korreliert (MARXSEN 1980a). Das weist auf eine Beziehung der bakteriellen Aktivität in der fließenden Welle zur Primärproduktion des Baches hin.

Auch die Betrachtung der aufnahmekinetischen Untersuchungen ergibt Hinweise sowohl auf den stärkeren Einfluß autochthoner Faktoren auf die Bakterienpopulationen der fließenden Welle im Breitenbach im Vergleich zum Rohrwiesenbach als auch auf das weitere Vorhandensein allochthoner Einflüsse.

Das spezifische Aufnahmepotential der Bakterienflora des Breitenbaches ist deutlich höher als das der Rohrwiesenbach-Flora (Tab. 10), was für eine bessere Anpassung an die angebotenen Substrate und deren Konzentrationen spricht. Die bessere Anpassung drückt sich möglicherweise auch in den niedrigeren Werten für $K_t + S_n$ (Tab. 5, 7) aus, die allerdings nicht sicher auf niedrigere K_t -Werte schließen lassen.

Die Abnahme von V_{max}/B mit zunehmender Wasserführung (Abb. 26), die bereits im Rohrwiesenbach beobachtet wurde, ist vermutlich auf die stärkere Zufuhr von nicht an die untersuchten Substrate Glucose und Acetat und deren im Bach vorkommende Konzentrationen angepaßten Bakterien zurückzuführen. Da mit steigender Wasserführung auch die Bakterienkonzentration im Bachwasser abnimmt, ergibt sich eine negative Korrelation von V_{max} und Wasserführung bei Btb II und Btb III (Tab. 6, 8).

Herbstliche Maxima von V_{max}/B traten auch im Breitenbach auf (Abb. 31–33). Sie wären hier allerdings erheblich schwächer ausgeprägt als im Rohrwiesenbach. Das entspricht dem weniger großen Eintrag von Laub in den Unterlauf des Breitenbaches. Erhöhte Werte für $K_t + S_n$ wurden nicht gemessen. Ob bzw. wie weit das herbsthliche Absterben der Makrophytenvegetation bei der Ausbildung der Maxima von V_{max}/B im Breitenbach eine Rolle spielt, muß offen bleiben. Es ist also auch im Breitenbach im Herbst ein verzögertes Absinken des Aufnahmepotentials für Glucose und Acetat zu beobachten.

Die Tendenzen, die für den Rohrwiesenbach als Waldbach und den Breitenbach als Wiesenbach ermittelt wurden, dürfen nicht ohne weiteres als für jeden Wald- oder Wiesenbach typisch angesehen werden. Natürlich ist der Einfluß allochthoner organischer Substanzen in einem Waldbach mit minimaler autochthoner Primärproduktion wesentlich größer als in einem Wiesenbach, der eine große bacheigene Makrophytenvegetation besitzt. Darüber hinaus spielen in diesem Fall sicher auch die für die beiden untersuchten Bachformen nicht typischen Unterschiede anderer Faktoren wie Temperatur, Wasserführung und Chemismus eine Rolle.

Was bisher für den Rohrwiesenbach als Waldbach und den Breitenbach als Wiesenbach gesagt wurde, galt nicht für die Untersuchungsstellen Rwb I und Btb I. Sie befinden sich an Abschnitten in Wiesen, besitzen aber keine nennenswerte Makrophytenvegetation; dafür ist der Eintrag an partikulären organischen Substanzen relativ hoch. Die Tendenzen, die für die beiden Bäche als Wald- oder Wiesenbäche ermittelt wurden, treten an den untypischen Untersuchungsstellen teilweise in widersprüchlicher Form auf, teilweise abgeschwächt oder gar nicht. Das entspricht ihrem Charakter als Übergangsabschnitte.

Bei Rwb I wurden gleiche Tendenzen wie für die unteren Untersuchungsstellen des Baches ermittelt bezüglich der Abhängigkeit der Konzentration der gelösten organischen Substanz von der Wasserführung und der Bakterienzahlen von der Temperatur (MARXSEN 1980a, b) sowie des spezifischen Aufnahmepotentials von der Wasserführung (Tab. 12, 13, Abb. 24). Die Herbstmaxima von V_{max}/B traten ebenfalls auf, allerdings nicht so stark wie bei Rwb II und Rwb III, aber deutlicher als bei Btb II und Btb III. Auch die Höhe des spezifischen Aufnahmepotentials (Tab. 10, 11) liegt zwischen den Werten der Untersuchungsstellen Btb II/Btb III und Rwb II/Rwb III. Eine Beziehung zwischen Wasserführung und Bakterienkonzentration konnte nicht gefunden werden (MARXSEN 1980b).

Bei Btb I wurden in den meisten Fällen Ergebnisse und Tendenzen ermittelt, die zwischen denen von Rwb II und Rwb III einerseits und Btb II und Btb III andererseits liegen. Das gilt für die Beziehungen der Wasserführung zur Konzentration der gelösten organischen Substanz und zum Bakteriengehalt sowie für die Beziehung zwischen Temperatur und Bakterienkonzentration (MARXSEN 1980a, b) und für die Ausprägung der herbsthlichen Maxima der spezifischen Aufnahmepotentiale (Abb. 27, 28). V_{max}/B läßt sich in seiner Größe nicht einordnen, eine Beziehung zur Wasserführung wurde nicht gefunden.

Das Aufnahmepotential für Glucose und Acetat der Bakterien der fließenden Welle zeigt an den jeweils 3 Untersuchungsstellen in Rohrwiesenbach und Breitenbach deutliche Beziehungen zu mehreren erfaßten Faktoren. Offensichtlich ist die Abhängigkeit von der Bakterienzahl, deren Größe wiederum wesentlich von Temperatur und Wasserführung bestimmt wird (MARXSEN 1980b), und die Temperaturabhängigkeit. Die Wasserführung übt ebenfalls einen Einfluß aus, wahrscheinlich indirekt über die Zusammensetzung der Biomasse. Außerdem ist die Menge und die Zusammensetzung der gelösten organischen Substanz von Bedeutung. Ähnliche Ergebnisse wie die aufnahmekinetische Methode liefert auch Bestimmung der CO₂-Dunkelfixierung, deren Beziehung zur Bakterienzahl, zur Temperatur und zum Angebot an gelösten organischen Substanzen gezeigt werden konnte (MARXSEN 1980a). Die Ergebnisse beider Methoden sind miteinander korreliert.

Neben den quantitativen Veränderungen der Biomasse der Bakterien an einer Untersuchungsstelle (MARXSEN 1980b) treten auch qualitative auf. Das ist aus der Betrachtung der jahreszeitlichen Dynamik der aufnahmekinetischen Parameter,

vor allem von V_{\max}/B , deutlich geworden. Verschiedenartig zusammengesetzte Bakterienpopulationen folgen zeitlich aufeinander, offensichtlich in Abhängigkeit von Wasserführung und gelösten organischen Substanzen. Der Einfluß gelöster organischer Stoffe konnte besonders deutlich im Herbst in Zusammenhang mit dem Laubfall gezeigt werden.

Beim Vergleich der verschiedenen Entnahmestellen wurde deutlich, daß nicht nur zwischen den beiden untersuchten Bächen, sondern auch innerhalb eines Baches schon nach wenigen km oder gar einigen 100 m deutliche Unterschiede in der Zusammensetzung der Bakterienpopulationen der fließenden Welle auftreten können. Das wird leichter verständlich, bedenkt man, daß die Bakterien für das Zurücklegen einer längeren Bachstrecke mehr Zeit brauchen als der fließende Wasserkörper, da sie immer nur ein Stück transportiert werden und dann sedimentieren, bis sie nach einiger Zeit wieder von der Wasserbewegung erfaßt werden.

VI. Anmerkungen

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 Unterstützung bei der Messung markierter Proben danke ich Fräulein I. MAU, Plön, herzlich, ebenso den Herren G. KOBISCHKE und Dr. H. J. KRAMBECK, Plön, für die Durchführung von Berechnungen und die Anfertigung von Zeichnungsvorlagen mit dem Computer. 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.

VII. Zusammenfassung

An zwei unverschmutzten Bächen des Schlitzerlandes zwischen Vogelsberg und Rhön in Osthessen wurden von Juli 1973 bis August 1974 Untersuchungen zur Aufnahme gelöster organischer Stoffe durch die Bakterien der fließenden Welle durchgeführt. Mit Hilfe ^{14}C -markierter Substanzen (Glucose, Acetat) wurden die aufnahmekinetischen Parameter V_{\max} (maximale Aufnahmegeschwindigkeit, Aufnahmepotential), $K_t + S_n$ (Summe aus der Aufnahmekonstanten K_t und der natürlichen Substratkonzentration S_n) und T_t („turnover time“, Umsatzzeit des Substrates) ermittelt.

Das Aufnahmepotential (V_{\max}) für Glucose erreichte Werte, die in dieser Größenordnung in euproduktiven Seen ermittelt wurden (Tab. 5, 17), während die Konzentration an gelösten organischen Stoffen im Wasser sich meist in einem Bereich wie in oligoproduktiven Seen bewegte. Die V_{\max} -Werte der Acetat-Aufnahme (Tab. 7, 17) lassen sich wegen des geringeren Vergleichsmaterials schwerer einordnen, scheinen aber etwas unter den bisher aus euproduktiven Seen mitgeteilten Daten zu liegen. Diese hohen Werte können mit dauernder allochthoner Zufuhr von Bakterien und gelöster organischer Substanz erklärt werden. Im Breitenbach, einem Wiesenbach, ist diese Zufuhr im Vergleich zum Waldbach

Rohrwiesenbach eingeschränkt, dagegen ist die autochthone Primärproduktion im Breitenbach wesentlich größer.

Als Faktoren, die V_{\max} von Glucose und Acetat beeinflussen, wurden hauptsächlich die Zahl der Bakterien (Tab. 6, 8), die Temperatur (Abb. 15, 20—23, Tab. 9), die Wasserführung und das Angebot an gelöster organischer Substanz ermittelt. Für die Beziehung des spezifischen Aufnahmepotentials (Aufnahmepotential/Bakterienzahl = V_{\max}/B) zur Temperatur (T) wurden Gleichungen der Form $(V_{\max}/B) = a \cdot e^{bT}$ berechnet (Tab. 9). Mit steigender Wasserführung (W) nahm das spezifische Aufnahmepotential (V_{\max}/B) in beiden Bächen ab (Tab. 12, 13, Abb. 24—26). Für diese Beziehung wurden Gleichungen der Form $\log(V_{\max}/B) = a \cdot \log W + b$ bzw. der Form $(V_{\max}/B) = a \cdot e^{bW}$ berechnet (Tab. 12, 13). Ursache der Abnahme von V_{\max}/B ist wahrscheinlich eine relative Zunahme von Bakterien, die für die Substrate Glucose und Acetat zumindest in den angebotenen Konzentrationsbereichen keine effektiven Aufnahmemechanismen besitzen. Das ungewöhnlich hohe spezifische Aufnahmepotential, das zur Zeit des Laubfalls beobachtet wurde (Abb. 27—33), wird als Anpassung der Bakterienpopulationen an die in dieser Zeit wahrscheinlich besonders hohen Konzentrationen leicht abbaubarer, gelöster organischer Substanzen gedeutet. Die Beziehungen der Umsatzzeit (T_t) zu den untersuchten Parametern zeigten entgegengesetzte Tendenzen im Vergleich mit denen der Beziehungen von V_{\max} zu den entsprechenden Parametern (Tab. 6, 8, Abb. 15).

Die Bakterienpopulationen der fließenden Welle in beiden Bächen unterscheiden sich deutlich. Das höhere spezifische Aufnahmepotential (Tab. 11) im Breitenbach weist auf eine bessere Anpassung der Bakterienflora an die vorhandenen geringen Substratkonzentrationen hin. Das läßt einen größeren Anteil autochthoner Gewässerbakterien in der fließenden Welle des Breitenbaches gegenüber dem Rohrwiesenbach vermuten.

Der allochthone Einfluß auf die Bakterienpopulationen der fließenden Welle im Rohrwiesenbach zeigt sich auch an der Abnahme des spezifischen Aufnahmepotentials mit zunehmender Wasserführung (Tab. 12, 13, Abb. 24, 25) und an den Maxima des spezifischen Aufnahmepotentials zur Laubfallzeit (Abb. 29, 30). Die negative Beziehung von V_{\max}/B zur Wasserführung im Breitenbach (Tab. 12, 13, Abb. 26) weist auf den auch hier vorhandenen allochthonen Einfluß hin, ebenso die herbstlichen Maxima von V_{\max}/B (Abb. 27, 28, 31—33), deren schwächere Ausprägung aber auch die geringere Bedeutung allochthoner Faktoren bestätigt.

Im fließenden Wasserkörper an einer Stelle eines Baches folgen im Laufe eines Jahres offenbar unterschiedlich zusammengesetzte Bakterienpopulationen in Abhängigkeit von mehreren Faktoren zeitlich aufeinander. Innerhalb einer Fließstrecke von einigen 100 m können bereits deutliche Unterschiede in der Zusammensetzung und Aktivität der Bakterien der fließenden Welle auftreten.

Summary

In two 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 uptake of dissolved organic compounds by suspended bacteria. By use of ^{14}C -labelled substances (glucose, acetate) the uptake kinetic parameters V_{\max} (maximum uptake velocity, uptake potential), $K_t + S_n$ (sum of the transport constant K_t and of the natural substrate concentration S_n) and T_t (turnover time) were determined.

The uptake potential (V_{\max}) of glucose was in a range which is known from euproductive lakes (Tabs. 5, 17), whereas the concentration of dissolved organic substances in the water was mostly in a range like that in oligoproductive lakes. The classification of the V_{\max} -values of the acetate uptake (Tabs. 7, 17) is more difficult because of the smaller amount of com-

parative data, but they seem to be a little smaller than the published results from eutrophic lakes. These high values can be explained by permanent allochthonous input of bacteria and dissolved organic substances. In the Breitenbach, an open grassland stream, this input is reduced in comparison with the woodland stream Rohrwiesenschbach, whereas the autochthonous primary production is much higher in the Breitenbach.

Factors which influence V_{max} of glucose and acetate are mainly the number of bacteria (Tabs. 6, 8), the temperature (Figs. 15, 20—23, Tab. 9), the stream discharge and the quantity and composition of dissolved organic substances. For the relationship between the specific uptake potential (uptake potential/number of bacteria = V_{max}/B) and temperature (T) equations of the form $(V_{max}/B) = a \cdot e^{bT}$ were calculated (Tab. 9). With increasing stream discharge (W) the specific uptake potential (V_{max}/B) decreased in both streams (Tabs. 12, 13, Figs. 24—26). For this relationship equations of the form $\log(V_{max}/B) = a \cdot \log W + b$, or of the form $(V_{max}/B) = a \cdot e^{bW}$ were calculated (Tabs. 12, 13). The decrease of V_{max}/B is probably caused by a relative increase of bacteria which, at least within the experimental range of substrate concentrations, have no effective systems for the uptake of glucose and acetate. The extraordinarily high specific uptake potential observed at the time of leaf fall (Figs. 27—33) is explained as an adaptation of the bacterial populations to concentrations of labile, dissolved organic substances which were probably exceptionally high at this time. The relationships of the turnover time (T) with the investigated parameters showed inverse trends in comparison with the trends of the relationships of V_{max} with the respective parameters (Tabs. 6, 8, Fig. 15).

The populations of the suspended bacteria in both streams are clearly different. The higher specific uptake potential (Tab. 11) in the Breitenbach suggests a better adaptation of the bacteria to the small substrate concentrations available. Therefore it is assumed that, in the Breitenbach, the suspended bacteria include of a higher portion of autochthonous water bacteria than those in the Rohrwiesenschbach.

Furthermore the allochthonous influence on the suspended bacterial populations in the Rohrwiesenschbach becomes evident in the decrease of the specific uptake potential with increasing stream discharge (Tabs. 12, 13, Figs. 24, 25) as well as in the maxima of the specific uptake potential at the time of leaf fall (Figs. 29, 30). The negative relationships of V_{max}/B with discharge in the Breitenbach (Tabs. 12, 13, Fig. 26) also shows the presence of allochthonous influence, just as the less pronounced autumnal maxima of V_{max}/B (Figs. 27, 28, 31—33) confirm the smaller importance of allochthonous influence in the Breitenbach.

Within the moving body of water at any given point of a stream bacterial populations of obviously different composition succeed each other during the course of the year. These successions are influenced by various environmental factors. Within a stream section about 100 m in length, clear differences in the composition and activity of suspended bacteria may occur.

VIII. Literatur

- ALBRIGHT, L. J. & WENTWORTH, J. W. (1973): Use of the heterotrophic activity technique as a measure of eutrophication. — *Environ. Poll.* 5: 59—72.
- ALLEN, H. L. (1967): Acetate utilization by heterotrophic bacteria in a pond. — *Hidrol. Közl.* 47: 295—297.
- (1968): Acetate in freshwater: Natural substrate concentrations determined by dilution bioassay. — *Ecology* 49: 346—349.
- (1969): Chemo-organotrophic utilization of dissolved organic compounds by planktic algae and bacteria in a pond. — *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 54: 1—33.
- (1971a): Dissolved organic carbon utilization in size-fractionated algal and bacterial communities. — *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 56: 731—749.

- ALLEN, H. L. (1971b): Primary productivity, chemo-organotrophy and nutritional interactions of epiphytic algae and bacteria on macrophytes in the littoral of a lake. — *Ecol. Monogr.* 41: 97—127.
- (1973): Dissolved organic carbon: Patterns of utilization and turnover in two small lakes. — *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 58: 617—624.
- 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.
- BARMAN, T. (1969): *Enzyme Handbook*. Vol. 1. — Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 499 S.
- BENDER, H. (1970): *Biologie und Biochemie der Mikroorganismen*. — Verlag Chemie, Weinheim, 313 S.
- BENEDETTO, L. C. (1975): Ökologie und Produktionsbiologie von *Agapetus fuscipes* CURT. im Breitenbach 1971—1972. — *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 45: 305—375.
- BRIGGS, G. E. & HALDANE, J. B. S. (1925): A note on the kinetics of enzyme action. — *Biochem. J.* 19: 338—339.
- COHEN, G. N. & MONOD, J. (1957): Bacterial permeases. — *Bact. Rev.* 21: 169—194.
- CRAWFORD, C. C.; HOBIE, J. E. & WEBB, K. L. (1974): The utilization of dissolved free amino acids by estuarine microorganisms. — *Ecology* 55: 551—563.
- 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.
- DIXON, M. & WEBB, E. C. (1971): *Enzymes*. — 2. Aufl., Longman Group Ltd., London.
- DOWD, J. E. & RIGGS, D. S. (1965): A comparison of estimates of Michaelis-Menten kinetic constants from various linear transformations. — *J. Biol. Chem.* 240: 863—869.
- DÜSING, F. (1973): Zur Stoffwechselfynamik der fließenden Welle: bakterieller Abbau gelöster organischer Komponenten. — Dissertation, Kiel, 154 S.
- FRANCISCO, D. E. (1971): Glucose and acetate utilization by the natural microbial community in a stratified reservoir. — Ph. D. Thesis, Univ. of North Carolina at Chapel Hill, 83 S.
- GOCKE, K. (1974a): Methodische Probleme bei Untersuchungen zur mikrobiellen Stoffaufnahme in Gewässern. — *Kiel. Meeresforsch.* 30: 12—23.
- (1974b): Untersuchungen über den Einfluß des Salzgehaltes auf die Aktivität von Bakterienpopulationen des Süß- und Abwassers. — *Kiel. Meeresforsch.* 30: 99—106.
- (1975): Studies on short-term variations of heterotrophic activity in the Kiel Fjord. — *Mar. Biol.* 33: 49—55.
- GÜMBEL, D. (1976): Emergenz-Vergleich zweier Mittelgebirgsquellen. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (18). — *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 50: 1—53.
- HAMILTON, R. D. & AUSTIN, K. E. (1967): Assay of relative heterotrophic potential in the sea: the use of specifically labelled glucose. — *Can. J. Microbiol.* 13: 1165—1173.
- HAMILTON, R. D.; MORGAN, K. M. & STRICKLAND, J. D. H. (1966): The glucose uptake kinetics of some marine bacteria. — *Can. J. Microbiol.* 12: 995—1003.
- HAMILTON, R. D. & PRESLAN, J. E. (1970): Observations on heterotrophic activity in the eastern tropical Pacific. — *Limnol. Oceanogr.* 15: 395—401.
- HAVELKA, P. (1976): Ceratopogoniden-Emergenz am Breitenbach und am Rohrwiesenschbach (1971—1972). Schlitzer Produktionsbiologische Studien (16). — *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 50: 54—95.
- HOBIE, J. E. (1966): Glucose and acetate in freshwater: Concentration and turnover rates. — In: H. L. GOLTERMANN & R. S. CLYMO (Hrsg.): *Chemical Environment in the Aquatic Habitat*: 245—251.
- HOBIE, J. E. & CRAWFORD, C. C. (1969a): Respiration corrections for bacterial uptake of dissolved organic compounds in natural waters. — *Limnol. Oceanogr.* 14: 528—532.

- HOBBIE, J. E. & CRAWFORD, C. C. (1969b): Bacterial uptake of organic substrate: new methods of study and application to eutrophication. — Verh. Internat. Verein. Limnol. 17: 725—730.
- HOBBIE, J. E. & WRIGHT, R. T. (1965): Bioassay with bacterial uptake kinetics: glucose in freshwater. — Limnol. Oceanogr. 10: 471—474.
- (1968): A new method for the study of bacteria in lakes: description and results. — Mitt. Internat. Verein. Limnol. 14: 64—71.
- HYNES, H. B. N. (1963): Imported organic matter and secondary productivity in streams. — Int. Congr. Zool. 16: 324—329.
- (1969): The enrichment of streams. — In: Eutrophication: causes, consequences, correctives. Proc. Symp. natn. Acad. Sci., Washington, D.C., S. 188—196.
- (1975): The stream and its valley. — Verh. Internat. Verein. Limnol. 19: 1—15.
- 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.
- KAUSHIK, N. K. & HYNES, H. B. N. (1971): The fate of dead leaves that fall into stream. — Arch. Hydrobiol. 68: 465—515.
- KEPES, A. (1963): Permeases: identification and mechanism. — In: N. E. GIBBONS (Hrsg.): Recent Progress in Microbiology. Univ. Toronto Press, S. 38—48.
- (1971): Specific transport systems in microorganisms. — Physiol. veg. 9: 11—23.
- KEPES, A. & COHEN, G. N. (1962): Permeation. — In: J. C. GUNSALUS & R. Y. STANIER (Hrsg.): The Bacteria. Vol. 4, Academic Press, New York, S. 179—221.
- KUNDIG, W. & ROSEMAN, S. (1971a): Sugar transport. I. Isolation of a phosphotransferase system from *Escherichia coli*. — J. Biol. Chem. 246: 1393—1406.
- (1971b): Sugar transport. II. Characterization of constitutive membrane-bound enzymes II of the *E. coli* phosphotransferase system. — J. Biol. Chem. 246: 1407—1418.
- MAHLER, H. R. & CORDES, E. H. (1971): Biological Chemistry. — 2. Aufl., Harper & Row, New York, Evanston, San Francisco, London, 848 S.
- 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. II. Die Zahl der Bakterien im Jahreslauf. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (23-2). — Arch. Hydrobiol., Suppl. 58: 26—55.
- MEIJERING, M. P. D. (1973): Quantitative Untersuchungen zur Drift und Aufwanderung von *Gammarus fossarum* KOCH in einem Mittelgebirgsbach. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (8). — Verh. dt. Ges. f. Ökol., Saarbrücken 1973: 143—147.
- MICHAELIS, L. & MENTEN, M. L. (1913): Die Kinetik der Invertinwirkung. — Biochem. Z. 49: 333—369.
- MOALDEDJ, K. (1975): Untersuchungen über oligocarophile Bakterien im Plußsee. — Dissertation, Kiel, 137 S.
- MORGAN, K. C. & KALFF, J. (1972): Bacterial dynamics in two high-arctic lakes. — Freshwat. Biol. 2: 217—228.
- MUNRO, A. L. S. & BROCK, T. D. (1968): Distinction between bacterial and algal utilization of substances in the sea. — J. gen. Microbiol. 51: 35—42.
- 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, 29 S.
- OHLE, W. (1972): Gelöste organische Stoffe, Aufnahme und Abgabe durch Planktonorganismen im See. — Gewässerschutz-Wasser-Abwasser 8: 1—56.
- OVERBECK, J. (1968): Bakterien im Gewässer — Ein Beispiel für die gegenwärtige Entwicklung der Limnologie. — Mitt. Max-Planck-Ges. 3: 165—182.
- (1971): Distribution pattern of phytoplankton and bacteria, microbial decomposition of organic matter and bacterial production in a eutrophic, stratified lake. — Proc. UNESCO IBP-Symposium on productivity problems of freshwaters, Poland 1970: 227—237.
- (1972): Zur Struktur und Funktion des aquatischen Ökosystems. — Ber. Dt. Bot. Ges. 85: 553—577.
- (1973): Über die Kompartimentierung der stehenden Gewässer — Beitrag zur Struktur und Funktion des limnischen Ökosystems. — Verh. dt. Ges. f. Ökol. Saarbrücken 1973: 211—223.
- (1975): Distribution pattern of uptake kinetic responses in a stratified eutrophic lake (Plußsee ecosystem study IV). — Verh. Internat. Verein. Limnol. 19: 2600—2615.
- 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.
- RINGE, F. (1974): Chironomiden-Emergenz 1970 in Breitenbach und Rohrwiesenbach. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (9). — Arch. Hydrobiol., Suppl. 45: 212—304.
- ROBINSON, G. G. C.; HENDZEL, L. L. & GILLESPIE, D. C. (1973): A relationship between heterotrophic utilization of organic acids and bacterial populations in West Blue Lake, Manitoba. — Limnol. Oceanogr. 18: 264—269.
- RODHE, W.; HOBBIE, J. E. & WRIGHT, R. T. (1966): Phototrophy and heterotrophy in high mountain lakes. — Verh. Internat. Verein. Limnol. 16: 302—313.
- ROTHFIELD, L. & FINKELSTEIN, A. (1968): Membrane biochemistry. — Ann. Rev. Biochem. 37: 463—496.
- RUCHTI, J. & KUNKLER, D. (1966): Enzymatische Bestimmung von Glucose, Fructose und Saccharose in Gewässern. — Schweiz. Z. Hydrol. 28: 62—68.
- SCHWOERBEL, J. (1972): Produktionsbiologische Aspekte in Fließgewässern. — Verh. dt. Zool. Ges. 65: 57—65.
- SEKI, T.; NAKAI, T. & OTOBE, H. (1972): Regional differences on turnover rate of dissolved materials in the Pacific Ocean at summer of 1971. — Arch. Hydrobiol. 71: 79—89.
- — — (1974): Turnover rate of dissolved materials in the Philippine Sea at winter of 1973. — Arch. Hydrobiol. 73: 238—244.
- SEPPÄNEN, H. & OJANEN, T. (1973): Glucose-14 uptake in Lake Hiidenvesi. — Aqua Fennica 1973: 95—102.
- STANLEY, P. M. & STALEY, J. T. (1977): Acetate uptake by aquatic bacterial communities measured by autoradiography and filterable radioactivity. — Limnol. Oceanogr. 22: 26—37.
- STRASKRABA, M. (1968): Der Anteil der höheren Pflanzen an der Produktion der stehenden Gewässer. — Mitt. Internat. Verein. Limnol. 14: 212—230.
- STRICKLAND, J. D. H. (1971): Microbial activity in aquatic environments. — Symp. Soc. gen. Microbiol. 21: 231—253.
- TAKAHASHI, M. & ICHIMURA, S. (1971): Glucose uptake in ocean profiles with special reference to temperature. — Mar. Biol. 11: 206—213.
- THIENEMANN, A. (1953): Fluß und See, ein limnologischer Vergleich. — Gewässer und Abwasser 1: 13—30.

- VACCARO, R. F.; HICKS, S. E.; JANNASCH, H. W. & CAREY, F. G. (1968): The occurrence and role of glucose in sea-water. — *Limnol. Oceanogr.* 13: 356—360.
- VACCARO, R. F. & JANNASCH, H. W. (1966): Studies on heterotrophic activity in seawater based on glucose assimilation. — *Limnol. Oceanogr.* 11: 596—607.
- — (1967): Variations in uptake kinetics for glucose by natural populations in seawater. — *Limnol. Oceanogr.* 12: 540—542.
- WETZEL, R. G. (1967): Dissolved organic compounds and their utilization in two marl lakes. — *Hidrol. Közl.* 47: 298—303.
- (1968): Dissolved organic matter and phytoplanktonic productivity in marl lakes. — *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* 14: 261—270.
- 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.
- WILLIAMS, P. J. leB. (1970): Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in sea. I. Size distribution of population and relationship between respiration and incorporation of growth substrates. — *J. mar. biol. Ass. U.K.* 50: 859—870.
- (1973): The validity of the application of simple kinetic analysis to heterogenous microbial populations. — *Limnol. Oceanogr.* 18: 159—165.
- WONG, J. T.-F. (1975): *Kinetics of Enzyme Mechanisms*. — Academic Press, London, 294 S.
- WRIGHT, R. T. & HOBBS, 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.
- WUHRMANN, K. (1974): Some problems and perspectives in applied limnology. — *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* 20: 324—402.

Anschrift des Verfassers:

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