

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

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

German copyright law applies.

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

Untersuchungen zur Produktionsbiologie des Planktons in der Kieler Bucht I¹⁾

Die zeitliche und räumliche Verteilung des Planktons und die quantitativen Beziehungen zwischen Plankton-, Chlorophyll- und Sestonbestimmungen.

Von Max GILLBRICHT.

Z u s a m m e n f a s s u n g.

1) Von Juni 1949 bis Juni 1950 wurden in sechs Meßreihen produktionsbiologische Untersuchungen beim Feuerschiff „Flensburg“ durchgeführt, wobei Temperatur, Salzgehalt, Sauerstoff, Phosphat, Nitrit, Chlorophyll, Seston und Plankton bestimmt wurden.

2) Nach der Darstellung des Jahresganges und der Vertikalverteilung des Planktons wird besonders seine Heterogenität untersucht.

3) Die Bedeutung der Sprungschicht für das Absinken des Phytoplanktons wird aufgezeigt. Die verminderte Sinkgeschwindigkeit in diesem Bereich führt zu einer starken Anreicherung.

4) Der Chlorophyllgehalt der Diatomeen und Peridineen wird für das freie Wasser bestimmt. Er ergibt sich als Mittel für die Diatomeen zu 6,8‰ und für die Peridineen zu 3,4‰ der Trockensubstanz.

5) Aus Chlorophyll- und Sestonbestimmungen und Planktonzählungen wird die Menge des chlorophyllfreien und des chlorophyllhaltigen Detritus berechnet. Der chlorophyllhaltige Anteil beträgt im Jahresmittel 400‰ von dem Trockengewicht des lebenden Planktons. Auf die biologische Wichtigkeit, den Jahresgang und die Bedeutung des chlorophyllhaltigen Detritus für die Ausbildung von Trübschichten wird hingewiesen.

6) Das Seston besteht im Jahresmittel nur zu 4,2‰ aus lebendem Plankton.

7) Sauerstoff und Phosphat vermitteln in ihrem spiegelbildlichen Tiefenverlauf einen guten Eindruck von der großen biologischen Bedeutung der ausgeprägten thermohalinen Sprungschicht des Spätsommers. Bei den Nitritkurven sind nur selten starke Gradienten zu beobachten.

In der Zeit von Juni 1949 bis Juni 1950 wurden auf dem Feuerschiff „Flensburg“ hydrographische und planktologische Untersuchungen durchgeführt, die zum Ziel hatten, Art und Umfang der Planktonproduktion zu bestimmen und deren Verknüpfung mit den hydrographischen und hydrochemischen Faktoren für das Gebiet der Kieler Bucht darzulegen²⁾. Derartige produktionsbiologische Arbeiten erfordern zunächst die Bestimmung des jeweils vorhandenen Planktonbestandes, aber die praktische Durchführung der Aufgabe stößt aus mancherlei Gründen auf Schwierigkeiten. Die Verteilung des Planktons ist in unserem Gebiet sehr unregelmäßig, wie weiter unten ausführlich zu zeigen sein wird, so daß erst Mittelwerte aus zahlreichen Messungen brauchbare Ergebnisse zu liefern vermögen. Daher ist die Verwendung serienfähiger Methoden die Voraussetzung jeglichen erfolgreichen Arbeitens. Das von HENSEN (1887) eingeführte Verfahren des Auszählens der einzelnen Individuen ist sehr zeitraubend und wird deshalb heute nur noch wenig geübt, obwohl LOHMANN (1908) diese Arbeitsweise durch Umrechnungen der Individuenzahlen auf Planktonvolumina erheblich vervollkommnete und so qualitativ unterschiedliche Proben besser vergleichen konnte. In neuerer Zeit wird durch das „umgekehrte Mikroskop“ nach UTERMÖHL die Verwendung von Schöpfproben möglich und so die für quantitative Untersuchungen recht fragwürdige Benutzung von Netzen überflüssig. Dieses Verfahren wurde auch bei den vorliegenden Untersuchungen benutzt und zwar

¹⁾ Gekürzte Fassung der Dissertation des Verfassers: Univ. Kiel Juli 1951 mit dem Titel: „Produktionsbiologische Untersuchungen in der Kieler Bucht (Auf Grund eigener Messungen beim Feuerschiff „Flensburg“ in den Jahren 1949 und 1950).“

²⁾ Ich möchte an dieser Stelle allen denen danken, die mit Rat und Tat die Durchführung der Untersuchung unterstützt haben, besonders Herrn Dozenten Dr. KREY für die Anregung und ständige Förderung, Herrn Prof. WUST, der als Direktor des Instituts für Meereskunde einen Arbeitsplatz und den Forschungskutter „Südfall“ zur Verfügung stellte, sowie dem Wasser- und Schiffsamt Kiel für die Arbeitsmöglichkeit auf dem Feuerschiff „Flensburg“.

in der Weise, daß das Nannoplankton im unfiltrierten Seewasser bestimmt wurde, während die größeren und selteneren Formen mit Hilfe des KOLKWITZ-Siebes angereichert wurden.

Dem Ziele, den Planktonbestand zu bestimmen, dienen in neuerer Zeit in zunehmendem Maße Methoden, welche nicht mehr die Einzelindividuen durch Zählung erfassen, sondern durch physikalische und chemische Hilfsmittel ganze Organismengruppen summarisch bestimmen. Im Vordergrund steht hier vor allem die von HARVEY (1934) eingeführte Pigmentbestimmung, die als unmittelbares Maß für das Phytoplankton gilt. So erschien es denn notwendig, den quantitativen Zusammenhang zwischen Phytoplanktonvolumen und Chlorophyllgehalt einmal systematisch zu untersuchen. Zur Ergänzung wurde auch noch die neuerlich durch KREY (1950) entwickelte Sestonbestimmung herangezogen. Abgerundet wurden diese Messungen durch Ermittlung der Temperatur und des Salz-, Sauerstoff-, Phosphat- und Nitritgehaltes des Seewassers³⁾.

Bei der Beurteilung der Ergebnisse ist es jedoch erforderlich, die Eigenheiten des Untersuchungsgebietes entsprechend in Rechnung zu stellen, denn manche Besonderheit in der Planktonentwicklung mag hierauf zurückzuführen sein. Die ständigen Verschiebungen der verschiedenen Wasserkörper geben der Kieler Bucht ihr hydrographisches Gepräge (WATTENBERG, 1949). Von besonderer Wichtigkeit ist die während eines großen Teils des Jahres ausgeprägte thermohaline Sprungschicht, und auch Landeinflüsse dürften in der Flensburger Förde vorhanden sein. Es läßt sich jedoch zeigen, daß das Gebiet biologisch einheitlicher ist als nach den obigen Angaben zu erwarten⁴⁾, so daß den durch die Untersuchungsreihen erhaltenen Jahrespflanzen sicherlich eine Realität zukommt.

A. Das Plankton.

Für die sechs vorliegenden Meßperioden wurden aus den Planktonzählungen zunächst die Volumina der verschiedenen Organismen je Liter berechnet und daraus Mittelwerte aus sämtlichen Beobachtungstiefen für die einzelnen Gruppen bestimmt. Die so erhaltenen Zahlen ergeben in weitgehender Übereinstimmung die bereits von LOHMANN (1908) gefundenen Jahreskurven (Abb. 1). Der Gesamtverlauf zeigt deutlich die qualitative Verschiedenheit von Frühjahrs- und Herbstplankton. Die Diatomeen haben im Frühjahr eine Massenentwicklung und verschwinden dann plötzlich fast vollständig. Erst im Spätsommer treten sie wieder in etwas größeren Zahlen auf, die aber bei weitem nicht die Frühjahrswerte erreichen. Die Peridineen fallen in der ersten Hälfte des Jahres kaum ins Gewicht und zeigen erst im Herbst das Maximum ihrer Entfaltung. Das Zooplankton folgt in seiner Entwicklung in großen Zügen dem Phytoplankton (s. aber S. 187), bleibt jedoch an Masse zumeist weit zurück.

Wenn wir diese Beobachtungen deuten wollen, so müssen wir uns zunächst einmal der Vertikalverteilung des Phytoplanktons zuwenden. Betrachten wir vorerst nur die Diatomeen als unbewegliche Formen. Sie gedeihen in der obersten, stark durchleuchteten Schicht des Wassers. In unserem Gebiet erstreckt sich die

³⁾ Die Proben wurden in einem Tiefenabstand genommen, der bei der ersten Meßreihe 5 m, späterhin jedoch nur 2,5 m betrug. Die größte Meßtiefe war 27 m bei einer Wassertiefe von ca. 28 m. Das Wasser für die einzelnen Proben wurde mit Hilfe von Isolier- und Kippwasserschöpfern mit einem Inhalt von 1,5 bzw. 1,2 l gewonnen. Mit dieser Menge mußten sämtliche Bestimmungen durchgeführt werden. Die Planktonproben mußten jeweils (bis zwei Stunden) vor oder nach den übrigen genommen werden.

⁴⁾ Hier muß, wie auch in späteren Fällen, für den ausführlichen Beweis auf die Dissertation des Verfassers (GILLBRICHT, 1951) verwiesen werden.

Assimilationszone im Jahresmittel von 1,5 bis 6,6 m, wie in Teil II der Arbeit zu zeigen sein wird. Das Plasma und vor allem die Kieselpanzer der Zellen haben ein größeres spezifisches Gewicht als das umgebende Wasser; obwohl das gespeicherte Fett diesen Unterschied etwas vermindert, bleibt ein Untertrieb vorhanden. Die Diatomeen sinken daher ständig ab, denn eine Eigenbewegung, die dies verhindern könnte, steht ihnen nicht zur Verfügung; ebenso kann eine große spezifische Oberfläche die Sinkgeschwindigkeit höchstens vermindern aber nicht aufheben. Aus diesem Grunde müßten die Diatomeen also bei völlig ruhigem Wasser in kurzer Zeit von der Oberfläche verschwunden sein. Die sich ständig abspielenden Vermischungsvorgänge (Turbulenz) bringen aber stets einen Teil von ihnen in die Assimilationszone zurück⁵⁾.

Doch auch die Turbulenz verhindert das Absinken nicht, denn sie hält lediglich einen Teil der Zellen länger an der Oberfläche, um einen anderen desto schneller in die Tiefe zu reißen. Ferner ist zu bedenken, daß bei den Austauschvorgängen Oberflächenwasser durch planktonarmes Tiefenwasser ersetzt wird. Der Verlust des Oberflächenwassers an Plankton durch diesen Vorgang wird daher um so größer sein, je planktonärmer das Tiefenwasser ist. Wird die Durchmischung sehr stark, wie es regelmäßig im Winter zu beobachten ist, so werden die vertikalen Unterschiede innerhalb des Wasserkörpers fast gänzlich ausgeglichen. Eine Zunahme des Phytoplanktons ist unter diesen Bedingungen nicht möglich, da sie sich gleichmäßig auf die gesamte Wassersäule erstrecken müßte. Das bei der starken Verwirbelung aber immer nur kurzfristig im engen Assimilationsbereich befindliche Plankton ist in dieser Jahreszeit zu solchen Wachstumsleistungen jedoch nicht fähig. Das fast völlige Fehlen des Phytoplanktons während der Wintermonate findet darin seine Erklärung.

Sehen wir von den Besonderheiten des Winters ab, und betrachten wir die häufig auftretende Vertikalverteilung der Diatomeen, wie sie in Abb. 2 und 5 in einigen Beispielen aufgeführt ist, so ist die Erklärung hierfür relativ einfach: Die Diatomeen haben ihr Maximum in der Assimilationszone, die nach STEEMANN NIELSEN (1937) und nach unseren eigenen Beobachtungen bis etwa 5 bis 8 m hinabreicht. Infolge des ständigen Absinkens müssen die größten Zellzahlen etwa an der unteren Grenze der Wachstumszone erwartet werden, während zum Boden hin dann mit einer Abnahme infolge von Abbau- und Zehrungsvorgängen zu rechnen ist. Es ist allerdings nur selten möglich, diesen Zustand rein ausgeprägt anzutreffen. Vielmehr treten fast regelmäßig im Bereich der Sprungschicht Abweichungen von dem eben geschilderten Idealzustand der Vertikalverteilung auf, da es in diesem zu einer Anreicherung des Phytoplanktons kommt, wie Abb. 2 und 5 zeigen.

Die Anreicherung des Planktons im Gebiet der Sprungschicht läßt sich erklären, wenn wir in diesem Bereich mit einer verminderten Sinkgeschwindigkeit rechnen. Diese Annahme bedarf jedoch einer näheren Untersuchung. Hierzu betrachten wir die absinkenden Diatomeenmassen am Ende des Frühjahrsmaximums vom 19. bis 23. März 1950 (Abb. 3), die sich gerade im Gebiet der halinen Sprungschicht (Abb. 4) befinden. Unter Berücksichtigung der durch Salzgehaltmessungen bestimmten Wasserverschiebung während der Beobachtungszeit ergibt sich die mittlere Sinkgeschwindigkeit mehrerer Species zu täglich 1 m. Wir müssen jedoch zunächst noch damit rechnen, daß das Ergebnis durch Auftriebswasser beeinflusst

⁵⁾ Zur mathematischen Behandlung des Problems siehe SVERDRUP, JOHNSON und FLEMING (1946); RILEY, STOMMEL und BUMPUS (1949).

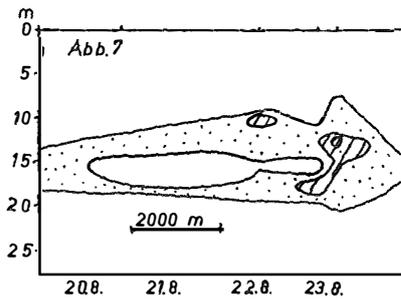
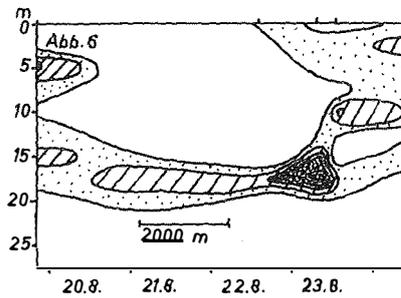
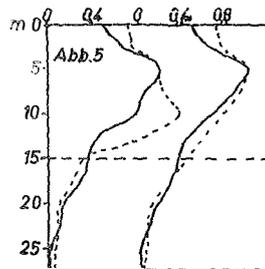
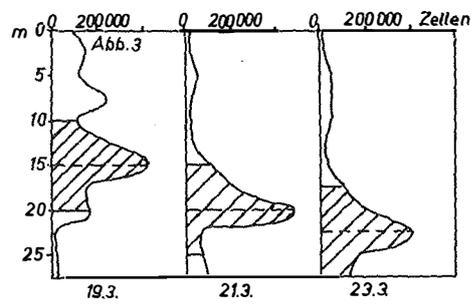
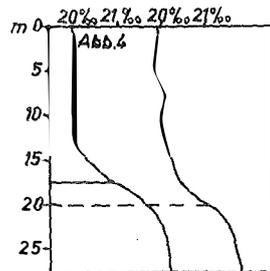
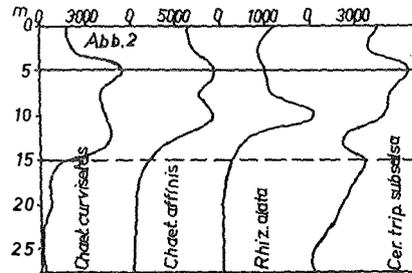
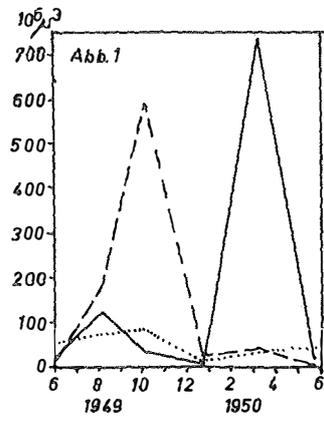
wird. Eine Auswertung von Abb. 4 zeigt aber, daß die Veränderung des Salzgehaltes während der Beobachtungszeit offenbar auf einen Zustrom salzarmen Oberflächenwassers und auf ein Abströmen salzreichen Tiefenwassers zurückzuführen ist, so daß man nicht mit aufquellendem Wasser rechnen kann. Wir sind also berechtigt, die von uns in dem betrachteten Bereich bestimmte Sinkgeschwindigkeit der Diatomeen mit den Angaben anderer Autoren (GRAN, 1915; ALLEN, 1932; RILEY, 1949; SVERDRUP, JOHNSON und FLEMING, 1946 usw.) zu vergleichen, die übereinstimmend eine tägliche Fallstrecke von etwa 5 m angeben. Mithin scheint die häufig beobachtete Diatomeenanreicherung in der Nähe der Sprungschicht die Folge einer in jenem Gebiet verminderten Sinkgeschwindigkeit zu sein.

Es ist nun sehr viel schwieriger, die bisher nur für die unbeweglichen Diatomeen angestellten Betrachtungen auch auf die Peridineen auszudehnen, denn von einer ausschließlich passiven physikalischen „Sinkgeschwindigkeit“ kann hier nicht gesprochen werden. Es spielen vielmehr bei den kinetischen Formen eine Reihe physiologischer Faktoren eine Rolle, die im einzelnen nicht übersehen werden können. Diese Verhältnisse sollen nunmehr für den Oktober überprüft werden (Abb. 5), da zu dieser Zeit die günstigen Lebensbedingungen eine stabile Planktonmenge zur Folge hatten. Der Maßstab wurde so gewählt, daß der Wert aus 5 m gleich 1 gesetzt wurde. Bei den Diatomeen findet sich eine starke Anreicherung oberhalb der in 15 m angedeuteten Sprungschicht (linke Kurve), während bei den Peridineen eine solche weniger ausgeprägt ist.

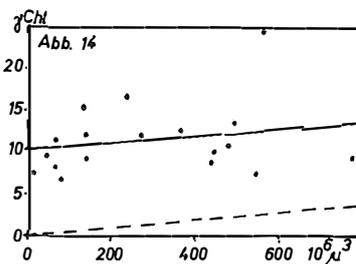
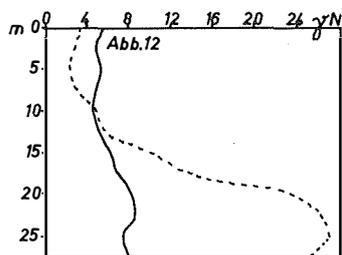
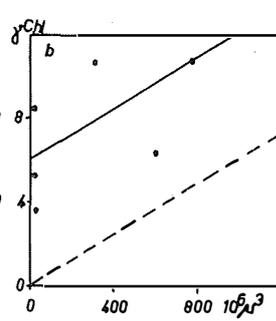
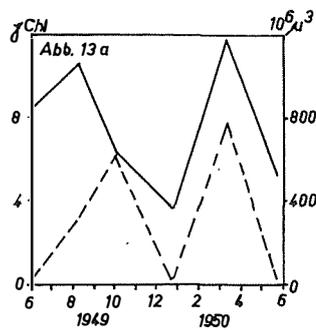
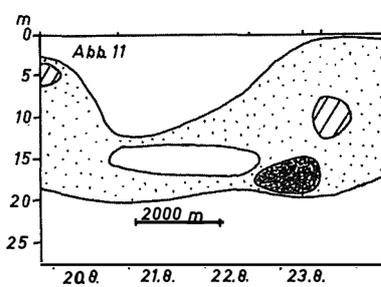
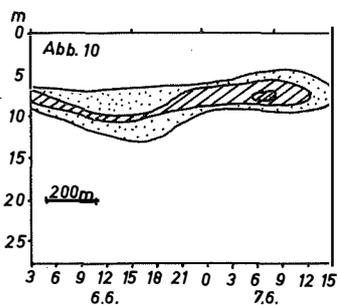
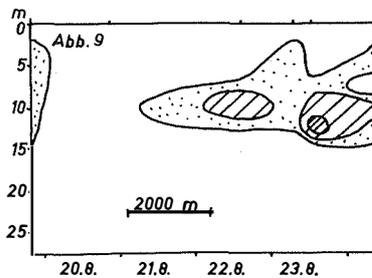
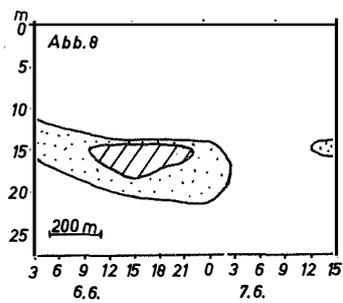
Der ideale Tiefenverlauf des Planktons wird also bei beiden Kurven durch die Sprungschicht gestört. Es soll daher versucht werden, die Vertikalverteilung, die beim Fehlen einer Sprungschicht zu erwarten wäre, zu konstruieren. Bei den Peridineen macht dies keine Schwierigkeiten, weil die geringe Abweichung in 10 m

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Taf. 6).

- Abb. 1: Jahresgang der Diatomeen (ausgezogen), der Peridineen (unterbrochen) und des Zooplanktons (punktiert). Die Mengen sind als Planktonvolumina angegeben. (Alle derartigen Werte beziehen sich jeweils auf 1 l Seewasser.)
- Abb. 2: Vertikale Verteilung verschiedener Planktonarten im Oktober 1949 (Mittelwerte). Die thermohaline Sprungschicht ist unterbrochen, die untere Grenze der Assimilationszone ausgezogen eingetragen. —
- Abb. 3: Vertikalkurven von *Chaetoceros curvisetus* vom 19., 21. und 23. März 1950. Das absinkende Maximum ist schraffiert eingetragen.
- Abb. 4: Vertikalkurven des Salzgehaltes vom 19. und 23. März 1950. Sprungschicht vom 19. ausgezogen, vom 23. unterbrochen.
- Abb. 5: Vertikalkurven der Peridineen (ausgezogen) und der Diatomeen (unterbrochen) im Oktober 1949. Links unkorrigiert, rechts korrigiert. Weitere Erklärung im Text.
- Abb. 6: Bei dieser und den folgenden Abbildungen wechseln die Werte der einzelnen Isolinien von Fall zu Fall, aber die Schraffuren werden stets in gleicher Reihenfolge verwandt: Weiß, Punkte, weite Schraffur, enge Schraffur. Flächen, deren Planktongehalt so groß ist, daß das Einzeichnen der vielen Isolinien nicht möglich ist, sind dunkel gehalten. Verteilung von *Ceratium tripos subsalsa* im August 1949. Jede Isolinie entspricht 1 500 Zellen.
- Abb. 7: Verteilung von *Chaetoceros curvisetus* im August 1949. Jede Isolinie entspricht 50 000 Zellen.



Tafel 6



Tafel 7

Tiefe vernachlässigt werden kann. Es ergibt sich dann die rechte Kurve (Abb. 5). Bei den Diatomeen dagegen muß die starke Ansammlung von 7,5 bis 12,5 m ausgeglichen und die dort angereicherte Planktonmasse gleichmäßig auf den unteren Kurventeil verteilt werden, da beim Fehlen einer Sprungschicht die Diatomeen schon weiter abgesunken sein müßten. Weil die Planktonmenge im Gebiet der Anreicherung etwa 20% mehr beträgt als beim gleichmäßigen Verlauf der Vertikalkurve zu erwarten wäre, müssen die Tiefenwerte entsprechend um diesen Betrag erhöht werden (rechte Kurve). Die beiden so erhaltenen Kurven zeigen fast den gleichen Verlauf. Da wir weiterhin annehmen können, daß Peridineen und Diatomeen etwa in gleicher Schnelligkeit der Zersetzung anheimfallen, so muß auch ihre Abnahme unterhalb der Assimilationszone auf Grund von Abbau- und Zehrungsvorgängen in gleichen Zeiten gleich sein. Die Vertikalkurven zeigen also an, in welcher Zeit beide Organismengruppen bis zu den einzelnen Tiefen abgesunken sind und bilden so ein relatives Maß für deren Sinkgeschwindigkeit, so daß für unsere Betrachtungen die „Sinkgeschwindigkeit“ beider Gruppen als gleich angenommen werden kann.

Aus Abb. 5 ist ferner ersichtlich, daß die beweglichen Peridineen im Bereich der Sprungschicht viel weniger angereichert werden als die Diatomeen. Wollen wir den Grund hierfür erkennen, so müssen wir zunächst die Vorgänge in dieser Schicht betrachten. Da die Wassermassen der Ober- und Unterschicht sich nicht in Ruhe befinden, sondern verschiedenen Strömungen unterworfen sind, ist das Gebiet der Sprungschicht als Grenzfläche zwischen den beiden Bewegungen zu betrachten. In dem betreffenden Bereich ist mithin mit dem Auftreten von Konvektionszellen zu rechnen, wie sie STOMMEL (1949) für die Oberfläche beschreibt. In ihnen werden kleine Partikel, die relativ langsam absinken, festgehalten. Die unbeweglichen Diatomeen, die beim Absinken diese Zone erreichen, müssen daher in diesem Gebiet in größerer Zahl anzutreffen sein, so daß sich ein ausgeprägtes Maximum beobachten läßt. Die Peridineen haben hingegen offenbar bis zu einem gewissen Grade die Fähigkeit, die auftretenden Turbulenzkörper zu vermeiden (negative Rheotaxis?), deren räumliche Ausdehnung demnach nicht groß sein kann. Übrigens weist auch WYRTKI (1950b) auf Grund von Trübungsmessungen auf die Anreicherung kleiner Partikel an Strömungsgrenzflächen hin.

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Taf. 7).

- Abb. 8: Verteilung von *Chaetoceros curvisetus* im Juni 1950. Jede Isolinie entspricht 30 000 Zellen.
- Abb. 9: Verteilung von *Rhizosolenia alata* im August 1949. Jede Isolinie entspricht 12 000 Zellen.
- Abb. 10: Verteilung von *Skeletonema costatum* im Juni 1950. Jede Isolinie entspricht 100 000 Zellen.
- Abb. 11: Verteilung des Volumens des gesamten Phytoplanktons im August 1949. Jede Isolinie entspricht $300 \times 10^6 \mu^3$.
- Abb. 12: Vertikalkurven des Nitrits vom Oktober 1949 (ausgezogen) und vom Juni 1950 (unterbrochen).
- Abb. 13: a) Jahresgang des Chlorophylls (ausgezogen) und des Phytoplanktons (unterbrochen). Chlorophyll in $\gamma \text{ l}^{-1}$ und Phytoplankton in $10^6 \mu^3$ angegeben. b) Lineare Beziehung zwischen Chlorophyll- und Phytoplanktonmenge. Berechnete (ausgezogen) und parallel hierzu durch den Nullpunkt gehende Gerade (unterbrochen).
- Abb. 14: Beziehung zwischen Chlorophyll und Phytoplanktonvolumen. August 1949.

Die Vertikalverteilung kann aber noch weiteren Einflüssen unterworfen sein. So ist z. B. stets damit zu rechnen, daß durch Strömungen Wassermassen verschiedener Herkunft übereinandergelagert werden. Vor allem aber muß dem Umstand Rechnung getragen werden, daß die Planktonbevölkerung der Assimilationszone sich nur selten im stabilen Zustand befindet. Fast immer nimmt sie zu oder ab, wenn es sich vielleicht auch nur um kurzfristige Schwankungen handelt. Jede derartige Änderung führt aber sofort zu Unregelmäßigkeiten in der Vertikalkurve. Welche Verhältnisse sich im freien Wasser wirklich beobachten lassen, sei im folgenden Abschnitt gezeigt.

1. Die Heterogenität der Planktonverteilung.

Einen Einblick in die vertikale und horizontale Planktonverteilung ermöglichen Isoplethekarten der einzelnen Arten aus dem Monat August 1949 (6 Serien in 5 Tagen) und aus dem Monat Juni 1950 (5 Serien in 36 Stunden). Die Isoplethen des Salzgehaltes zeigen in beiden Fällen einen ruhigen Verlauf. Während die vertikale Verteilung des Planktons direkt abzulesen ist, fehlen für die horizontale Ausbreitung objektive Werte, weil die Verschiebung der Wassermassen nicht genau bekannt ist, jedoch läßt sie sich aus dem Oberflächenstrom wenigstens größenordnungsmäßig bestimmen, obschon in der Tiefe und vor allem im Bereich der Strömungsgrenzfläche, die vom Plankton bevorzugt wird, bisweilen erheblich andere Verhältnisse herrschen dürften, so daß der Längenmaßstab nur annähert die Größe der Planktonwolken vermitteln kann.

Aus den Abb. 6 bis 11 ist die Größe der Heterogenität zu ersehen. Schon nach wenigen Kilometern ist in den hiesigen Gewässern eine qualitativ und quantitativ erheblich andere Bevölkerung zu erwarten. Vor allem die Abb. 8 und 9 zeigen die einzelnen getrennten Wolken einer Art. Die Gesamtmenge des Phytoplanktons ist hingegen etwas ausgeglichener verteilt (Abb. 11). Auffallend ist fernerhin der Planktonreichtum der tieferen Schichten, auf den schon mehrfach hingewiesen wurde. Eine ähnliche Heterogenität ist auch für das Zooplankton zu erwarten, jedoch erlauben die hier angewandten Methoden hierüber keine Angaben.

2. Der Ablauf der jahreszeitlichen Entwicklung.

Versuchen wir nun, die jahreszeitliche Entwicklung des Planktons zu erklären, so ergibt sich folgendes Bild: Die lebhafteste Zirkulation des Winters läßt eine starke Planktonbevölkerung nicht aufkommen, denn zusammen mit der geringen Lichtintensität erlauben die starke Turbulenz und Konvektion nur eine unbedeutende Assimilation, die kaum Absink- und Zehrungsvorgänge zu kompensieren vermag. So sind im zeitigen Frühjahr nur relativ wenig Zellen vorhanden, die nach der Stabilisierung der Wassermassen und der Erhöhung des Lichtangebotes genügend lange zur Vermehrung in der Assimilationszone verweilen können. Die Planktonverteilung bei Beginn des Wachstums ist also mehr oder weniger unregelmäßig. Liegen die einzelnen Keimzellen einer Art zu weit auseinander, so lassen sie keine geschlossene Population entstehen, sondern jede führt nur zur Bildung einer mehr oder weniger großen Wolke der betreffenden Species. Andere Arten mögen im gleichen Gebiet viel ausgeglichener verteilt sein. Diese ganze Entwicklung spielt sich innerhalb weniger Tage ab, und da das Anwachsen der Bevölkerung eine Exponentialfunktion darstellt, werden bereits nach kurzer Zeit sehr große Zellzahlen erreicht. Als bald treten aber Außenfaktoren in Erscheinung, die die Teilungsrate begrenzen. Die geringe noch übrige Nährsalzmenge läßt eine weitere Planktonwucherung nicht zu. Es mag auch eine direkte oder indirekte (Zersetzungs-

produkte, S. 188) Lichtschwächung durch das Plankton die Assimilationszone und damit die Lebensbedingungen einengen, so daß die hauptsächlich durch Absinkvorgänge bedingten Verluste nicht mehr kompensiert werden können. Die Planktonbevölkerung fällt daher in der Assimilationszone ebenschnell ab, wie sie wenige Tage zuvor angewachsen ist, während in der Tiefe noch große Diatomeenwolken langsam zu Boden sinken, denn die geringe Wassertemperatur läßt die Diatomeen zum großen Teil kaum zersetzt den Boden erreichen; in wärmeren Jahreszeiten dagegen finden sich in der Tiefe nur bedeutungslose Planktonreste. Diese Besonderheit in den Frühjahrsmonaten bringt es mit sich, daß bisweilen noch lange Zeit später große Nitritmengen als Folge der Zersetzung des Frühjahrsplanktons am Boden zu finden sind. Das ist sonst selten derartig ausgeprägt zu beobachten (Abb. 12).

Diese Remineralisation der Nährstoffe in der Tiefe kommt jedoch dem in späteren Sommermonaten sich entwickelnden Plankton der oberen Wasserschichten nur in geringem Maße zugute, weil sich inzwischen eine starke thermohaline Sprungschicht ausgebildet hat, so daß sich Abbau- und Wachstumsvorgänge jetzt in zwei verschiedenen Wasserkörpern abspielen, zwischen denen wegen des großen Dichteunterschiedes ein nur geringer und langsam verlaufender Austausch stattfindet. So ist zunächst in den folgenden Sommermonaten eine geringe Planktonbevölkerung zu finden. Erst zum Herbst bessern sich die Verhältnisse merklich, wenn der Gehalt an Nährsalzen in den oberen Wasserschichten infolge der langsam³ stattfindenden Austauschvorgänge wieder soweit angestiegen ist, daß die Voraussetzung für eine neue Massenentwicklung des Planktons gegeben ist. Die qualitative Zusammensetzung des Phytoplanktons hat sich inzwischen gänzlich gewandelt. Die im Frühjahr vorherrschenden Diatomeen sind im Verlaufe des Sommers mehr und mehr durch die Peridineen ersetzt worden. Dieser Wechsel ist hauptsächlich durch die Zunahme der Wassertemperatur bedingt, denn schon während des Frühjahrsmaximums scheinen einige Diatomeenarten (z. B. *Lauderia glacialis*) aus diesem Grunde vorzeitig ihr Wachstum einzustellen (s. auch SVERDRUP, JOHNSON und FLEMING, 1946). In Bezug auf das Lichtbedürfnis ist ein Unterschied zwischen den beiden großen Gruppen des Phytoplanktons nicht festzustellen. Besondere Licht- und Schattenformen (STEEMANN NIELSEN, 1939) lassen sich bei einer derart dünnen Assimilationszone natürlich nicht beobachten.

B. Die quantitativen Beziehungen zwischen Plankton-, Chlorophyll- und Seston Gehalt.

1. Plankton und Chlorophyll.

Als Ergebnis der Untersuchungen über den nach KREY (1939) bestimmten Chlorophyllgehalt seien zunächst Jahreskurven des Phytoplanktons und Chlorophylls angeführt (Abb. 13). Bei der Annahme, daß Chlorophyllmessungen unmittelbar als Maß für die Phytoplanktonmenge gelten, sollte zwischen beiden Kurven eine völlige Übereinstimmung bestehen. Das ist jedoch nur teilweise der Fall. Immerhin aber läßt sich der Versuch unternehmen, die theoretisch zu fordernde lineare Beziehung zu berechnen. Wir finden dabei, daß

$$1 \text{ } \gamma \text{ Chlorophyll} = 181 \cdot 10^6 \mu^3 \text{ Phytoplankton}^6) \text{ entspricht.}$$

⁶⁾ Die Einheit $10^6 \mu^3$ wurde gewählt, weil sie bei einem spez. Gewicht von 1 gerade 1 γ , der Größenordnung der übrigen Bestimmungen, entspricht

Von besonderer Bedeutung ist die Tatsache, daß die Gerade nicht durch den Nullpunkt läuft. Zum Planktonvolumen 0 sollte auch die Chlorophyllmenge 0 gehören. Da dies nicht der Fall ist, muß ein Teil des Chlorophylls (im Mittel $6 \gamma l^{-1}$) nicht an das Phytoplankton, sondern wahrscheinlich an den Detritus gebunden sein. Ähnliche Beobachtungen gibt auch RILEY (1941) an. Abb. 13b vermittelt einen guten Eindruck, wie gering im Mittel die Menge des Planktonchlorophylls gegenüber dem an Detritus gebundenen Chlorophyll ist. Nun schwankt der Chlorophyllgehalt des Detritus sicherlich von Probe zu Probe in weiten Grenzen. Daher ist die Anwendung dieses Verfahrens an zwei Voraussetzungen gebunden:

Die Menge des Planktonchlorophylls darf neben dem zufällig verteilten Detrituschlorophyll nicht zu gering sein, sonst ist die Streuung der Meßwerte im Vergleich zum Anstieg der Geraden viel zu groß. Das Ergebnis ist dann sehr unzuverlässig. Und die Verteilung des an den Detritus gebundenen Chlorophylls muß völlig unabhängig von der des Planktonchlorophylls sein. Im anderen Falle ist die Streuung nicht zufällig, sondern beeinflußt den Verlauf der Geraden.

Diese zweite Voraussetzung ist bei der Jahreskurve sicher nicht gegeben, denn es läßt sich sehr wohl ein gewisser Zusammenhang zwischen den beiden Kurven erkennen. Auf Kosten des Detritus kann also ein zu hoher Chlorophyllgehalt des Phytoplanktons vorgetäuscht werden. Dieser Fehler wurde dadurch eliminiert, daß jede Meßperiode für sich ausgewertet wurde. Hierbei schieden die Werte vom Juni 1949, vom Januar 1950 und vom Juni 1950 aus, da die Planktonmengen zu gering waren. Die übrigen drei ergaben:

August 1949 (Abb. 14):

Anm.: n = Anzahl der Messungen, a = mittlerer Chlorophyllgeh. des Detritus.

$$n = 18 \quad 1 \gamma \text{ Chlorophyll} = 212,0 \cdot 10^6 \mu^3 \text{ Phytoplankton}$$

$$1000 \cdot 10^6 \mu^3 \text{ Phytoplankton} = 4,71 \gamma \text{ Chlorophyll}$$

$$(\text{= } 1 \text{ mm}^3, \text{ etwa } 100 \gamma \text{ Trockensubstanz})$$

$$a = 10,07 \gamma \text{ Chlorophyll.}$$

Die unterbrochene Gerade gibt bei den Abbildungen den Zusammenhang zwischen Chlorophyll und Plankton nach Abzug des Detrituschlorophylls an. Auf ihr sollten die Meßpunkte liegen, wenn kein Detrituschlorophyll vorhanden wäre.

Oktober 1949 (Abb. 15):

$$n = 50 \quad 1 \gamma \text{ Chlorophyll} = 272,2 \cdot 10^6 \mu^3 \text{ Phytoplankton}$$

$$1000 \cdot 10^6 \mu^3 \text{ Phytoplankton} = 3,67 \gamma \text{ Chlorophyll}$$

$$a = 3,75 \gamma \text{ Chlorophyll.}$$

Da in diesem Falle viel Chlorophyll an das Plankton gebunden war, scharen sich die Meßpunkte relativ eng um die Gerade.

März 1950 (Abb. 16):

$$n = 63 \quad 1 \gamma \text{ Chlorophyll} = 145,6 \cdot 10^6 \mu^3 \text{ Phytoplankton.}$$

$$1000 \cdot 10^6 \mu^3 \text{ Phytoplankton} = 6,87 \gamma \text{ Chlorophyll}$$

$$a = 7,05 \gamma \text{ Chlorophyll.}$$

Fassen wir die Ergebnisse der drei Beobachtungsperioden zusammen, so erhalten wir:

Tabelle 1

	a	1 γ Chlorophyll =
August 1949	10,07 γ Chlorophyll	212,0 $10^6 \mu^3$ Phytoplankton
Oktober 1949	3,75 γ Chlorophyll	272,2 $10^6 \mu^3$ Phytoplankton
März 1950	7,05 γ Chlorophyll	145,6 $10^6 \mu^3$ Phytoplankton.

Die drei im vorhergehenden Abschnitt betrachteten Meßperioden weisen sowohl in bezug auf den Chlorophyllgehalt des Detritus als auch auf den spezifischen Chlorophyllgehalt des Phytoplanktons recht beachtliche Unterschiede auf. Hier sollen uns zunächst nur die Verhältnisse hinsichtlich der qualitativen Zusammensetzung des Phytoplanktons beschäftigen, dessen spezifischer Chlorophyllgehalt nach den drei vorliegenden Werten während der Sommermonate beträchtlich abnimmt. Es ist naheliegend, hierfür vorzugsweise die Änderung der Planktonbevölkerung in bezug auf Diatomeen und Peridineen verantwortlich zu machen. Es wurden daher die drei für das Phytoplankton ermittelten Chlorophyllwerte als Funktion des jeweiligen Anteils der beiden Hauptgruppen des Phytoplanktons betrachtet (Abb. 17)⁷⁾. Die Auswertung dieser Darstellung ergibt dann für den Chlorophyllgehalt reinen Peridineen- bzw. Diatomeenplanktons:

Peridineen:	1 γ Chlorophyll =	277,4 $10^6 \mu^3$ Phytoplankton
Diatomeen:	1 γ Chlorophyll =	136,1 $10^6 \mu^3$ Phytoplankton.

Das Verhältnis

Planktonvolumen der Peridineen	je 1 γ Chlorophyll =	2,04 : 1 zeigt, daß
Planktonvolumen der Diatomeen	je 1 γ Chlorophyll	

mit ausreichender Wahrscheinlichkeit das Volumen Diatomeen doppelt so viel Chlorophyll enthält wie das gleiche Volumen Peridineen. Rechnen wir nun unter Zugrundelegung der Relation 2 : 1 für die Werte vom August und März die Volumina der Peridineen auf die äquivalente Diatomeenmenge um und im Oktober Diatomeen in Peridineen, so erhalten wir:

August 1949:	n = 18	1 γ Chlorophyll =	128,1 $10^6 \mu^3$ Diatomeen
Oktober 1949:	n = 50	1 γ Chlorophyll =	277,3 $10^6 \mu^3$ Peridineen
März 1950:	n = 63	1 γ Chlorophyll =	146,0 $10^6 \mu^3$ Diatomeen.

Für den Anteil des Chlorophylls am Detritus ergibt sich:

	a direkt	a nach Umrechnung
August 1949	10,07 γ	9,81 γ
Oktober 1949	3,75 γ	3,67 γ
März 1950	7,05 γ	7,08 γ

Als Mittel erhalten wir aus den drei Ergebnissen unter Berücksichtigung ihrer aus der Zahl der Meßpunkte resultierenden unterschiedlichen Wertigkeit:

Tabelle 2

1 γ Chlorophyll =	139,4 $10^6 \mu^3$ Diatomeen	
1 γ Chlorophyll =	278,8 $10^6 \mu^3$ Peridineen	$\pm 3,8\%$
oder auf 1000 $10^6 \mu^3$ umgerechnet:		
1000 $10^6 \mu^3$ Diatomeen	=	7,16 γ Chlorophyll
1000 $10^6 \mu^3$ Peridineen	=	3,58 γ Chlorophyll.

	Dia %	Per %	$10^6 \mu^3$ Phytoplankton je 1 γ Chlorophyll
7) Per = Peridineen Dia = Diatomeen			
März 1950	94,4	5,6	145,6
August 1949	43,7	56,3	212,0
Oktober 1949	5,2	94,8	272,2

Die beiden letzten Abschnitte zeigen also: Ein Teil des Chlorophylls ist nicht an das Phytoplankton gebunden, sondern mit dem Detritus vergesellschaftet. Auch das Planktonchlorophyll repräsentiert je nach der qualitativen Zusammensetzung des Planktons durchaus unterschiedliche Volumina. Diese Tatsachen sind zu beachten, wenn Chlorophyllmessungen einen Anhalt für die Produktionsgröße geben sollen.

2. Das Seston.

Nachdem klargestellt ist, daß die Chlorophyllmenge der untersuchten Proben nur z. T. vom lebenden Phytoplankton stammt, während ein nicht unbeträchtlicher Anteil vom Detritus herrührt, erhebt sich die Frage, welcher Anteil des Gesamtsestons kein Chlorophyll enthält, und wie groß die Menge des chlorophyllhaltigen Detritus ist.

a) Der chlorophyllfreie Anteil des Sestons.

Der chlorophyllfreie Anteil des Sestons läßt sich sehr einfach ermitteln, wenn wir entsprechend der oben beschriebenen Relation Plankton/Chlorophyll die Beziehung Chlorophyll/Seston aufstellen. Daraus ergibt sich der Wert a , der dem chlorophyllfreien Anteil entspricht. Da für dieses Verfahren die Anzahl der Meßwerte im August zu gering war, läßt sich die Beziehung nur für die Angaben vom Oktober und März auswerten, für die in Abb. 18 und 19 die Ergebnisse wieder gegeben sind.

Für diese Beobachtungszeiträume liefert die Rechnung folgende Werte:

Oktober 1949 (Abb. 18):

$$\begin{aligned} n &= 39 & S &= \text{Seston} \\ & & a &= \text{mittlerer Gehalt an chlorophyllfreiem Seston} \\ 1000 \gamma S &= 42,69 \gamma \text{ Chlorophyll} \\ a &= 780 \gamma \text{ chlorophyllfreies Seston} \end{aligned}$$

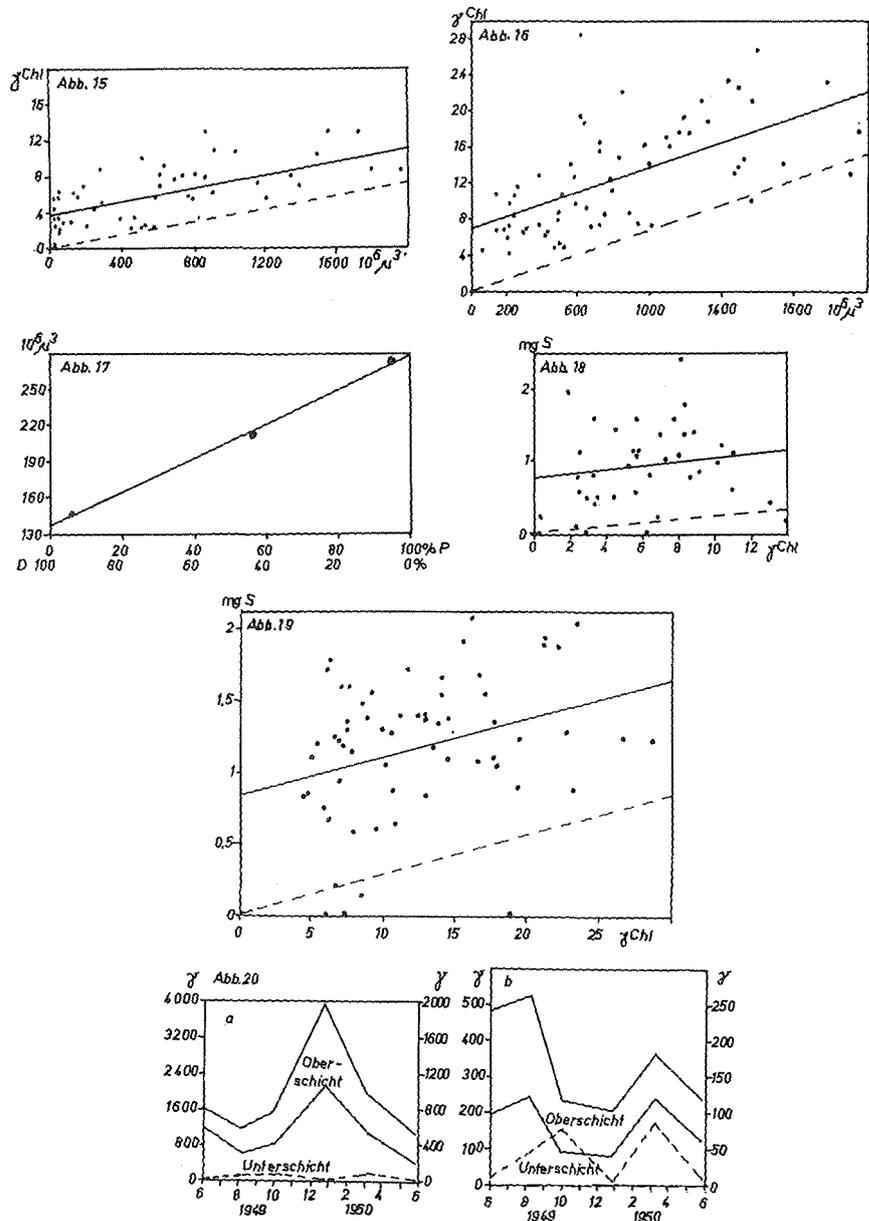
März 1950 (Abb. 19):

$$\begin{aligned} n &= 63 & 1000 \gamma S &= 37,46 \gamma \text{ Chlorophyll} \\ a &= 850 \gamma \text{ chlorophyllfreies Seston.} \end{aligned}$$

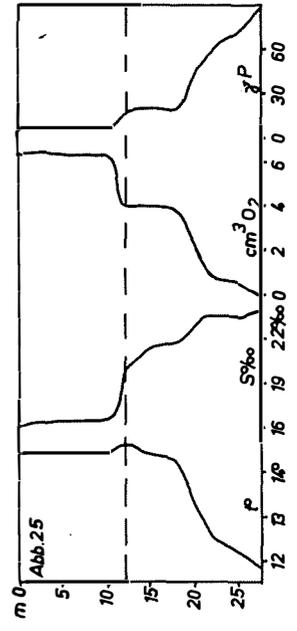
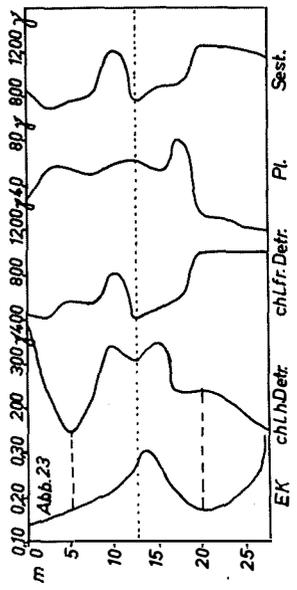
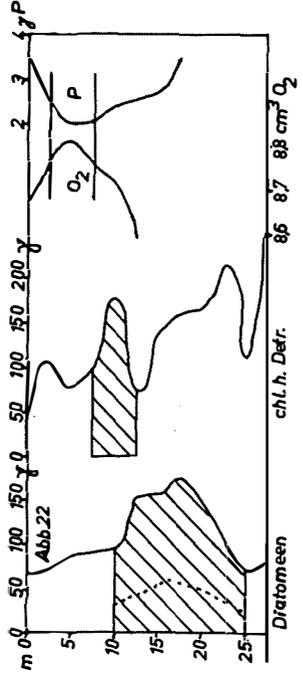
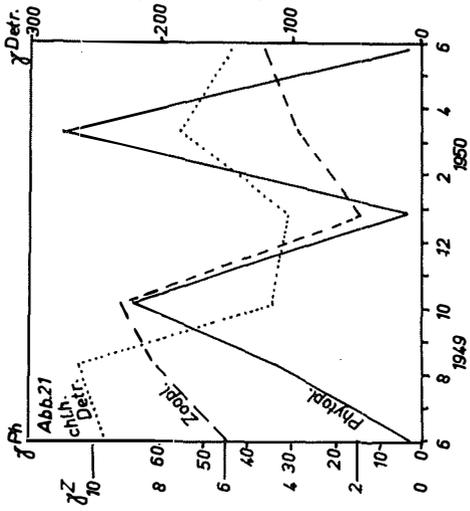
Stellen wir die Ergebnisse graphisch dar (Abb. 18 und 19), so erkennen wir nicht nur, wie sehr die Meßpunkte um die Gerade streuen, sondern auch, welchen

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Taf. 8).

- Abb. 15: Beziehung zwischen Chlorophyll und Phytoplanktonvolumen. Oktober 1949.
 Abb. 16: Beziehung zwischen Chlorophyll und Phytoplanktonvolumen. März 1950.
 Abb. 17: Beziehung zwischen Chlorophyllgehalt und qualitativer Zusammensetzung des Phytoplanktons. Die Volumenangabe des Planktons bezieht sich jeweils auf 1 γ Chlorophyll.
 Abb. 18: Beziehung zwischen Chlorophyll und Seston. Oktober 1949.
 Abb. 19: Beziehung zwischen Chlorophyll und Seston. März 1950.
 Abb. 20: Jahresgang des chlorophyllfreien (a) und des chlorophyllhaltigen (b) Detritus und des Planktons. Der linke Maßstab gilt jeweils für die Unter- und Oberschicht, der rechte für das Mittel der gesamten Wassersäule. Die unterbrochene Kurve gibt die Menge des Planktons nach dem rechten Maßstab wieder.



Tafel 8



Tafel 9

großen Anteil die chlorophyllfreie Komponente des Sestons an dessen Masse hat. Da die Sestonmenge jeweils aus 0,5 l Wasser bestimmt wurde, ergibt sich, auf 1 l bezogen, schon eine methodische Streuung von 0,4 mg (KREY, 1950).

b) Der chlorophyllhaltige Detritus.

Um nun auch den chlorophyllhaltigen Detritus zu ermitteln, ist es nur noch notwendig, von dem chlorophyllhaltigen Rest des Sestons, der chlorophyllhaltiges Plankton zusammen mit dem chlorophyllhaltigen Anteil des Detritus umfaßt, das Gewicht des chlorophyllhaltigen Phytoplanktons abzuziehen. Bei unseren Untersuchungen wurde aber lediglich das Planktonvolumen bestimmt. Wir können daher dessen Gewicht erst dann ermitteln, wenn die Beziehung Planktonvolumen/trockensubstanz bekannt ist. Hierüber finden wir Angaben bei BRANDT und RABEN (1920), die in sorgfältigen Untersuchungen in den Gewässern unseres Gebietes im Mittel zu folgendem Ergebnis kamen:

1000 $10^6 \mu^3$ (1 mm³) Plankton = 106,1 γ Trockensubstanz \pm 3,15 %. Unter Verwendung dieses Wertes können wir die Rechnung durchführen. Zunächst bestimmen wir den mittleren Sestongehalt der beiden Meßperioden. Nach Abzug des oben ermittelten chlorophyllfreien Sestons verbleibt der chlorophyllhaltige Anteil des Sestons, von dem wir schließlich die aus Zählungen ermittelte und auf Trockensubstanz umgerechnete Phytoplanktonmenge abziehen.

Für den Oktober 1949 erhalten wir dann:

mittlerer Sestongehalt S	= 931 γ (n = 39)
— chlorophyllfreier Sestonanteil	= --780 γ (s. S. 182)
	= 151 γ
— Trockengewicht des Phytoplanktons	= -- 68,71 γ (n = 50)
	= 82,29 γ Trockengew.
chlorophyllhaltiger Detritus	= 82,29 γ Trockengew.
dessen Chlorophyllgehalt (S. 181)	= 3,67 γ Chlorophyll

daraus folgt:

1 γ Chlorophyll = 22,4 γ chlorophyllhaltiger Detritus (Trockengewicht).

Entsprechend ergibt sich für den März 1950:

mittlerer Sestongehalt S	= 1192 γ (n = 63)
— chlorophyllfreier Sestonanteil	= -- 850 γ (s. S. 182)
	= 342 γ
— Trockengewicht des Phytoplanktons	= -- 87,66 γ (n = 63)
	= 254,34 γ Trockengew.
chlorophyllhaltiger Detritus	= 254,34 γ Trockengew.
dessen Chlorophyllgehalt (S. 181)	= 7,08 γ Chlorophyll

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Taf. 9).

- Abb. 21: Jahreskurve des Phytoplanktons (ausgezogen), des Zooplanktons (unterbrochen) und des chlorophyllhaltigen Detritus (punktiert).
- Abb. 22: Vertikalkurven der Diatomeen, des chlorophyllhaltigen Detritus, des Sauerstoffs und des Phosphats. Mittelwerte vom 19. bis 23. März 1950.
- Abb. 23: Vertikalkurven der Trübung, der verschiedenen Sestonkomponenten und des Gesamtsestons. Mittelwerte vom August 1949. Die thermohaline Sprungschicht ist punktiert eingetragen.
- Abb. 25: Vertikalkurven der Temperatur, des Salzgehaltes, des Sauerstoffs und des Phosphats vom 19. Oktober 1949.

daraus folgt:

1 γ Chlorophyll = 35,9 γ chlorophyllhaltiger Detritus (Trockengewicht).

Als Mittel erhalten wir aus beiden Meßreihen:

1 γ Chlorophyll = 29 γ chlorophyllhaltiger Detritus (Trockengew.) \pm 23%.

Vergleichen wir dieses Ergebnis mit dem Chlorophyllgehalt des Phytoplanktons (Tab. 4 S. 185): 1 γ Chlorophyll = 14,8 γ Diatomeen (Trockengew.)

= 29,6 γ Peridineen (Trockengew.).

Es ergibt sich, daß der Chlorophyllgehalt des Planktons und des chlorophyllhaltigen Detritusanteils in der gleichen Größenordnung liegt. Die Übereinstimmung der Werte für Peridineen und Detritus ist nur eine zufällige, aus der keine weiteren Schlüsse gezogen werden können.

Die Bestimmung des Chlorophyllgehaltes der untersuchten Proben hat es uns also ermöglicht, unter Verwendung der Seston- und Planktonwerte eine zahlenmäßig erfaßbare Aufteilung des Gesamtsestons in Plankton, chlorophyllhaltigen Detritus und chlorophyllfreien Detritus vornehmen zu können.

c) Die braunen Pigmente.

Im alkoholischen Pigmentauszug sind neben dem Chlorophyll gleichzeitig auch die braunen Pigmente bestimmt worden, die zur Hauptsache aus Carotinoiden bestehen. Da diese ebenso wie das Chlorophyll dem Plankton entstammen, müßte auch mit ihrer Hilfe genau wie bei Verwendung der Chlorophyllmessungen eine Aufteilung des Sestons möglich sein. Die Pigmentmenge läßt sich allerdings lediglich in Extinktionseinheiten angeben, da ein absolutes Maß nicht vorhanden ist. Nach KREY (1939) erhalten wir die Werte durch eine Differenzmessung:

Ann.: E = Extinktion.

$$E_{\text{Pig}} = E_{430 \text{ m}\mu} - f E_{660 \text{ m}\mu}$$

Wegen dieser Abhängigkeit läßt sich die Pigment-Chlorophyllrelation nicht unmittelbar aufstellen (s. S. 180). Eine weitere Schwierigkeit ergibt sich durch die Tatsache, daß das Zooplankton ebenfalls braune Pigmente enthält, deren rechnerische Bestimmung wegen des geringen Absolutbetrages wenig zuverlässig ist. Wir können daher auf Grund der unten angeführten Ergebnisse nur aussagen, daß der Pigmentgehalt des Zooplanktons größenordnungsmäßig dem des Phytoplanktons entspricht.

Für Oktober 1949 und März 1950 erhalten wir:

Oktober 1949:	E = 10 ⁻³ Extinktionseinheiten		
Pigm./Plankton:	n = 50	10 ⁶ μ^3 Phytoplankton	= 0,360 E
		10 ⁶ μ^3 Zooplankton	= 0,137 E
Pigm./Seston:	n = 39	1 γ pigmenthaltiger Detritus	= 2,393 E
		pigmenthaltiger Detritus	= 108,6 γ
März 1950:			
Pigm./Plankton:	n = 63	10 ⁶ μ^3 Phytoplankton	= 0,580 E
		10 ⁶ μ^3 Zooplankton	= 0,546 E
Pigm./Seston:	n = 63	1 γ pigmenthaltiger Detritus	= 0,894 E
		pigmenthaltiger Detritus	= 265,6 γ

Aus diesen beiden Meßreihen läßt sich nun auch der spezifische Pigmentgehalt der Peridineen und der Diatomeen bestimmen:

$$10^6 \mu^3 \text{ Dia} = 0,594 \text{ E} \qquad 10^6 \mu^3 \text{ Per} = 0,348 \text{ E}$$

Das Verhältnis der beiden Pigmentgehalte von 1 : 1,71 ähnelt der durch Chlorophyllmessungen bestimmten Relation (1 : 2).

Vergleichen wir nun die aus den Chlorophyllwerten einerseits und den Pigmentwerten andererseits ermittelten Anteile des chlorophyll- bzw. pigmenthaltigen Detritus:

	chlorophyllhaltiger Detritus	pigmenthaltiger Detritus
Oktober 1949	82,29 γ	108,6 γ
März 1950	254,34 γ	265,6 γ

so ergibt sich, daß mit den Pigmenten ein etwas größerer Anteil ermittelt wird. Die Ursache dürfte darin zu suchen sein, daß mit den braunen Pigmenten auch der aus dem abgebauten Zooplankton stammende Detritus erfaßt wird.

d) Auswertung der Ergebnisse.

Bevor wir an die Auswertung unserer Rechnungen gehen, wollen wir einige Werte noch durch Umrechnung auf organische Substanz und auf Kohlenstoff erweitern. Wir bedienen uns hierzu der Analysen von BRANDT und RABEN (1920), die für die Hauptgruppen des Planktons der hiesigen Gewässer den Gehalt an organischer Substanz und an C bestimmt haben.

BRANDT und RABEN fanden:

Tabelle 3

	org. Substanz
Copepoden:	94,7 \pm 1,1 % des Trockengewichtes
Diatomeen:	56,4 \pm 2,9 % des Trockengewichtes
Peridineen:	82,5 \pm 1,7 % des Trockengewichtes
	Kohlenstoff
organische Substanz:	49,9 \pm 0,9 % des Trockengewichtes.

Es sei besonders darauf hingewiesen, daß der Kohlenstoffgehalt der organischen Substanz unabhängig von der qualitativen Zusammensetzung des Planktons ist.

Die unter Benutzung dieser Angaben durchgeführten Rechnungen sind zusammen mit den übrigen zuvor erhaltenen Größen in der folgenden Tabelle zusammengestellt:

Tabelle 4

	1 γ Chlorophyll entspricht			chlorophyllh. Detritus
	Dia.	Per.	Zoopl.	
Volumen (μ^3) $10^6 \times$	139,4	278,8		
Trockensubstanz (γ)	14,8	29,6		29
org. Substanz (γ)	8,4	24,5		
Kohlenstoff (γ)	4,2	12,2		
	1 mg (1000 γ) Trockengewicht entspricht			
Volumen (μ^3) $10^6 \times$	9420	9420	9420	
Chlorophyll (γ)	67,5	33,8		34,5
org. Substanz (γ)	564,2	825,4	946,7	
Kohlenstoff (γ)	282	413	473	

Vergleichen wir nun diese Ergebnisse mit den Befunden anderer Autoren. Aus dem freien Wasser liegen Messungen von HARVEY (1950) und RILEY (1941) vor. Leider haben beide nicht in absoluten Maßen, sondern nach dem von HARVEY geschaffenen Vergleichsstandard gemessen. Nun hat aber GUTHRIE (nach HARVEY, 1950) gefunden, daß

1 PPU (Plankton Pigment Unit) = 3 γ Chlorophyll entspricht.

Mit diesem Umrechnungswert erhalten wir aus der Arbeit von RILEY (1941):

	1 γ Chlorophyll =
Phytoplankton (μ^3) $10^6 \times$	46,5
Trockengewicht (γ)	18,3
org. Substanz (γ)	11,7
Kohlenstoff (γ)	5,7

Diese Zahlen decken sich annähernd mit den eigenen Ergebnissen (Tab. 4). RILEY hat sie mit den gleichen statistischen Mitteln erhalten, die auch in der vorliegenden Arbeit verwandt wurden. Allerdings hat er hierzu die Messungen des ganzen Jahres benutzt. Dadurch ergibt die Rechnung vielleicht einen größeren Chlorophyllgehalt des Phytoplanktons auf Kosten des Detritus (s. S. 8), weil dann eine gewisse Abhängigkeit zwischen Plankton und Detritus besteht.

Weniger Übereinstimmung erhalten wir hingegen mit den Werten HARVEYS (1950), der mit Hilfe der C:N:P-Relation fand, daß

$$1 \text{ PPU} = 13,5 \text{ bis } 17,5 \gamma \text{ org. Substanz entspricht.}$$

Das ergibt also umgerechnet auf Chlorophyll:

$$1 \gamma \text{ Chlorophyll} = 4,5 \text{ bis } 5,8 \gamma \text{ org. Substanz.}$$

Dieser Wert beträgt nur gut die Hälfte des aus eigenen Messungen gefundenen.

Aus Kulturen liegt noch eine Zahl von KREY (1939) vor:

$$1 \gamma \text{ Chlorophyll} = 86 \cdot 10^6 \mu^3 \text{ Chaetoceros gracilis}^8).$$

Ganz allgemein ist zur Methode der Chlorophyllmessungen zu bemerken, daß nach GARDINER (1941) von den Peridineen die Farbstoffe z. T. zurückgehalten werden. Die vorliegenden Ergebnisse sind also durchaus an das jeweilige Extraktionsverfahren gebunden. Für unsere Betrachtungen ist diese Tatsache aber ohne Bedeutung, weil wir nur Relativwerte benötigen.

Betrachten wir jetzt noch einmal den chlorophyll- und den pigmenthaltigen Detritus. Da braune Pigmente sowohl beim Phyto- als auch beim Zooplankton auftreten, ist zu erwarten, daß alle Detrituspartikel, die vom Plankton stammen und noch nicht zu weit zersetzt sind, pigmenthaltig sind. Sie werden zumeist aus biologisch leicht verwertbarer Substanz bestehen. Sicherlich enthält der Detritus aber auch noch andere organische Stoffe (Chitin, Zellulose usw.), deren Aufarbeitung sehr viel langsamer und schwerer erfolgt, so daß sie für das freie Wasser bei unseren geringen Tiefen hinsichtlich des Nährstoffkreislaufes nur untergeordnete Bedeutung haben dürften. Die Pigmentmessungen gestatten daher auch gewisse Aussagen, welche Mengen an organischer Substanz in Form von Detritus den heterotrophen Organismen neben dem Phytoplankton zur Verfügung stehen.

Da aber zur Pigmentbestimmung entsprechend der auf S. 184 angeführten Gleichung die Kenntnis der Chlorophyllwerte erforderlich ist, ist die unmittelbare Benutzung der Chlorophyllmessungen vorzuziehen, zumal diese, wie wir auf S. 185 sahen, zu ähnlichen Ergebnissen wie die Pigmentbestimmung führt. Wir werden uns daher hinfür mit der Bestimmung des chlorophyllhaltigen Detritus begnügen. Seine Berechnung geschieht wie folgt:

Der spezifische Chlorophyllgehalt des Phytoplanktons und des chlorophyllhaltigen Detritus ist aus Tabelle 4 (S. 185) zu ersehen. Aus Mittelwerten (um Meßfehler und Zufälligkeiten weitgehend auszuschließen) des Chlorophylls und des errechneten Phytoplanktonvolumens ergibt sich der Chlorophyllgehalt des Detritus und damit auch sein Gewicht. Stehen außerdem auch Sestonwerte zur Verfügung, so läßt sich überdies der chlorophyllfreie Detritus bestimmen. Die so für die einzelnen Beobachtungsperioden erhaltenen Zahlen werden als Grundlage für die weiteren Betrachtungen dienen.

e) Der Jahresgang des chlorophyllfreien und des chlorophyllhaltigen Detritus.

Die Jahreskurve des chlorophyllfreien Detritus zeigt einen Verlauf, der eine deutliche Beziehung zur Stabilität der Wassermassen aufweist (Abb. 20 a), indem

⁸⁾ Der Druckfehler im Zahlenmaterial der Veröffentlichung ist berichtigt.

wir zur Zeit der ausgeprägten Schichtung des Spätsommers nur relativ geringe Mengen finden, während die stark durchmischten Wassermassen des Winters reich an chlorophyllfreiem Detritus sind. Die Realität der einzelnen Werte wird durch jeweils über 300 Plankton-, Chlorophyll- und Sestonbestimmungen gesichert, die sich etwa gleichmäßig auf die sechs Meßperioden verteilen. Auffallend ist es, wie gering in den hiesigen Gewässern die Planktonmasse im Vergleich zum chlorophyllfreien Detritus ist. Um dies noch deutlicher zu zeigen, sei in einer Tabelle der Anteil des Planktons am Gesamtseston zusammengestellt (Tab. 6).

Tabelle 6: Anteil des Planktons am Seston in %

		Bereich des vertikalen Planktonmaximums	gesamte Wassersäule
Juni	1949	1,1	0,81
August	1949	12,8	4,7
Oktober	1949	19,1	8,0
Januar	1950	0,43	0,26
März	1950	24,9	6,9
Juni	1950	(11,4)	1,15

Der chlorophyllhaltige Detritus zeigt dagegen eine Jahreskurve ganz anderer Art (Abb. 20b). Der Zusammenhang mit dem Bestand an Phytoplankton ist unverkennbar, wenn auch das erste Maximum des chlorophyllhaltigen Detritus im August nicht völlig mit dem Maximum des Planktons zusammenfällt. Besondere Beachtung verdient die Tatsache, daß der chlorophyllhaltige Detritus im Jahresmittel die lebende Planktonsubstanz etwa viermal an Menge übertrifft, also eine sehr viel längere Existenzdauer haben muß.

Einen ganz andern Einblick in den Zusammenhang zwischen Phytoplankton und chlorophyllhaltigem Detritus vermittelt Abb. 21. Hier sind die Jahreskurven für Phyto- und Zooplankton sowie für den chlorophyllhaltigen Detritus eingezeichnet. Aus nicht erklärten Gründen war bei Beginn der Untersuchungen die Menge des chlorophyllhaltigen Detritus sehr groß, so daß chlorophyllhaltiger Detritus und Phytoplankton zunächst nicht parallel laufen. Ein Vergleich der Kurven mit der des Zooplanktons zu dieser Untersuchungszeit legt die Vermutung nahe, daß dieses in seiner zahlenmäßigen Entwicklung offenbar weit mehr vom chlorophyllhaltigen Detritus als direkt vom Phytoplankton abhängig ist. Außerdem deuten die Kurven im Anfang eine gegensinnige Wirkung von Phyto- und Zooplankton auf die Menge des chlorophyllhaltigen Detritus an, später laufen allerdings chlorophyllhaltiger Detritus und Phytoplankton parallel, so daß eine solche Vermutung nicht mehr ohne weiteres möglich ist. Es wird aber von filtrierenden Zooplanktern stets (z. B. KÄNDLER, 1926) angegeben, daß sie sich vom feinen Detritus ernähren. Es ist daher auf Grund der vorstehend beschriebenen Verhältnisse anzunehmen, daß das Zooplankton in den hiesigen Gewässern in seiner Masse nicht direkt vom Phytoplankton, sondern meist von dessen Zersetzungsprodukten lebt, die in viel größerer Menge vorhanden sind.

f) Der Zusammenhang zwischen Phytoplankton und chlorophyllhaltigem Detritus.

In Abb. 22 sind Vertikalkurven der Diatomeen und des chlorophyllhaltigen Detritus nebeneinander gezeichnet, wie sie sich aus Mittelwerten vom 19. bis 23. März 1950 ergeben. Die hydrographische Lage war während dieser Zeit recht stabil. Da der chlorophyllhaltige Detritus wegen seines feineren Zerteilungs-

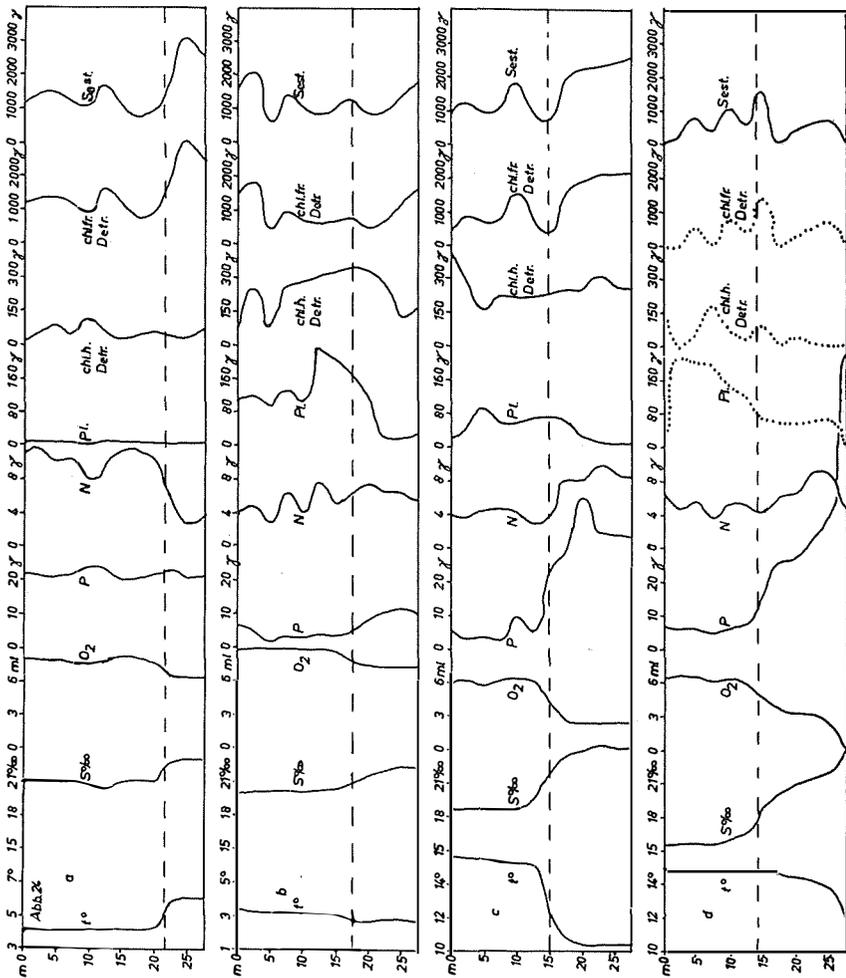
grades und wegen des Fehlens schwerer Hüllen langsamer absinken dürfte als das Plankton, wird das schraffierte Detritusmaximum vermutlich von der Frühjahrswucherung der Diatomeen herrühren, dessen Entstehung wir wegen seines scharfen Hervortretens schon in der Assimilationszone annehmen müssen, die sich nach dem Verlauf der ebenfalls auf Abb. 22 eingezeichneten P- und O₂-Kurven von 2,5 bis 7,5 m erstreckt. Es handelt sich hierbei um große Mengen, die etwa ein Drittel des abgesunkenen Diatomeenmaximums betragen.

Schwieriger ist es allerdings, die Art der Detritusentstehung zu erklären, da die Zersetzung des Planktons im Frühjahr, wie oben (S. 179), ausgeführt wurde, nur langsam erfolgt. Es wäre vielleicht an eine Lichtschädigung in den obersten Wasserschichten zu denken, die auch in Kulturen häufig Degenerationsformen hervorruft (SCHREIBER, 1927). Normalerweise beginnt der Zerfall erst viel später. Die Sinkgeschwindigkeit des Detritus ist nur schwer abzuschätzen. Das Planktonmaximum dürfte an der Oberfläche etwa fünf Tage zuvor sein Ende gefunden haben, da wir in den obersten Wasserschichten mit der aus der Literatur bekannten Sinkgeschwindigkeit von 5 m/Tag rechnen können (s. S. 176), während im Bereich der Sprungschicht (ca. ab 14 m) nur noch täglich 1 m angenommen werden kann. Der Detritus muß dann während dieser Zeit aus der Assimilationszone etwa 5 m abgesunken sein, so daß mit einer Sinkgeschwindigkeit von 1 m/Tag zu rechnen ist. Wenn wir für die Diatomeen den von andern Autoren gefundenen Wert von 5 m/Tag zugrunde legen, erfolgt das Absinken des Planktons mithin fünfmal so schnell.

g) Chlorophyllhaltiger Detritus und Extinktionskoeffizient.

Wir wollen nunmehr den Zusammenhang zwischen den optischen Eigenschaften des Seewassers und dem chlorophyllhaltigen Detritus untersuchen. Außer durch die echt gelösten Gelbstoffe, die hauptsächlich bei geringen Wellenlängen ($\approx 400 \text{ m}\mu$) extingieren, wird der EK (Extinktionskoeffizient) durch die vorwiegend frequenzunabhängige trübende Wirkung der suspendierten Partikel bestimmt. Die Stärke der Trübung hängt aber ab von der Gewichtsmenge und dem Zerteilungsgrad der Substanz. Betrachten wir unter diesem Gesichtspunkt die verschiedenen Sestonkomponenten, so stellen wir fest, daß das lebende Plankton in seiner Masse viel zu gering ist, um in unserem Gebiet unter normalen Umständen die Trübung des Wassers wesentlich beeinflussen zu können. Auch der chlorophyllhaltige Detritus scheint mit einem mittleren Trockengewicht von etwa 170 g l^{-1} neben dem chlorophyllfreien mit fast 1 mg l^{-1} nur eine untergeordnete Rolle zu spielen. Jedoch müssen wir hierbei bedenken, daß die chlorophyllhaltige Substanz wie das lebende Plankton einen Quellkörper mit ungefähr 90% Wasser von entsprechendem Volumen darstellen dürfte. Dadurch wird ein geringes spezifisches Gewicht bedingt, das eine Anreicherung an Strömungsgrenzflächen wie beim Plankton (s. S. 177) und die Ausbildung von Trübschichten begünstigen muß. Für den chlorophyllfreien Detritus dagegen müssen wir annehmen, daß er wegen seiner anderen chemischen Be-

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Taf. 10).
Abb. 24: Vertikalkurven aller gemessenen Komponenten vom
a) 8. Januar 1950. b) 19. März 1950. c) 19. August 1949. d) 16. Oktober 1949
(Plankton und abgeleitete Werte vom 17. Oktober).



Tafel 10

schaffenheit weit weniger Wasser aufnehmen kann. Außerdem liegt er in relativ großen Partikeln vor, die sich auch schon unter dem Mikroskop beobachten lassen. Die Teilchengröße des chlorophyllhaltigen Detritus läßt sich mit Hilfe der oben (S. 188) angestellten Überlegungen bestimmen. Wir hatten die Sinkgeschwindigkeit, die in einem Wasserkörper mit einer Temperatur von $2,7^{\circ}$ und einem Salzgehalt von $20,7\text{‰}$ gemessen wurde, zu etwa 1 m/Tag abgeschätzt. Die Dichte des Detritus nehmen wir mit 1,1 an und erhalten unter diesen Voraussetzungen nach der von STOKES angegebenen Formel:

$$d \text{ (Durchmesser der Partikel)} \approx 20 \mu.$$

Der Dispersitätsgrad ist mithin ausreichend, bei einer gegebenen Substanzmenge eine relativ starke Trübung zu bewirken, während andererseits mit einer selektiven Streuung erst bei Teilchen zu rechnen ist, deren Größe im Bereich der Wellenlänge des Lichtes ($< 1 \mu$) liegt. Derartig kleine Partikel wären aber wegen der Porenweite der Filter mit der Methode der Sestonbestimmung nicht mehr nachweisbar.

Es sei ferner darauf hingewiesen, daß auch WYRTKI (1950 b) durch Trübungsmessungen im freien Wasser und durch mikroskopische Untersuchung der trübenden Substanz als wichtigste Komponente eine unserer Berechnung ähnliche Teilchengröße ($\approx 10 \mu$) findet.

Vergleichen wir nun für die Augustserien von 1949 die Vertikalkurven der verschiedenen Sestonkomponenten mit der Kurve der Extinktionskoeffizienten, wobei die Werte für die Trübung von WYRTKI (1950 a) übernommen wurden (Abb. 23), so scheint das Maximum des EK zwischen 5 und 20 m in erster Linie durch den chlorophyllhaltigen Detritus bestimmt zu werden. Die Zunahme in der Tiefe dagegen dürfte durch aufgewirbelte Sedimente bedingt sein. Daß der EK der Zunahme des chlorophyllhaltigen Detritus an der Oberfläche nicht folgt, ist durchaus zu erklären, da es sich hierbei offenbar um eine Störung der Chlorophyllmessungen durch das dichtbewachsene Beobachtungsfahrzeug handelt. Die auch unter dem Mikroskop zuweilen erscheinenden Algenbruchstücke haben bei ihrer kompakten Masse keine trübende Wirkung. Inwieweit allerdings diesen Befunden allgemeinere Bedeutung zukommt, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Vielleicht ließen, um die Methode zu vereinfachen, auch Chlorophyllmessungen alleine schon gewisse Rückschlüsse auf die trübenden Substanzen zu.

C. Vergleich aller biologischen, chemischen und hydrographischen Komponenten.

Betrachten wir nunmehr vergleichend alle gemessenen Komponenten in den einzelnen Jahreszeiten (Abb. 24). Hierbei ist bewußt von der Verwendung von Mittelwerten abgesehen worden, weil dadurch starke Gradienten stets gemildert werden.

Der Januar (Abb. 24 a) zeigt die Verhältnisse des Winters. Die Wassermassen werden von der Oberfläche her ständig abgekühlt. Infolgedessen nimmt die durch Temperatur und Salzgehalt bedingte Dichte hier ständig zu, so daß die Stabilität der Schichtung zerstört wird und eine starke Durchmischung eintritt. Nur unmittelbar über dem Boden kann sich warmes, salzreiches Tiefenwasser halten, das auch schon durch seinen verminderten Sauerstoffgehalt auffällt. Die übrigen Komponenten nehmen mit Ausnahme des chlorophyllfreien Detritus ebenfalls — wenn auch weniger ausgeprägt — zum Boden hin ab. Bis zum März (Abb. 24 b) ist die Wassertemperatur weiter gefallen, aber das Minimum ist bereits über-

schritten. Die Oberfläche erwärmt sich wieder und die Schichtung nimmt folglich zu. Das Frühjahrsmaximum der Diatomeen ist bereits vorüber, so daß die absinkende Planktonwolke sich schon im Bereich der Sprungschicht befindet. Der chlorophyllhaltige Detritus hat stark zugenommen, während der Phosphatgehalt vor allem in der Oberschicht nur noch geringe Werte aufweist. Diese Schichtungsverhältnisse sind im August (Abb. 24 c) noch ausgeprägter zu beobachten. Phosphat, Nitrit und Detritus sind vorzugsweise am Boden zu finden, während Plankton und Sauerstoff in den oberen Wasserschichten ihr Maximum haben. Besonders deutlich aber zeigt Abb. 24 d, wie sehr im Herbst die starke thermohaline Sprungschicht das biologische Geschehen beeinflußt. Das lebende Plankton befindet sich zur Hauptsache in der Nähe der Oberfläche, während sich die Remineralisation vorzugsweise in der Tiefe abspielt, wie aus dem spiegelbildlichen Verlauf der P- und O₂-Verteilung zu ersehen ist, die besonders aus Abb. 25 hervorgeht.

Als Folge des durch die vorherrschenden westlichen Winde an der Oberfläche bedingten Ausstromes aus der Flensburger Förde ist in der Tiefe ein Einstrom salzreichen Wassers zu beobachten, durch den während des Sommers die Sprungschicht beträchtlich gehoben wird.

Die Auswertung dieser gefundenen Meßergebnisse für produktionsbiologische Betrachtungen soll im Teil II erfolgen.

Literaturverzeichnis.

- BRANDT, K. und RABEN, E., 1920: Zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Planktons und von einigen Bodenorganismen. *Wissensch. Meeresunt. Abt. Kiel N.F. Bd. 19.*
- GARDINER, A., 1941: Measurement of phytoplankton by the pigment extraction method. *Journ. mar. biol. Assoc. Vol. 25.*
- GILLBRICHT, M., 1951: Produktionsbiologische Untersuchungen in der Kieler Bucht. *Dissertation, Kiel.*
- GRAHAM, W., 1943: Chlorophyll content of marine plankton. *Journ. of mar. Research V. 2.*
- HARVEY, H., 1934: Measurement of phytoplankton population. *Journ. mar. biol. Assoc. Vol. 19.*
- HARVEY, H.: 1950: On the production of living matter in the sea off Plymouth. *Journ. mar. biol. Assoc. Vol. 29.*
- HENSEN, V., 1887: Über die Bestimmung des Planktons. *V. Bericht d. Comm. z. wissenschaft. Unters. d. deutsch. Meere in Kiel.*
- KÄNDLER, R., 1926: Muschellarven aus dem Helgoländer Plankton. *Wissensch. Meeresunt. Abt. Helgoland N.F. Bd. XVI. H. 2.*
- KALLE, K., 1934: Meereskundliche chemische Untersuchungen mit Hilfe des Zeiss'schen Pulfrich-Photometers. III. Mitteilung. *Methodische Untersuchung der Phosphatgehaltsbestimmung. Ann. d. Hydr. u. marit. Meteor. Heft II u. III.*
- KALLE, K., 1937: Die Bestimmung des Nitrits und des Gelbstoffs. *Ann. d. Hydr. u. marit. Meteor. Vol. 14. Nr. 2.*
- KREY, J., 1939: Die Bestimmung des Chlorophylls in Meerwasserschöpfproben. *Journ. du Conseil. Bd. 7. H. 1.*
- KREY, J., 1950: Eine neue Methode zur quantitativen Bestimmung des Planktons. *Kieler Meeresf. Bd. 7. H. 1.*
- LOHMANN, H., 1908: Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wissensch. Meeresunt. Abt. Kiel Bd. 10.*
- RILEY, G., 1941: Plankton studies III. *Bull. Bingh. ocean. Coll. Vol. 7. Art. 3.*
- RILEY, STOMMEL und BUMPUS, 1949: Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. *Bull. Bingh. ocean. Coll. Vol. 12. Art. 3.*
- SCHREIBER, E., 1927: Die Reinkultur von marinem Phytoplankton und deren Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit des Meerwassers. *Wissensch. Meeresunt. Abt. Helgoland. N.F. Bd. XVI.*
- SEYBOLD, A. und EGGLE, K., 1938: Quantitative Untersuchungen über Chlorophyll und Carotinoide der Meeresalgen. *Jahrb. f. wissenschaft. Bot. Bd. 86.*

- SEYBOLD, A., EGLE, K. und HULSBRUCH, W., 1941: Chlorophyll- und Carotinoidbestimmungen von Süßwasseralgen. Bot. Arch. Bd. 42.
- STEEMANN NIELSEN, E., 1937: The annual amount of organic matter produced by the phytoplankton in the Sound off Helsingør. Medd. fra Komm. for Danm. Fisk.- og Havunders. S. Plankt. Bd. 3, Nr. 3.
- STEEMANN NIELSEN, E., 1939: Über die vertikale Verbreitung der Phytoplanktonen im Meere. Internationale Revue. Bd. 38.
- STOMMEL, H., 1949: Trajectories of small bodies sinking slowly through convection cells. Journ. of mar. Research. Vol. 8.
- SVERDRUP, JOHNSON und FLEMING, 1946: The Oceans. New York.
- WATTENBERG, H., 1949: Die Salzgehaltsverteilung in der Kieler Bucht und ihre Abhängigkeit von Strom- und Wetterlage. Kieler Meeresf. Bd. 6.
- WYRTKI, K., 1950a: Über die Verteilung der Trübung in den Wassermassen der Beltsee und ihren Zusammenhang mit den hydrographischen Faktoren. Dissertation. Kiel.
- WYRTKI, K., 1950b: Über die Beziehungen zwischen Trübung und ozeanographischem Aufbau Kieler Meeresf. Bd. 7. H. 2.