

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 Menge und Verteilung der organischen Substanz im Meerwasser¹⁾

Von Hans Kay

Einleitung

Ausgangspunkt für ein intensiveres Studium des Stoffkreislaufs der organischen Substanzen im Meere war die im Jahre 1907 von Pütter aufgestellte Theorie, daß das Meerwasser gegenüber einem verhältnismäßig geringen Gehalt an fester organischer Substanz beträchtliche Mengen gelöste organische Verbindungen aufweise und diese aus dem Assimilations-Stoffwechsel der pflanzlichen Organismen stammen sollten.

Eine derartige für das gesamte Stoffgeschehen im Meere bedeutsame These konnte nicht ohne Kritik und Nachprüfung bleiben. Zwar konnte schon Raben (1910) nachweisen, daß die von Pütter angegebene Menge an gelösten Stoffen wesentlich geringer war, sie blieb jedoch auch jetzt, nachdem sie mit einer von Raben entwickelten Methode zuverlässiger zu bestimmen war, noch mindestens zehnfach so groß wie die der festen organischen Substanz.

Die Frage nun, wie es zu einem derartigen Mißverhältnis fest-gelöst kommt, letztlich die Frage nach der Herkunft der gelösten organischen Substanz, wurde zum Gegenstand einer größeren Reihe von Untersuchungen. Im Verlaufe dieser stand zwar die Mitwirkung derjenigen Organismen, die die feste organische Substanz produzieren, des pflanzlichen Planktons, sehr bald außer Zweifel. Der eigentliche Vorgang jedoch, der zur Anreicherung der gelösten Stoffe führt, letztenendes die Frage, ob sie Folgeprodukte eines Stoffwechsel- oder eines Zerfallsprozesses sind, ist bis heute strittig geblieben.

Ursache für die Unvollständigkeit unserer Kenntnis ist zum Teil offenbar darin zu suchen, daß die analytische Erfassung der organischen Substanz immer schwierig geblieben ist. Aus diesem Grunde hielten wir es bei der Wiederaufnahme des Problems für richtig, zunächst ein brauchbares chemisch-analytisches Verfahren sicherzustellen. Diese Methode, die wir in einer früheren Arbeit beschrieben haben (Kay 1954), ermittelt die Gesamtmenge an organischer Substanz im Wasser, ausgedrückt als Kohlenstoff. Wie wir später, auf Seite 209 zeigen werden, ist der Anteil der festen organischen Substanz an der Gesamtmenge im Normalfalle so gering, daß mit dem Gesamt-Kohlenstoff praktisch die gelöste Substanz charakterisiert wird.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist, den serienmäßigen Einsatz dieser Methode zu überprüfen und damit größeres Zahlenmaterial über die Verteilung der organischen Substanz im Meerwasser zur Verfügung zu stellen. Wir kombinieren die Messung der organischen Substanz mit einer möglichst weitgehenden Analyse der übrigen chemisch-physikalischen und biologischen Faktoren, um auf diese Weise Zusammenhänge des organischen Stoffgeschehens erklären und Rückschlüsse auf die Herkunft der gelösten organischen Substanzen ziehen zu können.

Da uns jahreszeitliche und regionale Unterschiede erst in zweiter Linie interessieren, verzichten wir auf eine großräumige und über das ganze Jahr verteilte, zugunsten einer ins einzelne gehenden Untersuchung des Vertikalaufbaus. Wir wählen dazu vier Stationen in der westlichen Ostsee aus, an denen wir in den Monaten April, Mai, Juli und August des Jahres 1952 folgende Untersuchungen nebeneinander durchführten:

1. Wassertemperaturen mit einer Genauigkeit von $0,02^{\circ}\text{C}$
2. Salzgehalt mit Hilfe des Zeißschen Eintauch-Refraktometers mit einer Genauigkeit von $0,03 \text{ ‰}$

¹⁾ Diese Arbeit stellt den zweiten Teil einer im Institut für Meereskunde durchgeführten Untersuchung dar, die im wesentlichen auch den Inhalt der Dissertation (Kiel 1953) bildete (vgl. den ersten Teil Kieler Meeresforschungen, Bd. X, H. 1).

3. Dichte, berechnet aus Salzgehalt und Temperatur
4. Phosphat-Phosphor und
5. Nitrit-Stickstoff (Indol-Methode) nach den Arbeitsvorschriften von Kalle (1934, 1937)
6. Sauerstoffgehalt nach der Winkler-Methode mit einer Genauigkeit von 0,02 cm³/l
7. Sauerstoffsättigung, berechnet aus O²-Gehalt, Salzgehalt und Temperatur
8. Sestongewicht nach der Methode von Krey (1950)
9. Chlorophyll nach der Fluoreszenzmethode von Kalle (1951)
10. Organische Substanz als Gesamtkohlenstoff nach der von uns beschriebenen Methode (Kay 1954).

Davon sollen Temperatur, Salzgehalt und Dichte der Festlegung des hydrographischen Aufbaus dienen, Seston und Chlorophyll Anhaltspunkte für die Verteilung der biologisch wirksamen Komponenten, Plankton und Detritus, liefern; Sauerstoff, Phosphat und Nitrit schließlich sollen Indikatoren sein für das biologisch-chemische Stoffgeschehen, aus dem heraus die Verteilung des organischen Kohlenstoffs beurteilt und in einen Zusammenhang gebracht werden kann.

Das Untersuchungsgebiet

Um direkte Landeinflüsse zu vermeiden, wäre ein möglichst küstenfernes Untersuchungsgebiet wünschenswert gewesen, für uns bot sich jedoch zunächst nur die Kieler Bucht, ein Teil der westlichen Ostsee, die vom Institut für Meeresforschung in Kiel aus mit dem Forschungskutter *Südfall*¹⁾ in Ein- oder Mehrtagsfahrten bereist werden konnte. Bei der Auswahl der Stationen, deren Lage Fig. 1 wiedergibt, wird versucht, hydrographisch und biologisch verschiedene Gebiete herauszugreifen und unmittelbaren Landeinfluß zu vermeiden. Die von *Südfall* auch für die übrigen Untersuchungen des Instituts befahrenen Stationen liegen außerhalb der 25m-Linie und lassen sich folgendermaßen charakterisieren:

Station 4 Position 54° 51,2' N 10° 12,5' O

Die in der westlichen Verbindungsstraße der Kieler Bucht mit dem Kattegatt, dem Kleinen Belt, auf 37 m Wassertiefe gelegene Station ist die nördlichste des Untersuchungsgebietes. Der salzreiche Unterstrom des Beltseewassers kommt hier am stärksten zur Geltung und führt, vor allem in den Sommermonaten, zu einer besonders ausgeprägten Salzgehaltsschichtung. Der vertikale Aufbau ist, solange keine Änderung der Großwetterlage für einen größeren Zeitraum eintritt, auffallend ruhig und beständig. Der Landeinfluß und die Zufuhr von Nährstoffen bleiben gering, so daß sich das biologische Stoffgeschehen meist in engeren Grenzen hält.

Station 12 Position 54° 50,4' N 9° 53,9' O

Trotz ihrer Landnähe weist die am Ausgang der Flensburger Förde, einem stark gegliederten, oft schlauchförmigen Anhangsteil der Kieler Bucht, auf 20 m Wassertiefe gelegene Station (Position des Feuerschiffes Flensburg) nach Untersuchungen von Gillbricht (1950) ein ausgeprägtes Eigenleben auf und ist in ihrer vertikalen Struktur infolge der meist einheitlich bleibenden Wasserbewegung, oberflächlicher Ausstrom und Einstrom in der Tiefe, zeitlich beständig. Die Planktonentwicklung erreicht hier wegen des größeren Nährstoffangebots oft sehr hohe Werte.

¹⁾ Der Besatzung des Forschungskutters „*Südfall*“ und ihrem Kapitän, Herrn H. Ohl, danke ich an dieser Stelle für ihre unermüdliche Hilfeleistung bei der Durchführung der Untersuchungen auf den Fahrten, an denen ich dank dem Entgegenkommen des Instituts für Meereskunde teilnehmen konnte.

Station 3a Position $54^{\circ} 41,7' N$ $10^{\circ} 9,5' O$

Die der Küste weit vorgelagerte Station liegt in der Einmündung des west-östlich verlaufenden Quergrabens, der Vejsnaes-Rinne in die Nord-Süd-Rinne auf 31 m Wassertiefe. Der Vertikal Aufbau ist oft weniger ruhig und zeigt, besonders in der Bodenschicht, offenbar als Folge des eigenartigen Bodenreliefs Abweichungen. Die Planktonbesiedlung bleibt immer verhältnismäßig gering.

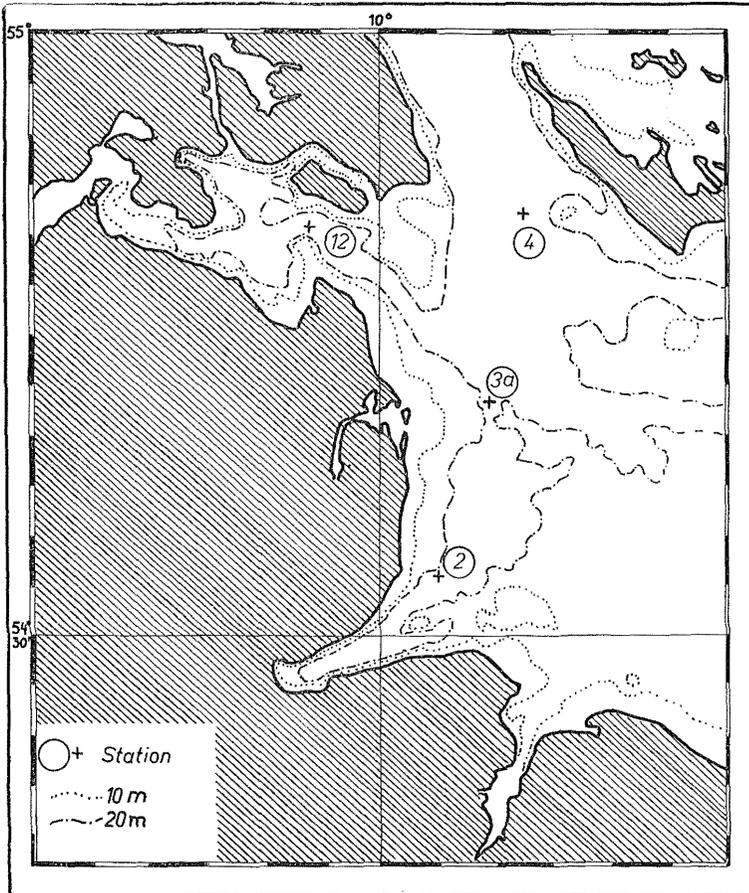


Fig. 1. Lage der „Südfall“-Stationen

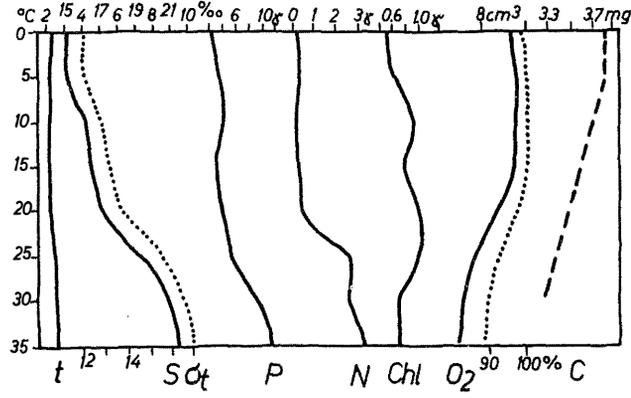
Station 2 Position $54^{\circ} 33,0' N$ $10^{\circ} 5,3' O$

Auch diese, auf 27 m Wassertiefe am Ausgang der Eckernförder Bucht, einem offenen Anhangsteil der Kieler Bucht, liegende Station ist in ihrer vertikalen Gliederung Störungen unterworfen, die ihre Ursache offenbar in den wetterbedingten Wasserbewegungen der trogähnlichen Bucht haben. Das Bild des biologisch-chemischen Geschehens ist wechselvoll und unruhig.

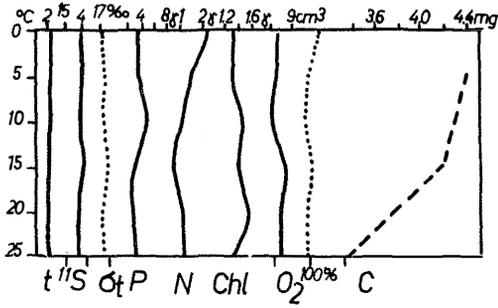
Die Durchführung der Untersuchungen

Für die Entnahme der Wasserproben, die in Abständen von 5 m erfolgte, wurde ausschließlich ein fettfreier Peterson-Isolierschöpfer verwandt, um Fehlerquellen, vor allem für die Kohlenstoffbestimmung, weitgehend auszuschalten.

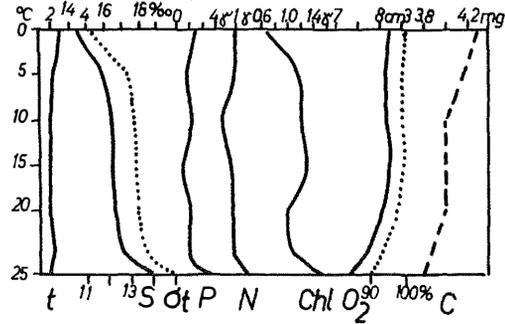
2.4.1952 Stat. 4



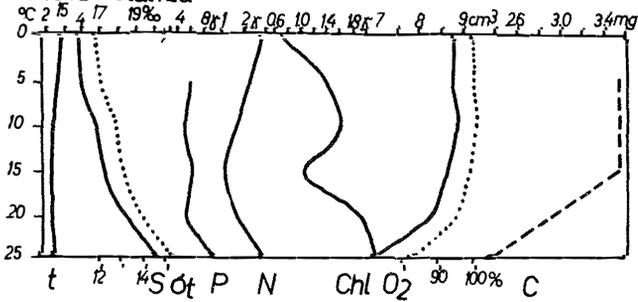
3.4.1952 Stat. 12



2.4.1952 Stat. 3a

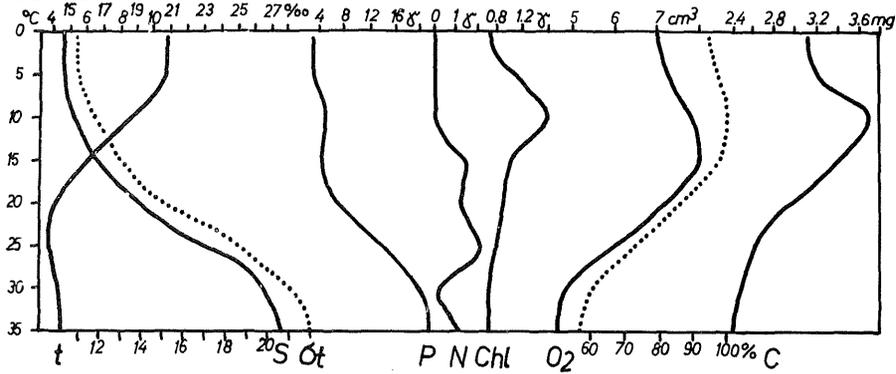


4.4.1952 Stat. 2a

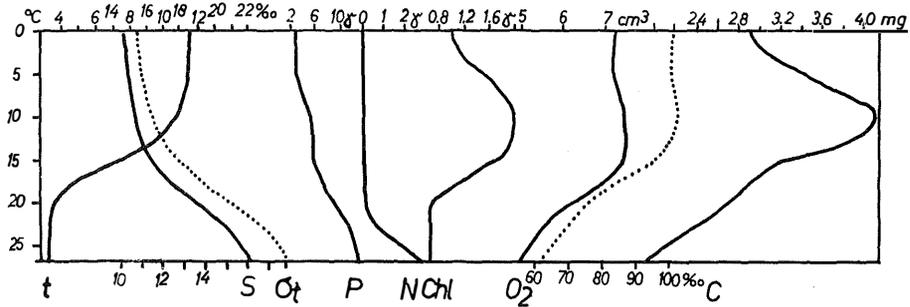


Tafel 22

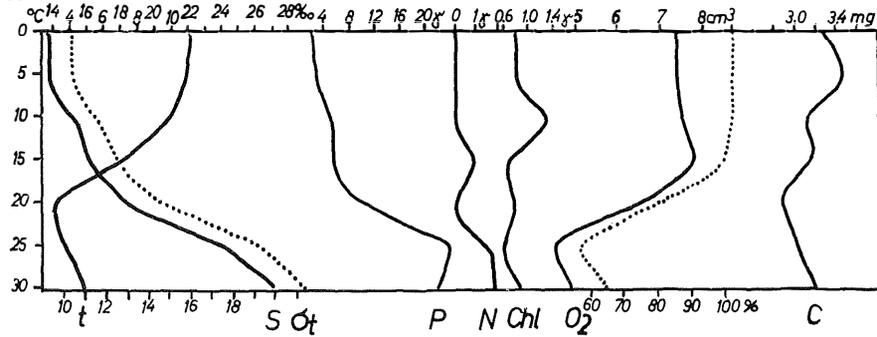
16.5.1952 Stat. 4



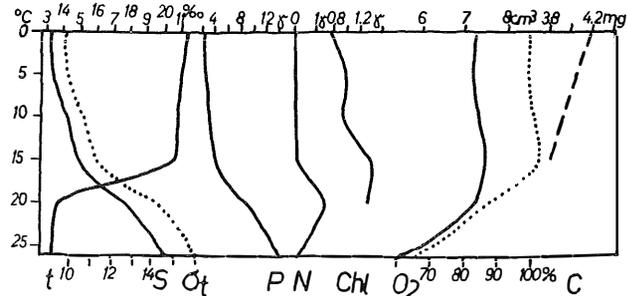
16.5.1952 Stat. 12



16.5.1952 Stat. 3a

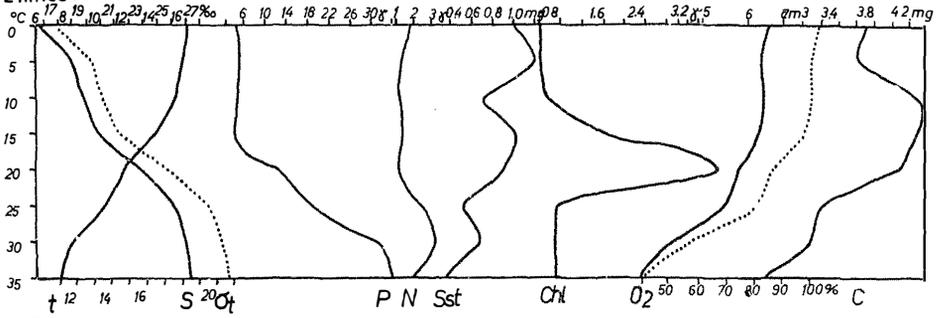


16.5.1952 Stat. 2a

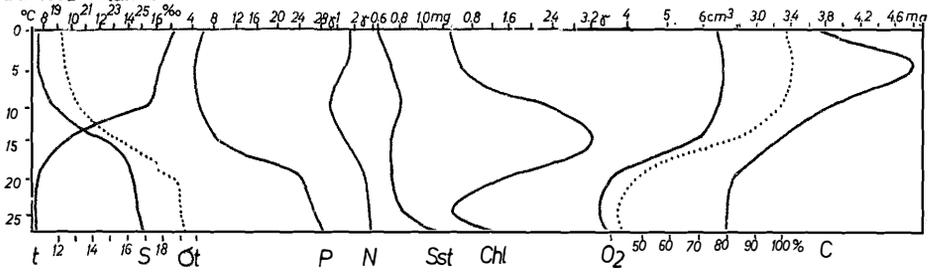


Tafel 23

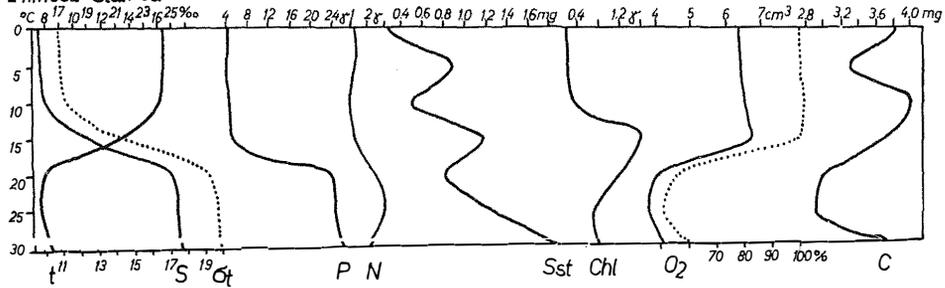
24.7.1952 Stat. 4



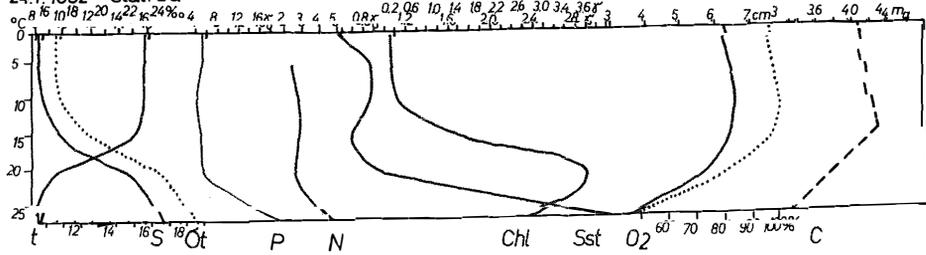
24.7.1952 Stat. 12



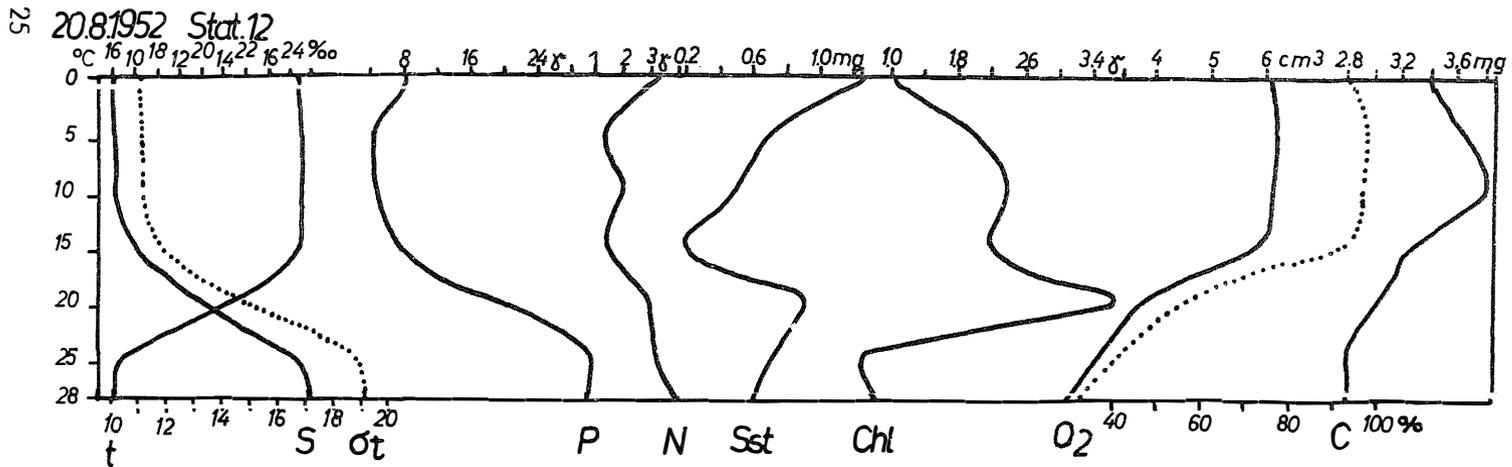
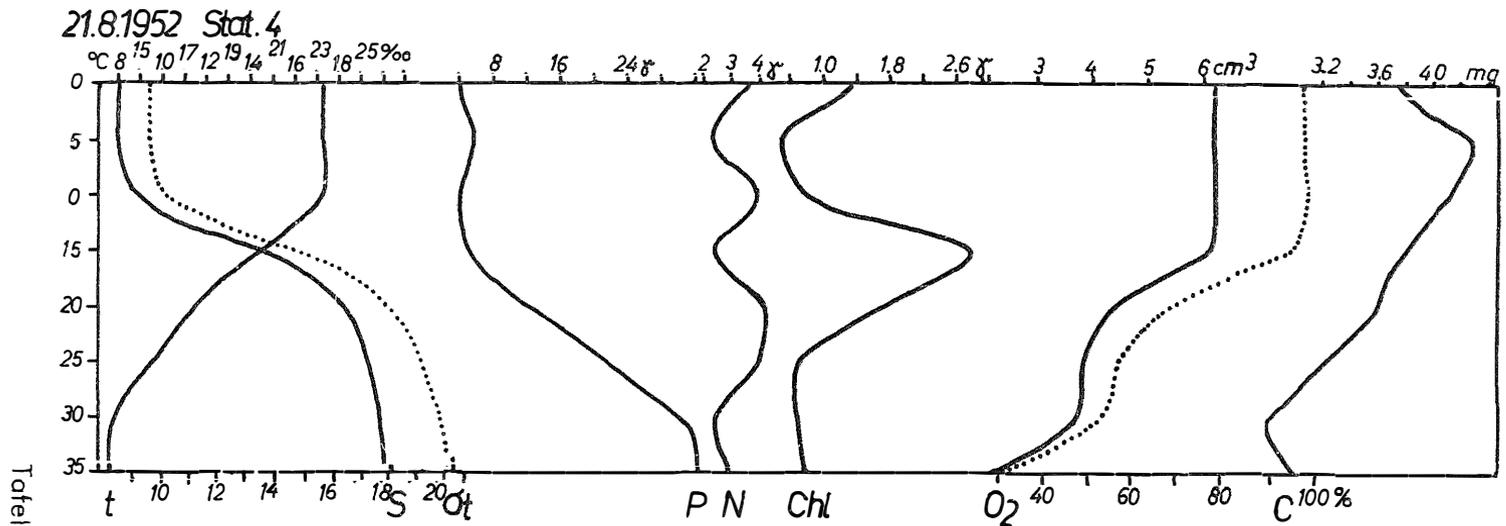
24.7.1952 Stat. 3a



24.7.1952 Stat. 2a



Tafel 24



Die Aufarbeitung der filtrierten Wasserproben für Phosphat und Nitrit erfolgte auf der ersten Reise unmittelbar an Bord, auf den übrigen einen bis zwei Tage nach der Entnahme zusammen mit den übrigen Bestimmungen im Institutslaboratorium. Die Wasserproben für die C-Bestimmung wurden in sorgfältig gereinigte Jenaer Glasflaschen abgefüllt und nach Versetzen mit Schwefelsäure zur Vermeidung einer bakteriellen Zersetzung im Kühlschrank bei einer Temperatur von $+1^{\circ}$ bis zur Weiterverarbeitung aufbewahrt.

Die Untersuchungsergebnisse

Die mit Hilfe der oben aufgeführten Methoden gewonnenen Ergebnisse sind in den nachfolgenden Diagrammen, Tafel 22—25, wiedergegeben.

1. Reise 2. 4. — 4. 4. 1952 (Tafel 22)

Die erste Untersuchungsperiode vermittelt das Bild des Überganges vom Winterzustand weitgehender Durchmischung der Wassersäule zur Ausbildung einer vertikalen Schichtung. Während auf allen Stationen die gesamte Wassersäule noch isotherm ist, deuten sich im Salzgehalt Ansätze einer Differenzierung an. Die biologische Situation ist allgemein ruhig: die Frühjahrsentwicklung des Phytoplanktons hat ihr Ende gefunden, was in der Erschöpfung der Nährstoffe und in geringen Chlorophyllwerten zum Ausdruck kommt.

Station 4

Die einsetzende Vertikalschichtung im Salzgehalt ist hier an der nördlichsten Station erwartungsgemäß am stärksten. Der Zustrom des salzreichen, schwereren Beltseewassers in der Tiefe wirkt sich hier im Vergleich zu den anderen Stationen am meisten aus: bei weitgehender Isothermie treten in 20—25 m Tiefe bereits stärkere Gradienten im Salzgehalt auf, so daß die Ausbildung einer Sprungschicht angedeutet ist. In der gleichen Tiefe weist auch die Sauerstoffkurve, die in den oberen 15 m mit geringer Übersättigung eine assimilatorische Tätigkeit des Planktons anzeigt, einen leichten Sprung zu geringeren, auf 90% Sättigung absinkenden Werten auf. In Übereinstimmung mit den dadurch angedeuteten Abbauvorgängen nehmen unterhalb des Sauerstoffsprunges die Phosphat- und die Nitritkonzentration ihre höchsten Werte an. Das im Chlorophyll gemessene biologische Material ist ziemlich gleichmäßig mit geringen Werten über die Wassersäule verteilt. Die Kohlenstoffkurve schließlich läßt eine schwache Abnahme der organischen Substanz mit der Tiefe erkennen.

Station 12

Eine hydrographische Differenzierung ist hier noch nicht zu erkennen. Der winterliche Zustand völliger Durchmischung läßt alle Kurven einen senkrechten Verlauf annehmen.

Legende zu den Tafeln 22—25

- t Wassertemperatur in $^{\circ}\text{C}$ (untere Skala am oberen Rand)
- S Salzgehalt in ‰ (obere Skala am oberen Rand)
- ot Dichte (unterer Rand), Kurve punktiert
- P Phosphatphosphor in γ/l (oberer Rand)
- N Nitritstickstoff in γ/l (oberer Rand)
- Sst Sestonsgewicht in mg/l (oberer Rand)
- chl Chlorophyllgehalt in γ/l (oberer Rand)
- O₂ Sauerstoffgehalt in cm^3/l (oberer Rand, ausgezogene Kurve) und in % Sättigung (unterer Rand, punktierte Kurve)
- C Gesamte organische Substanz in $\text{mg C}/\text{l}$ (oberer Rand)
Bei 5 m Tiefenabstand wird der C-Gehalt durch ausgezogene, bei größerem Abstand durch unterbrochene Kurven dargestellt.

Lediglich die C-Verteilung weist einen abweichenden Gang auf und zwar wieder mit geringeren Werten zum Boden hin. Eine abgeklungene Planktontätigkeit wird einerseits durch die geringe, bei 47 liegende Phosphatkonzentration, auf der anderen Seite durch die hundertprozentige Sauerstoffsättigung der ganzen Wassersäule angedeutet. Die chlorophyllhaltige Substanz bleibt auch hier bei geringen Werten.

Station 3 a

Einer schwachen Vertikalgliederung im Salzgehalt, ausgeprägt in 0—5 m und über dem Boden, folgen die biologisch-chemischen Faktoren in weitgehender Übereinstimmung: im Gebiet des Dichtesprunges in 25 m Tiefe knickt die O₂-Kurve zu geringeren Werten (bis 90% Sättigung) um, korrespondiert mit einer Zunahme von Phosphat, Nitrit und der chlorophyllhaltigen Substanz und kennzeichnet auch hier das am Boden stärker ausgebildete Remineralisationsgeschehen. Die produktive Tätigkeit der oberen Wassersäule kommt in den hohen Sauerstoff- und geringen Phosphatwerten zum Ausdruck, jedoch ist auch hier mit einem Abklingen zu rechnen, da der Chlorophyllgehalt bei geringen Konzentrationen bleibt. Die C-Kurve schließlich wiederholt den bekannten Verlauf mit einer Zunahme zur Oberfläche.

Station 2

Die haline Differenzierung der Wassersäule ist hier wieder ausgeprägter und läßt auch das biologische Geschehen gegliederter in Erscheinung treten: deutlich zeichnet sich unterhalb 20 m (stärkster Salzgradient) eine Zone der Remineralisationsvorgänge ab, dargestellt durch ein O₂-Defizit von 20%, das Phosphat- und Nitritmaximum und eine stärkere Anreicherung abgesunkenen Planktonmaterials (Chlorophyll). In demselben Bereich fällt auch die Kohlenstoffkurve wieder zu niedrigeren Werten ab. In der Oberschicht trifft bei 10 m ein kleineres Chlorophyllmaximum mit dem höchsten Sauerstoffwert zusammen und zeigt hier eine assimilatorische Tätigkeit des Planktons an.

2. Reise 16. 5. 1952 (Tafel 23)

Auf der zweiten Untersuchung wurde bereits der für die Kieler Bucht typische Sommerzustand angetroffen. In der kurzen Zeitspanne von 6 Wochen war die Salzgehaltsschichtung weit fortgeschritten und die Isothermie des April durch eine ausgeprägte Temperaturschichtung abgelöst. So war es zur Ausbildung starker Sprungschichten gekommen, und zwar scheint es für diese Beobachtungsperiode typisch zu sein, daß die haline um etwa 5 m tiefer liegt als die in etwa 15 m anzutreffende thermische Sprungschicht. Das verhältnismäßig frühe Einsetzen dieses stabilen Sommerzustandes ist bemerkenswert, findet jedoch vielleicht seine Erklärung in den anomalen, um 3,2° C zu hoch liegenden Lufttemperaturen des April (Wetterbericht für Schleswig-Holstein).

Die durch diesen hydrographischen Aufbau bedingte Zweiteilung der Wassersäule in eine warme salzarme Oberschicht und eine bereits scharf von ihr abgegrenzte kältere salzreiche Unterschicht spiegelt sich im biologischen Stoffgeschehen deutlich wider: eine produzierende Oberschicht ist in völliger Korrespondenz zum thermohalinen Aufbau von einer remineralisierenden Unterschicht getrennt, so daß jetzt alle Kurven einen ausgeprägten Verlauf nehmen.

Station 4 und 12

Beide Stationen, die „freie“ tiefe im Kleinen Belt und die landnähere flache am Feuerschiff Flensburg, geben den eben beschriebenen Zustand besonders eindeutig und, was bemerkenswert ist, in weitgehender Kongruenz wieder. Der Unterschied zwischen beiden Stationen scheint lediglich durch die Tiefendifferenz bedingt zu sein, indem die Kurven der flacheren gedrängter erscheinen, die Gradienten also verschärft werden.

Die bis etwa 15 m Tiefe (Lage der thermischen Sprungschicht) reichende Oberschicht beherbergt die Sauerstoff produzierende, Phosphat verbrauchende chlorophyllhaltige Substanz, an beiden Stationen durch das Zusammenfallen des Sauerstoffmaximums mit dem Chlorophyllmaximum und niedrigen Phosphatkonzentrationen angezeigt. In der Unterschicht dagegen nehmen Chlorophyll und Sauerstoff mit der Tiefe gleichsinnig in dem Maße ab, wie Phosphat und im wesentlichen auch Nitrit ansteigen und charakterisieren das mit der Tiefe zunehmende Übergewicht des Remineralisationsgeschehens. Der Kohlenstoff schließlich wiederholt den bereits im April angedeuteten Verlauf, an beiden Stationen jedoch in viel ausgeprägterer Form: neben der Analogie zu den anderen Faktoren in der Unterschicht ist auch in der Oberschicht ein deutliches Einfügen in die biologische Struktur zu erkennen. Das C-Maximum liegt an beiden Stationen ausgeprägt im Bereich der Höchstwerte von Chlorophyll und Sauerstoff, so daß C-, O₂- und Chlorophyllverteilung gleichsinnig verlaufen.

Station 3a

Der eben umrissene hydrographische Aufbau tritt auch in der dritten Station deutlich in Erscheinung. Die Verteilung der biologischen Faktoren dagegen ist weniger spezifisch: der Chlorophyll-Gehalt bleibt gering und bildet nur ein schwaches Maximum in der Assimilationszone aus. Ähnlich läßt auch die Kohlenstoff-Kurve den auf den vorherigen Stationen angetroffenen ausgeprägten Verlauf in der Oberschicht vermissen. In der bodennahen Schicht bei etwa 20 m, der Tiefe des Grabenabbruchs der Nord-Süd-Rinne, weisen alle Kurven offenbar als Folge einer Wasserverschiebung innerhalb des Grabens eine Unstetigkeit auf: bei zunehmender Temperatur, geringerer PO₄-Konzentration und höherem Sauerstoffgehalt nimmt auch die Menge der organischen Substanz wieder zu.

Station 2

Die hydrographische Struktur folgt auch hier dem gegebenen Schema, lediglich mit der Abwandlung, daß die thermische Sprungschicht auf die Tiefe der halinen heruntergedrückt ist. Demgegenüber ist der biologische Aufbau auf dieser Station noch weniger deutlich: das Assimilationsmaximum mit den Höchstwerten des Sauerstoffs ist auf eine Tiefe von 15 m abgesunken und korrespondiert mit einem nur schwach ausgebildeten Chlorophyllmaximum. Die Absolutwerte des Chlorophylls blieben auch hier gering. Aus den zwei Kohlenstoffmessungen, die dazu beide aus der Oberschicht stammen, ist lediglich eine Abnahme mit der Tiefe zu erkennen.

3. Reise 24. 7. 1952 (Tafel 24)

Alle vier Stationen der dritten Untersuchung lassen den sommerlichen Zustand des hydrographischen Aufbaus in weitgehender Übereinstimmung wiedererkennen, so daß sie gemeinsam besprochen werden können:

Die meist noch stärker entwickelte Sprungschicht liegt jetzt einheitlich in einer Tiefe von 15—17 m und vereinigt die starken Gradienten des Salzgehalts mit denen der Temperatur. Ihre Lage und die durch sie bedingte Zweiteilung der Wassersäule kommt auch hier in den die biologischen Vorgänge charakterisierenden Faktoren wieder zum Ausdruck, jedoch tritt eine neue, in allen Stationen wiederkehrende Erscheinung hinzu: die Verteilung der chlorophyllhaltigen Substanz läßt stets auf der Sprungschicht zwischen 15 und 20 m ein ausgeprägtes Maximum erkennen. Diese Anreicherung der chlorophyllhaltigen Substanz scheint, da sie in gleicher Weise auch in der Augustuntersuchung wiedergefunden wurde, ein ganz allgemeines Charakteristicum der sommerlichen Verteilung zu sein. Die gleichen Beobachtungen wurden übrigens auch von Gillbricht im Sommer des Jahres 1950 an der Station 12 gemacht und von ihm mit einer im Bereich

des Dichtesprunges verminderten Sinkgeschwindigkeit des Planktons in Zusammenhang gebracht. Bemerkenswert an dieser Erscheinung ist, daß die Anreicherung nur in der chlorophyllhaltigen Substanz deutlich ist, während die Verteilung der Gesamtpartikelsubstanz (Seston) einen von der Sprungschicht unabhängigen Verlauf zeigt. Wenn die Annahme einer verminderten Sinkgeschwindigkeit für das Gebiet des Dichtesprunges zutrifft, scheint diese daher vornehmlich für das Plankton zu gelten.

In der Unterschicht haben die Remineralisationsvorgänge großen Umfang angenommen: am Boden werden Phosphatmengen bis zu 30 γ gemessen, während die Sauerstoffsättigung auf 40% absinkt. Die Nitritanreicherung bleibt jedoch gering. Auch die Kohlenstoffkurven zeigen zum Boden hin eine deutliche Abnahme der organischen Substanz. Eine Ausnahme hierin macht nur die Station 3a mit einem wiederum verhältnismäßig hohen Bodenwert.

In der Oberschicht bleibt die produktive Phase unter Zugrundelegung des Sauerstoffgehalts auf die oberen 10—15 m beschränkt. Das absolute Maximum liegt unterschiedlich tief, jeweils zusammenfallend wiederum mit den höchsten C-Werten (die Lage des C-Maximums auf Station 2 ist infolge der geringen Anzahl der Meßpunkte nicht bestimmt). Der gleichsinnige Verlauf der C- und O₂-Kurven ist wiederum auffallend, während die Verteilung des Chlorophylls hier offenbar nicht mehr mit der des Kohlenstoffs in Zusammenhang steht. Die Ursache dafür, daß im Gegensatz zur Maiuntersuchung der C-Gehalt im Bereich des Chlorophyllmaximums deutlich abnimmt, scheint darin zu liegen, daß die Menge der chlorophyllhaltigen Substanz hier außerhalb der euphotischen Zone angetroffen wird, also nicht mehr am Assimilationsprozeß beteiligt ist. Eine mögliche Abhängigkeit zwischen beiden Faktoren wäre lediglich in der Hinsicht zu diskutieren, daß eine größere Massenentwicklung der chlorophyllhaltigen Substanz die Spitze des C-Maximums abzurunden vermag (Station 4 und 3a). Eine Gesetzmäßigkeit zwischen C- und Sestonverteilung schließlich ist nicht zu erkennen. Bemerkenswert ist jedoch, daß in zwei Fällen (Station 12 und 2, Bodenwasser) eine Zunahme der Partikelsubstanz mit einem Minimum der organischen Substanz zusammentrifft.

4. Reise 20. — 21. 8. 1952 (Tafel 25)

Die 4. und letzte Untersuchung des Gebietes vermittelt im wesentlichen die gleichen Erscheinungen wie im Juli. Die hydrographische Unterteilung der Wassersäule hat sich weiter verschärft, auf der Station 4 ist ein Gradient von 10⁰/₀₀ Salzgehalt jetzt auf 10 m zusammengedrängt. Die Tiefenlage des Dichtesprunges ist jetzt bei den zwei untersuchten Stationen jedoch unterschiedlich: während sie bei der Station 12 mit etwa 20 m kaum tiefer gedrückt wurde, ist sie bei der Station 4, offenbar unter dem Einfluß stärkeren Einstroms salzhaltigen Bodenwassers, um 5 m gehoben worden.

Wieder folgen auch die übrigen Faktoren dem hydrographischen Grundaufbau, teilweise in noch deutlicherem Maße als im Juli. Die Remineralisationsvorgänge der Unterschicht haben weiter an Ausmaß zugenommen: bei Phosphatwerten von über 30 γ (ähnlich hohe Werte wurden bei Untersuchungen der Jahre 1949 bis 1952 an dieser Station nicht gemessen) sinkt die Sauerstoffsättigung unter 30% ab (ein solcher Wert wurde hier ebenfalls noch nicht gefunden). Zu einer Nitritanreicherung kommt es jedoch dabei nicht.

In der Oberschicht wird durch die Übersättigung im Sauerstoffgehalt eine assimilatorische Tätigkeit des Planktons angedeutet, und auch hier fallen Sauerstoff- und C-Maximum etwa zusammen, während die Hauptmasse der chlorophyllhaltigen Substanz wiederum an der Grenzfläche der beiden Schichten angetroffen wird. Lediglich bei Station 12 fällt ein kleineres Chlorophyllmaximum in das Gebiet der Assimilationszone. Die Sestonverteilung zeigt, wenn von der Oberfläche abgesehen wird, einen dem Chlorophyll vergleichbaren Verlauf.

Für die Verteilung der organischen Substanz läßt sich auch für diese Untersuchung zusammenfassen, daß sie sich weitgehend mit der des Sauerstoffs deckt, nicht aber mit der des Sestons und Chlorophylls.

Die Diskussion der Ergebnisse

1. Das Verhältnis fest gelöst in der organischen Substanz

Eine direkte chemisch-analytische Bestimmung der festen Anteile ist wegen ihrer geringen Konzentration mit sehr großen Schwierigkeiten verbunden. Von uns durchgeführte Experimente (Analyse des Filtrerrückstandes mit dem Filter, eine Schott-G₄-Filterplatte, zusammen) ergaben für den Festanteil Werte von 50—100 γ C/l. Die durch Differenzanalysen unfiltriert und filtriert über eine Schott-G₄-Fritte für den Festanteil erhaltenen Werte liegen innerhalb der Fehlerbreite der Methode, also unter 100 γ C/l. (Kay, 1952).

Das Verhältnis fest gelöst liegt demnach für einen Normal-Gesamt-C-Gehalt von 3 mg/l bei etwa 1:100. Dieser Wert steht in guter Übereinstimmung mit den Befunden anderer Autoren:

Krogh (1934): 1:300; Bigelow und Sears (1939): 1:100 bis 1:4000.

Aus dem geringen Anteil der festen organischen Substanz kann die Folgerung gezogen werden, daß mit der Messung des Gesamt-C im wesentlichen eine Charakterisierung der gelösten Substanzen gegeben wird. Diese Schlußfolgerung liegt den weiteren Betrachtungen zugrunde.

2. Die Zusammenhänge zwischen C-, O₂-, Chlorophyll- und Sestonverteilung

Die Ergebnisse der einzelnen Untersuchungsfahrten lassen sich in allgemeinere Gesetzmäßigkeiten zusammenfassen. So kann für die Kohlenstoffverteilung das folgende Schema aufgestellt werden, das in allen Meßperioden wiedergefunden wurde: einer Anreicherung der organischen Substanz in den oberen 15 m mit einem meist bei 10 m liegenden Maximum steht eine deutliche Abnahme in den unteren Schichten mit einem Minimum in Bodennähe gegenüber. Diese Massenverteilung läßt sich auch rechnerisch sehr gut veranschaulichen, wenn man durch Ausplanimetrieren der Kurven die Abweichung des Vertikalaufbaus vom mittleren Kohlenstoffgehalt der ganzen Wassersäule ermittelt, wobei sich außerdem die unterschiedliche Bewertung der einzelnen Stationen zum Ausdruck bringen läßt. In der folgenden Tabelle ist dies für die Oberschicht unter Zugrundelegen nur der vollen Tiefenserien geschehen. Die Definition der Oberschicht erfolgt dabei biologisch, indem alle Meßwerte bis zu der Tiefe berücksichtigt werden, in der die aufbauenden Vorgänge, ausgedrückt durch den Sauerstoffgehalt, ihr Ende nehmen, die O₂-Werte also abfallen. Diese Tiefe wurde bei allen Stationen in 15 m erreicht. (Über die Tiefenlage der O₂-Sprungschicht vgl. auch Gillbricht 1951).

Tabelle 1: Abweichung des C-Gehalts der Oberschicht in % vom mittleren C-Gehalt der ganzen Wassersäule

Station	16. 5. 52	24. 7. 52.	20. 8. 52
4	+13,1	+14,3	+12,4
12	+17,4	+17,6	+11,4
3a	+ 2,3	+ 5,1	—

Wie sich aus dem Kurvenverlauf bereits ablesen läßt, bleibt die tiefere Station 4 hinsichtlich der Anreicherung der organischen Substanz in der Oberschicht hinter der flacheren Station 12 zurück. Deutlich davon abweichend zeigt die Station 3a nur eine ganz geringe Zunahme in der Oberschicht, was sich daraus erklärt, daß auf beiden

Untersuchungsfahrten im Gegensatz zu allen anderen Stationen der Kohlenstoff hier in der bodennahen Schicht wieder höhere Werte annimmt, was wenigstens zum Teil als Folge von Wasserverschiebungen angesehen werden kann.

Bei der Frage nun, welche die Ursachen einer derartigen Verteilung sein können, müssen diejenigen Faktoren berücksichtigt werden, mit denen die im Kohlenstoff gemessene organische Substanz in einem Zusammenhang stehen sollte. Das ist einmal der Chlorophyllgehalt, der den produzierenden Anteil der organischen Substanz, das Phytoplankton und seine partikulären Folgeprodukte, den organischen Detritus, repräsentiert. In zweiter Linie ist es das Sestongewicht, in dem der gesamte „fest“-Anteil der organischen Substanz neben anorganischen Bestandteilen gemessen wird. Schließlich aber muß der Sauerstoff in Betracht kommen, weil er durch seine wechselnde Konzentration alle Prozesse, die sich an organischen Substanzen abspielen, unmittelbar widerspiegelt.

Eine Untersuchung des Zusammenhangs zwischen Kohlenstoff und Chlorophyll ergibt nun:

1. Die Menge der festen organischen Substanzen im Meerwasser ist so gering, daß sie die Höhe des hier gemessenen Gesamt-C-Gehaltes nicht unmittelbar bestimmen kann, sondern nur indirekt über lösliche Folgeprodukte.

2. Eine Beeinflussung der Kohlenstoffverteilung durch die Plankton- und Detritus-substanz, die mit dem Chlorophyll gemessen wird, scheint nur in der Oberschicht bis etwa 15 m Wassertiefe gegeben zu sein, nur innerhalb dieses Bereichs nehmen C- und Chlorophyllkurve einen gleichsinnigen Verlauf, während unterhalb dieser Schicht der Kohlenstoffgehalt auch dann abfällt, wenn die chlorophyllhaltige Substanz eine deutliche Anreicherung erfährt.

Danach kann ein Zusammenhang zwischen beiden Faktoren, wenn er überhaupt existiert, nur funktioneller Art sein und darin bestehen, daß die chlorophyllhaltige Substanz in der Oberschicht eine Anhäufung löslicher organischer Stoffe hervorruft.

Die Vertikalverteilung der Partikelsubstanz (Seston) dagegen zeigt keinerlei Ähnlichkeit mit der des Kohlenstoffs, so daß der Zusammenhang zwischen beiden Faktoren von anderen, nicht mit dem organischen Kohlenstoff in Beziehung stehenden Substanzen überdeckt wird.

Der Vergleich von Sauerstoff- und Kohlenstoffverteilung schließlich lehrt, daß in jedem der untersuchten Fälle der Kurvenverlauf gleichsinnig ist: immer korrespondiert eine C-Anreicherung in der Oberschicht mit einer Erhöhung der O_2 -Konzentration, der Abfall der C-Kurve unterhalb der 15 m-Schicht stets mit einer Verminderung des Sauerstoffgehalts. Ein derartiger Zusammenhang zwischen organischer Substanz und Sauerstoffgehalt überrascht nicht, da beide Faktoren durch die Vorgänge der Assimilation und Dissimilation voneinander abhängig sein müssen: wenn von der Oberfläche abgesehen wird, kann eine Änderung der O_2 -Konzentration nur die Folge Sauerstoff liefernder oder zehrender Lebensprozesse sein; eine Abnahme des O_2 -Gehaltes zeigt nichts anderes an als die Oxydation organischer Substanz, die einer Verminderung im Kohlenstoffgehalt gleichkommt. Unter Zugrundelegen unserer Kenntnis über die Synthese und den Abbau der organischen Substanzen müßte geradezu eine lineare Beziehung zwischen beiden Faktoren bestehen, jeder Änderung der C-Konzentration müßte ein bestimmter Sauerstoffwert entsprechen. Diese strenge Beziehung ist jedoch im Fall des Meeres nicht zu erwarten, da die Voraussetzung eines stationären Zustandes, vor allem in flachen Gebieten, nicht erfüllt ist. Einerseits steht der im Wasser gelöste Sauerstoff im Austausch mit der Atmosphäre, ein Sauerstoffdefizit kann durch Aufnahme atmosphärischer Luft ausgeglichen werden, während ein Sauerstoffüberschuß die Abgabe von Sauerstoff an die Atmosphäre hervorruft. Auf der anderen Seite wird die Beziehung durch die Austauschvorgänge innerhalb der Wassersäule gestört, indem

diese für beide Faktoren nicht gleich zu sein brauchen. Dazu treten horizontale Wasserverschiebungen als weitere Störungen. Eine Divergenz beider Faktoren kann außerdem durch Abweichung des Respirations-Quotienten vom Wert 1 hervorgerufen werden.

Daraus wird es verständlich, daß Kohlenstoff- und Sauerstoffkurve zwar gleichsinnig, nicht aber kongruent verlaufen. Während in der Unterschicht, von gelegentlichen Abweichungen abgesehen, von weitgehender Übereinstimmung gesprochen werden kann, findet der ausgeprägte Verlauf der C-Kurve in der Oberschicht keine Analogie im Sauerstoffgehalt, da dieser infolge der Austauschvorgänge an der Oberfläche an die Atmosphäre verloren gehen kann. Zusammenfassend läßt sich danach für den Zusammenhang zwischen Sauerstoff und organischer Substanz sagen:

1. Beide Faktoren stehen entsprechend den Grundvorgängen aller Lebensprozesse in Beziehung zueinander, die jedoch infolge der Bedingung einer nicht abgeschlossenen Wassersäule gestört wird.

2. Die Anreicherung der organischen Substanz in den oberen 15 m kann nicht durch überwiegend sauerstoffverbrauchende Abbauvorgänge verursacht sein, da sie nicht mit einer Abnahme des Sauerstoffgehalts verbunden ist.

3. Die Abnahme der organischen Substanz mit der Tiefe ist die Folge oxydativer Vorgänge.

Ein Vergleich unserer Ergebnisse über die C- und O₂-Verteilung an Hand der uns zugänglichen Literatur ist nur mit Angaben von Gaarder und Gran (1927) möglich, die jedoch an Stelle des Kohlenstoffs die mit Permanganat oxydierbaren Substanzen bestimmten¹⁾. Ihre im Oslo-Fjord durchgeführten Untersuchungen hatten das gleiche Ergebnis: die organische Substanz nimmt mit der Tiefe zusammen mit dem O₂-Gehalt ab.

3. Die Herkunft der gelösten organischen Substanzen im Meerwasser

Aus dem bisher dargelegten lassen sich folgende Schlußfolgerungen ziehen:

Die im Gesamt-Kohlenstoff gemessene organische Substanz besteht zum überwiegenden Teil aus gelösten Stoffen, die in die biologisch-chemischen Vorgänge des Meeres einbezogen sein müssen, da sie eine vom Sauerstoff-Gehalt abhängige Vertikalverteilung aufweisen. Durch eine deutliche Anreicherung in der euphotischen Schicht mit einem Maximum in 5—10 m wird angedeutet, daß der Ort ihrer Entstehung in die Zone der assimilatorischen Tätigkeit des Phytoplanktons fällt.

Der Vorgang nun, der für diese Anreicherung verantwortlich zu machen ist, muß darin bestehen, daß aus der festen Substanz lösliche organische Stoffe in das Wasser übertreten, ohne daß dabei Sauerstoff verbraucht wird.

Für einen derartigen Vorgang kommen zwei Prinzipien in Betracht:

Lösliche organische Substanzen können aus Exkreten des Zooplanktons stammen und bei der mechanischen Zerstörung der Phytoplanktonzellen frei werden, also Zerfallsprodukte sein. Nach Harvey (1950) und Harvey und Armstrong (1950), die eine Reihe von Untersuchungen zitieren, passiert ein großer Teil der Diatomeen beim Freißvorgang der Copepoden unverdaut, aber beschädigt den Darm, wobei der lösliche Zellinhalt ans Wasser abgegeben wird. Dieser Vorgang findet bestimmt statt, sein Ausmaß muß jedoch nach überschlägiger Rechnung als gering angesehen werden, jedenfalls kann die eigenartige Anhäufung der gelösten Stoffe nicht durch ihn allein verursacht sein, da er in der gesamten Wassersäule zur Wirkung kommen müßte.

Die zweite Möglichkeit besteht darin, daß beim Assimilationsvorgang des Phytoplanktons Stoffe entstehen, die die Zelle in gelöster Form aktiv oder passiv verlassen.

¹⁾ Durch Arbeiten von Lipschütz 1913 und Gran und Ruud 1926 wurde der Nachweis erbracht, daß mit der Permanganatmethode nur ein Teil der organischen Substanzen ermittelt wird.

Das würde bedeuten, daß die im Meerwasser gelösten organischen Substanzen Stoffwechsel- nicht aber Zerfallsprodukte sind.

Auf die Frage nun, wieweit diese Möglichkeit im Stoffgeschehen des Meeres verwirklicht ist, hat sich, seit sie zum ersten Male von Pütter (1907) diskutiert wurde, das Interesse und die Problemstellung einer ganzen Reihe von produktions-biologischen Arbeiten konzentriert, so daß heute für die Beurteilung der sowohl für die Produktionsberechnung, wie für die Physiologie allgemein wichtigen Frage ein umfangreiches Vergleichsmaterial zur Verfügung steht:

Nachdem im Anfang die Abgabe organischer Substanzen durch lebende Pflanzenzellen lediglich indirekt erschlossen werden konnte (Gran und Ruud 1926, Gran 1927, Gaarder und Gran 1927, Foynd und Gran 1928), andererseits Marshall und Orr¹⁾ (1929) bei Assimilationsversuchen mit *Coscinosira* die Existenz abgegebener Stoffwechselprodukte nicht nachweisen konnten, gelang es Roberg (1930) bei Kulturversuchen mit *Chlorella* und anderen Grünalgen im Süßwasser, die Abgabe unmittelbar festzustellen, indem er zeigte, daß ein großer Teil der Assimilationsprodukte in das umgebende Wasser diffundierte. Zur gleichen Zeit kamen Braarud und Foynd (1931) bei Experimenten mit *Chlamydomonas* und *Carteria* zu dem Ergebnis, daß 30% der Assimilationsprodukte an das Wasser abgegeben werden, während Krogh und Mitarbeiter (1930) wiederum bei der Kultur von *Chlorella* und *Scenedesmus* im Süßwasser keine Abgabe gelöster Stoffe nachweisen konnten. Gillbricht (1951, 1952) schließlich kam an Hand von Produktionsberechnungen über das in unserem Gebiet im Sommer auftretende Phosphatdefizit zu dem Schluß, daß mindestens 50 Prozent der Assimilationsprodukte in gelöster Form dem Phytoplankton und zwar wahrscheinlich nur den Diatomeen verloren gehen.

Unter der Annahme des in dieser Reihe von zum Teil gegensätzlichen Befunden mehrfach diskutierten Vorganges einer stoffwechselbedingten Abgabe löslicher organischer Verbindungen durch das pflanzliche Plankton finden die von uns gemessenen Verteilungsverhältnisse der organischen Substanz folgende Erklärung:

Im Bereich der Assimilationszone gehen dem Phytoplankton lösliche organische Substanzen verloren, deren Anreicherung in einer Tiefe ihr Maximum erfährt, in der auch der Assimilationsvorgang den größten Umfang annimmt. Diese Tiefe wird in unserem Gebiet im Bereich von 0—10 m angetroffen (Steemann Nielsen 1937, Gillbricht 1951). Innerhalb dieser „euphotischen“ Zone zeigen daher Chlorophyll-, Sauerstoff- und Kohlenstoffverteilung gleichsinnigen Verlauf. In der Tiefe, in der die assimilatorische Tätigkeit infolge zu geringer Lichtintensität eingestellt wird (etwa 15 m), findet auch die Produktion gelöster organischer Stoffe ihr Ende, und die Abbauvorgänge gewinnen die Überhand. Unterhalb 15 m fällt daher die C-Konzentration unabhängig von der Chlorophyllverteilung mit der Tiefe ab und erreicht dort ihr Minimum, wo der Sauerstoffgehalt das Maximum der oxydativen Vorgänge anzeigt.

Über die Menge der auf diesem Wege in das Wasser gelangenden Substanzen können von uns keine Angaben gemacht werden. Sicher ist, daß dieser Vorgang nicht allein für die Anhäufung gelöster organischer Stoffe verantwortlich gemacht werden kann, daß also ein Teil von ihnen aus löslichen Exkreten des Zooplanktons und dem Zellinhalt toter oder beschädigter Zellen stammen kann. Erwähnt werden müssen an dieser Stelle ferner die von Hoffmann an abgetöteten Benthosalgen (*Ulva*) beobachteten Vorgänge einer autolytischen Abgabe organischer Phosphatverbindungen, die zunächst als wahrscheinlich vermutet (1952), inzwischen ihre experimentelle Bestätigung erfahren haben (1953). Nicht zu vernachlässigen schließlich ist die aus den Landabflüssen stammende organische Substanz.

¹⁾ Bestimmung der organischen Substanz mit der Permanganatmethode. Siehe hierzu die Fußnote auf S. 211.

Die eigenartige Vertikalverteilung der organischen Substanz findet jedoch durch die letzteren Vorgänge keine Erklärung. Experimentelle Untersuchungen über den physiologischen Ablauf des Abgabevorganges im Stoffwechselprozeß liegen bis heute nicht vor. Wir wissen lediglich aus Untersuchungen von Höfler (1940), daß die Plasmamembran der Diatomeen für niedermolekulare Stoffe permeabel ist, so daß wenigstens für die Diatomeen, die mit den Peridineen zusammen die Masse des Phytoplanktons im Meer ausmachen, die Abgabe gelöster Stoffe physiologisch möglich erscheint.

Die letzte Entscheidung über die Existenz und das Ausmaß der Abgabe gelöster Assimilationsprodukte durch das Phytoplankton kann nur eine erneute experimentelle Untersuchung der Stoffwechselvorgänge des Phytoplanktons fällen, da die bisherigen Experimente schon für ein Versuchsobjekt (*Chlorella* bei Krogh und Roberg) widersprechende Ergebnisse lieferten.

Mit der vorliegenden Arbeit, die lediglich die Verteilungsverhältnisse der organischen Substanz im Meerwasser untersuchte, kann jedoch die bereits mehrfach geforderte Notwendigkeit jener Abgabe gelöster organischer Stoffe durch das Phytoplankton wahrscheinlich gemacht werden.

Zusammenfassung

Durch Messung des Gesamt-C-Gehaltes wird die Vertikalverteilung der organischen Substanz im Gebiet der Kieler Bucht in 4 Messperioden während des Jahres 1952 zusammen mit Salzgehalt, Temperatur, Phosphat- und Nitritkonzentration, Sauerstoff-, Chlorophyll- und Seston Gehalt untersucht. Der C-Gehalt wird aus 134 Einzelbestimmungen im Mittel zu 3,3 mg/l mit Extremen von 2,0 und 4,6 mg/l gemessen und weist in seiner typischen Vertikalverteilung mit einem Maximum in etwa 10 m und einer Abnahme mit der Tiefe große Ähnlichkeit mit der Sauerstoffverteilung auf. Die vertikalen Unterschiede erreichen den Wert von 2,2 mg C.

Ein Zusammenhang zwischen Kohlenstoff- und Phytoplankton- (Chlorophyll-)verteilung ist nur in der Assimilationszone zu erkennen; unterhalb 15 m ist eine Zunahme im Chlorophyllgehalt nicht mit einer Erhöhung der C-Konzentration verbunden.

Seston- und Kohlenstoffverteilung zeigen keine Beziehung.

Die Herkunft der gelösten organischen Substanzen aus Stoffwechselprodukten des Phytoplanktons wird wahrscheinlich gemacht.

Das Verhältnis der festen Substanzen zur gelösten wird zu etwa 1 : 100 ermittelt.

Die Brauchbarkeit des chemischen Verfahrens für Serienmessungen wird nachgewiesen.

Literaturverzeichnis

- Bigelow, H. u. Sears, M. (1939): Studies of the waters of the continental shelf, Cape Cod to Chesapeake Bay, III. Mem. Mus. Comp. Harvard College, 54. — Braarud, T. u. Foyn, B. (1931): Beiträge zur Kenntnis des Stoffwechsels im Meere. Avhandl. Norske Videnskaps-Akad. i. Oslo. I. Matem. Naturv. Klasse, No. 14. — Foyn, B. u. Gran, H. (1928): Über Oxydation von organischen Stoffen im Meerwasser durch Bakterien. Avhandl. Norske Videnskaps-Akad. i. Oslo, I. Matem. Naturv. Klasse, No. 3. — Gaarder, T. u. Gran, H. (1927): Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Internat. p. l'exploration de la Mer 42. — Gillbricht, M. (1951): Produktionsbiolog. Untersuchungen in der Kieler Bucht. Diss. Kiel. — (1952): Untersuchungen z. Produktionsbiologie d. Planktons in der Kieler Bucht I. Kieler Meeresf. Bd. 8. — Gran, H. (1927): The production of plankton in the coastal waters off Bergen. Rep. Norw. Fish. and Mar. Inv. Vol. 3, 8. — Gran, H. u. Ruud, B. (1926): Unters. ü d. im Meerw. gel. organ. Stoffe und ihr Verhältnis z. Planktonprod. Avhandl. Norsk. Vidensk. Akad. i. Oslo, I. Matem. Naturv. Klasse, No. 6. — Harvey, H. (1950): On the production of living matter in the sea off Plymouth. Journ. mar. biol. Ass. Vol. 29. — Harvey, H. u. Armstrong, F. (1950): The cycle of P in the waters of the English Channel. Journ. mar. biol. Ass. Vol. 29. — Höfler, K. (1940): Aus der Protoplasmik der Diatomeen. Ber. Dtsch. Bot. Gesellsch. Bd. 58. — Hoffmann, C. (1953): Weitere Beiträge zur Kenntnis der Remineralisierung des Phosphors bei Meeresalgen. Planta, Bd. 42,

S. 156—176. — Hoffmann, C. u. Reinhardt, M. (1952): Z. Frage d. Remineralisation d. Phosphors bei Benthosalgen. Kieler Meeresf. Bd. 8, 2. — Kalle, K. (1934): Meeresk. chem. Unters. mit Hilfe d. Zeiss'schen Pulfr.-Photometers, III.: Meth. Unters. d. Phosphatbest. Ann. d. Hydr. u. marit. Meteor. Heft II u. III. — (1937): wie oben, VI. Die Best. d. Nitrits u. d. Gelbstoffs. Ann. d. Hydr. u. mar. Meteor. Heft 5. — (1951): wie oben, VII. Die Mikrobest. d. Chlorophylls u. d. Eigenfluoresz. d. Meerw. Dtsch. Hyd. Zeitschr. Bd. 4, 3. — Kay, H. (1952): Eine Methode zur chemischen Bestimmung der organischen Substanz im Meerwasser und ihre Anwendung in der Kieler Bucht. Dissertation Kiel. — (1954): Eine Mikromethode zur chemischen Bestimmung des organisch gebundenen Kohlenstoffs im Meerwasser. Kieler Meeresf. Bd. 10. — Krey, J. (1950): Eine neue Methode zur quantit. Bestimmung des Planktons. Kieler Meeresf. Bd. 7, 1. — Krogh, A. u. Keys, E. (1934): Methods for the determination of diss. org. C and N in sea water. Biol. Bull. 67. — Krogh, A., Lange, E. u. Smith, W. (1930): On the organic matter given off by algae. Biochem. Journal 24, 2. — Lipschütz, A. (1913): Zur Frage ü. d. Ernährung d. Wassert. durch gel. org. Verbindungen. Ergebnisse der Physiologie, 13. — Marshall, S. u. Orr, A. (1929): A study of the spring diatom increase in Loch Striven. Journ. mar. biol. Ass. 16. — Pütter, A. (1907): Ernährung der Wassertiere. Zeitschr. für allg. Physiologie. Bd. 8, 2 u. 3. — Raben, E. (1910): Ist org. gebundener Kohlenstoff in nennensw. Masse im Meer vorhanden. Wiss. Meeresunters. Kiel, Bd. 11. — Roberg, M. (1930): Ein Beitrag zur Stoffwechselphysiologie der Grünalgen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 72, 3. — Steemann Nielsen, E. (1937): The annual amount of org. matter produced by the phytopl. in the Sound off Helsingør. Medd. f. Komm. f. Danm. Fisk. or Havunders. S. Plankt. B. 3, 3.