

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.

Plankton - Äquivalente

Auswertungen von chemischen und mikroskopischen Analysen

Von ERIK HAGMEIER¹⁾

Zusammenfassung: Aus der Literatur und nach eigenen Messungen werden neue Mittelwerte für eine Tabelle der Plankton-Äquivalente abgeleitet (Tabelle 7). Bemerkenswert ist das gefundene hohe Verhältnis Trocken-/Lebendgewicht für Diatomeen und Peridineen.

Die Berechnung des Volumens der organischen Substanz aus gezählten Planktern nach LOHMANN (1908) wird beschrieben, die zu erwartenden Fehler werden abgeschätzt. Eine Untersuchung der Beziehung zum Eiweißgehalt (Abb. 1) ergab, daß mit der organischen Substanz nach LOHMANN im wesentlichen das Plasmavolumen bestimmt wird. Ein Vergleich mit dem Chlorophyllgehalt (Abb. 2, Tab. 6) in verschiedenen Phytoplankton-Bevölkerungen ergab wechselnde Chlorophyllmengen innerhalb und außerhalb der autotrophen Organismen.

Zur Bestimmung des Plankton-Trockengewichts werden verschiedene Wege untersucht. Dabei wird eine Berechnung aus dem Eiweißgehalt nicht ungenauer als eine Ableitung aus dem Verdrängungsvolumen der Plankter.

Plankton Äquivalents (Summary) New mean values for converting plankton data are developed and given in table 7. The ratio dry weight/live weight was estimated much higher than the value suggested by the COMMITTEE ON TERMS AND EQUIVALENTS (1958) for phytoplankton.

Volume of organic substance was derived from plankton counts following LOHMANN (1908). Accuracy of this procedure is discussed, and comparisons are made with contents of albumin equivalent and chlorophyll a (fig. 1, 2, tab. 6). The albumin content found corresponds to that of plasma. Chlorophyll was observed in variable amounts inside and outside the autotrophic organisms.

Dry weight of plankton is calculated from displacement volume and contents of albumin and chlorophyll. Albumin equivalent seems to be not only a good indicator of active substance (KREY 1958), but of dry weight of plankton, too.

Einführung

Die Bestimmungen von Eiweißgehalt (KREY et al. 1957) und Chlorophyllmenge (KREY 1939) können einen ersten Eindruck geben von dem Umfang eines Planktonbestandes. Auch eine Abschätzung des Plankton-Trockengewichts gelingt mit diesen Werten (vgl. BANSE 1956); nach einer Messung des Sestongehaltes (KREY 1950) kann man eine Vorstellung darüber gewinnen, wie weit das Plankton an den im Wasser enthaltenen kleinen Partikeln beteiligt ist²⁾.

Für Vergleiche zwischen solchen Angaben muß man die systematischen und zufälligen Fehler beachten, die mit den Bestimmungen und Umrechnungen verbunden sind. Ein

¹⁾ Aus der Dissertation des Verfassers: „Untersuchungen über die Menge und die Zusammensetzung von Seston und Plankton, in Wasserproben von Reisen in die Nordsee und nach Island“, Kiel 1960.

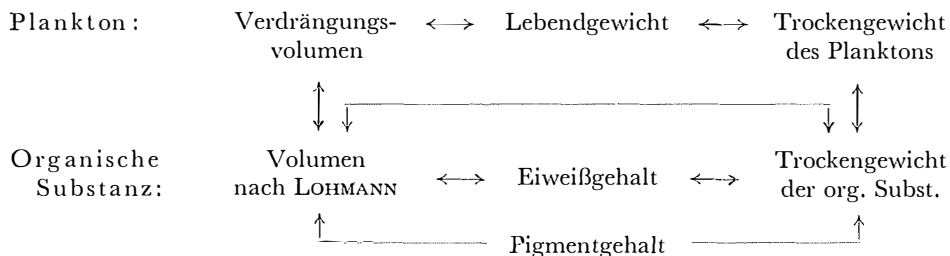
Dort findet man die hier benutzten eigenen Messungen tabelliert, und vieles ausführlicher begründet und diskutiert, als es an dieser Stelle möglich ist.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. J. KREY, bin ich sehr dankbar für seine stets bereite Hilfe mit Rat und Tat bei der Durchführung der Untersuchungen und ihrer Auswertung. Herrn Professor Dr. G. Wüster danke ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes am Institut für Meereskunde und freundliche Förderung.

²⁾ Man unterscheidet im Seston — der abfiltrierbaren Substanz — Plankton und Tripton. Letzteres wird auch vielfach „Detritus“ genannt; ursprünglich wurden unter Detritus nur die aus Organismen stammenden Reste verstanden.

Teil der zu erwartenden Streuung läßt sich aus schon veröffentlichten Analysen ableiten. Außerdem standen eine große Anzahl von Schöpfproben für eine solche Untersuchung zur Verfügung, in denen neben der Bestimmung von Seston, Eiweiß und Chlorophyll die vorkommenden Plankter gezählt und gemessen waren. Daraus lassen sich mit Hilfe der von LOHMANN (1908) eingeführten Berechnung des Planktonvolumens Daten über den Planktonbestand erhalten, die unabhängig von den erwähnten chemischen Analysen und zu Vergleichen mit diesen geeignet sind.

Im einzelnen sollen nun die folgenden skizzierten Beziehungen untersucht werden:



Vorangestellt sei Tabelle 1 mit den Ergebnissen aus Analysen des Netzplanktons von HENSEN (1887) bis KREY (1958), zu denen die vorherrschenden Plankter angegeben wurden. Plankter anderer Gruppen und mitverarbeitetes Tripton (Detritus) können nun die errechneten Werte beträchtlich beeinflussen. Ein Beifang von Diatomeen wird den Aschegehalt von Copepoden- und Peridineenplankton stets erhöhen. BRANDT (1898) versuchte über Planktonzählungen seine Analysenwerte zu verbessern. Über eine Regression zwischen Planktonvolumen und Trockengewicht wird es bei RILEY (1941b) möglich, auf einen mittleren Triptonanteil von 44% an der Trockensubstanz in 22 Netzfängen von der Georges Bank zu schließen. Man darf also die in Tabelle 1 mitgeteilten Werte nicht kritiklos auf das angegebene Plankton beziehen!

Tabelle 1
Die chemische Zusammensetzung des Planktons
nach veröffentlichten Analysen von Netzfängen

	% der Trockensubstanz:		% der organischen Substanz:		
	Asche	aschefrei (org. Subst.)	C	N	P
Diatomeen	53,8 (39) 30,4—74,5	46,2	55,3 (11) 40,4—55,0	7,3 (50) 2,2—12,9	1,3 (40) 0,4—3,9
Peridineen	13,7 (23) 3,9—28,5	86,3	47,7 (13) 39,4—50,4	7,0 (25) 3,0—11,9	0,9 (11) 0,5—1,6
Copepoden	10,2 (27) 0,5—28,0	89,8	49,9 (8) 45,8—57,2	8,4 (141) 5,0—14,5	1,1 (23) 0,4—1,8

Notiert sind: Mittelwert, (Analysezahl), höchster und niedrigster Wert unter dem Mittelwert.

Quellen: BIRGE & JUDAY 1922 (nach VINOGRADOV 1953), BRANDT 1898, BRANDT & RABEN 1920, v. BRANDT 1935, BROCKMANN 1935 (nach VINOGRADOV 1953), COOPER 1935, 1937a, 1937b, DELFF 1912, HARRIS & RILEY 1956, HENSEN 1887, JENKIN 1937, KETCHUM & REDFIELD 1949, KNAUTHE 1907 (nach VINOGRADOV 1953), KREY 1958, MARSHALL, NICHOLS & ORR 1934, MEYER 1914, MORAWSKI 1897 (nach VINOGRADOV 1953), REDFIELD 1934, SEIWELL 1935, VINOGRADOV 1930, 1931, 1933, 1938, 1939 (nach VINOGRADOV 1953), WAKSMAN, STOKES & BUTLER 1937.

Organische Substanz und Plankton-Trockengewicht

Zur Berechnung des Trockengewichts aus der gefundenen organischen Substanz hat BANSE (1956) für Diatomeen und Peridineen einfache Verhältniszahlen genannt. Mit den in Tabelle 1 gesammelten Daten kann man unter Beachtung der wahrscheinlichen systematischen Abweichungen (s. o.) diese Zahlen bestätigen und auf die Copepoden erweitern. Die aus Tabelle 1 zu erkennenden Schwankungen werden zum Teil durch in Art und Menge wechselnden Beifang zu erklären sein, aber sicher auch Unterschiede in der Zusammensetzung der Plankter wiedergeben. Deshalb muß es im Einzelfall unbefriedigend bleiben, wenn ich mit den folgenden Mittelwerten des Aschegehaltes rechne: für Diatomeen 55%, Peridineen 5—10% (übrige Flagellaten 5%), Copepoden 5% der Trockensubstanz. Die beobachteten Ciliaten waren teils nackt und teils beschalt und endlich mit umfangreichen Gehäusen versehen (Tintinnen); für die Körper schätze ich den Aschegehalt zu 10% des Trockengewichts, für die Gehäuse (noch unbekannter Natur) muß ein Zuschlag zu diesem Trockengewicht berechnet werden.

Verdrängungsvolumen und Volumen der organischen Substanz

In Schöpfproben mit gewöhnlicher Planktonkonzentration ist es nicht möglich, das Verdrängungsvolumen direkt oder mit der eleganten kolorimetrischen Methode von SUTCLIFFE (1957) zu bestimmen. Es mußte deshalb von den Ergebnissen der Untersuchung mit dem UTERMÖHL-Mikroskop ausgegangen werden; die Angaben über das Planktonvolumen werden damit abhängig von der Genauigkeit der Zählung und Messung.

Aus Doppelzählungen konnte nun gefunden werden, daß die Standardabweichung für eine Einzelzählung mit dem Ergebnis a mit $\pm \sqrt{a}$ anzusetzen ist, in Übereinstimmung mit den Überlegungen und Beobachtungen von BUCHANAN-WOLLASTON (1936) und WINSOR & WALFORD (1936). Der relative Fehler, der für eine Zählung von a Einzelzellen, Zellketten, Kolonien oder Metazoen angesetzt werden muß, ist aus Tabelle 2 abzulesen.

Tabelle 2

Der relative Fehler von (Plankton-)Zählungen
Angegeben ist die Standardabweichung σ in % vom Zählergebnis a :

$$\frac{\sigma}{a} \cdot 100 = \frac{100}{\sqrt{a}} \quad (\text{da } \sigma = \sqrt{a})$$

a	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0		100	71	58	50	45	41	38	35	33
10	32	30	29	28	27	26	25	24	24	23
20	22	22	21	21	20	20	20	19	19	19
30	18	18	18	17	17	17	17	16	16	16
40	16	15	15	15	15	15	15	15	14	14
50	14	14	14	14	14	13,5	13	13	13	13
60	13	13	13	13	12,5	12	12	12	12	12
70	12	12	12	12	12	12	11,5	11	11	11
80	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11
90	10,5	10	10	10	10	10	10	10	10	10
100	10									
150	8									
200	7									
300	6									
400	5									

a ist zu addieren aus den in der linken Randspalte genannten Zahlen und den in der Spalten-Überschrift notierten Einern.

Die Größe der Plankter ist schon innerhalb einer Art sehr variabel. Als Beispiel wird bei HAGMEIER (1960) die Diatomee *Rhizosolenia shrubsolei* im August 1953 in der mittleren Nordsee genannt: bezieht man sich zur Vereinfachung der Volumenbestimmung in diesem Seegebiet auf eine mittlere Größe, so ergibt sich für den Einzelfall eine mittlere Abweichung von 40—50%! Dazu muß man mit einem systematischen Fehler rechnen, der daraus entsteht, daß man für die Plankter einfache Körperformen annimmt.

In der Volumensumme für eine Wasserprobe, die verschiedene Plankter enthält, werden sich die einzelnen Fehler z. T. ausgleichen; bei der in meiner Bearbeitung angewandten Genauigkeit rechne ich für das Ergebnis mit einem Fehler von $\pm 20\%$.

Zu diesem Verdrängungsvolumen kann man mit LOHMANN (1908) die „Masse der lebenden Substanz und der dem Stoffwechsel dienenden Stoffe“ berechnen. Die dafür nötigen Annahmen wurden von LOHMANN direkt übernommen oder aus seinen Angaben abgeleitet. Bei

Diatomeen wird das Volumen eines 1—2 μ starken (Plasma-) Wandbelages, des Kernes, seiner Plasmaumhüllung und der Plasmastränge berechnet, und dazu 10% des übrigen Zellen(Zellsaft)volumens addiert,

Peridineen werden zu etwa 75% des Zellvolumens angesetzt,

Flagellaten mit 70—80% des Zellvolumens (bei *Phaeocystis* entspricht dem etwa 0,5% des Kolonievolumens),

Ciliaten gehen ein mit 75—80% ihres Zellvolumens,

Metazoen mit 67% des Körpervolumens für Copepoden und ihre Jugendformen,

Wurmlarven, Schneckenlarven u. ä., mit 20—30% des Körpervolumens für Echinodermen- und Cnidarier-Larven.

Das so erhaltene „Rechenvolumen“ LOHMANNS wird häufig auch „Planktonvolumen“ genannt, was zur Verwechslung mit dem Verdrängungsvolumen der Plankter geführt hat; hier wird deshalb die Bezeichnung „Volumen der organischen Substanz“ gebraucht.

Die auf diesem Wege gefundenen Angaben über die organische Substanz sind nur ungenau; zu den mit Zählung und Messung der Plankter verbundenen Fehlern kommt die Unsicherheit der LOHMANNschen Schätzung, die am größten wird beim Überwiegen einer einzelnen Art. Für die Volumensumme aus verschiedenen Arten wird man wieder einen gewissen Ausgleich der Fehler annehmen dürfen und damit etwa $\pm 30\%$ für das Volumen der organischen Substanz in einer Wasserprobe. Über dieser Ungenauigkeit sollte man aber nicht vergessen, daß nur mit dieser Rechnung eine biologisch vernünftige Summierung der gezählten Plankter möglich ist!

Für Flagellaten, Ciliaten und Metazoen wurde ein festes Verhältnis zwischen dem Volumen der organischen Substanz und dem Verdrängungsvolumen angenommen. Bei den Diatomeen würde es nach LOHMANN mit Art und Größe wechseln, wie an Beispielen in Tabelle 3 gezeigt wird. Danach wird das Verhältnis mit zunehmender Größe der

Tabelle 3

Das Verhältnis Volumen der organischen Substanz (nach LOHMANN) zum Verdrängungsvolumen bei verschiedenen Diatomeen

<i>Asterionella japonica</i>	0,6 —0,75	<i>Leptocylindrus danicus</i>	0,4 —0,6
<i>Biddulphia regia</i>	0,15—0,3	<i>Nitzschia seriata</i>	0,5 —0,7
<i>Cerataulina bergoni</i>	0,2 —0,3	<i>Rhizosolenia alata</i>	0,3 —0,65
<i>Chaetoceros</i> sp.	0,3 —0,6	<i>Rhizosolenia shrubsolei</i>	0,3 —0,45
<i>Coscinodiscus</i> sp.	0,1 —0,3	<i>Rhizosolenia styliformis</i>	0,2
<i>Ditylum brightwelli</i>	0,25	<i>Skeletonema costatum</i>	0,55—0,8
<i>Guinardia flaccida</i>	0,15—0,2	<i>Thalassiosira gravida</i>	0,2 —0,45
<i>Lauderia borealis</i>	0,2 —0,25		

Diatomeen kleiner, was sich auch innerhalb einer Art zeigen läßt: bei *Rhizosolenia alata* schwankt der Anteil des Volumens der organischen Substanz am Verdrängungsvolumen zwischen 64% bei kleinen und 29% bei großen Formen. GROSS (1940) beobachtete bei *Ditylum brightwelli* Werte von 5—33% für den Anteil des Auxosporenvolumens am Zellvolumen; ein Vergleich mit dem nach LOHMANN berechneten Volumen der organischen Substanz ergibt eine gute Übereinstimmung.

Nach den wenigen dafür auswertbaren Analysen scheint es so, als ob das Verhältnis von Volumen der organischen Substanz zum Verdrängungsvolumen dem Verhältnis zwischen organischer Substanz und Plankton-Trockensubstanz ähnlich ist (Tabelle 4), was eine weitere Bestätigung der Vorstellungen LOHMANNs bedeuten würde. Bei diesem Vergleich in Tabelle 4 ist es allerdings unsicher, ob die in der letzten Spalte angegebenen Mittelwerte für die analysierten Plankter zutreffen.

Tabelle 4

Die Verhältnisse: Gewicht der organ. Substanz zu Plankton-Trockengewicht (OS/T) und Volumen der organ. Substanz zu Zellvolumen (OSV/KV) bei einigen Diatomeen

Art oder Gattung	OS/T	Analysen	Quellen	OSV/KV
<i>Biddulphia sinensis</i>	0,32	(1)	■ROCKMANN (1935)	0,21
<i>Coscinodiscus excentricus</i>	0,41	(1)	HARRIS & RILEY (1956)	0,23
<i>Chaetoceros</i> sp.	0,45	(6)	HENSEN (1887), ■BRANDT (1898), HARRIS & RILEY (1956), KREY (1958)	0,45
<i>Rhizosolenia</i> sp.	0,49	(4)	HENSEN (1887), ■BRANDT & RABEN (1920)	0,45
<i>Skeletonema costatum</i>	0,56	(6)	■BRANDT & RABEN (1920), KREY (1958)	0,65

Volumen der organischen Substanz und Eiweißgehalt

Die Berechnung der organischen Substanz nach LOHMANN und die Bestimmung des Eiweißgehaltes nach KREY sind zwei Ansätze zur Gewinnung einer Aussage über die lebende Substanz des Planktons. Es schien daher reizvoll, die Ergebnisse einmal einander gegenüberzustellen. In Abbildung 1 ist das mit den 214 Proben von einer Reise nach

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 1)

Abb. 1: Eiweißgehalt und Volumen der organischen Substanz (nach LOHMANN), aus Oberflächenproben von Nordsee und Nordatlantik, gesammelt im Mai/Juni 1954 (genaue Angaben bei HAGMEIER 1960). Werte für 1 l Wasser.

Eiweißgehalt in Albumin-Äquivalenten aus der Biuret-Bestimmung nach KREY et al. 1957, EE für: Extinction Equivalent.

- a) Hervorgehoben sind:
 Δ Proben mit Diatomeenplankton (*Asterionella*), aus dem Seegebiet um Island,
 × Proben mit Diatomeenplankton (*Chaetoceros. Nitzschia*) aus der Umgebung der Färöer,
 + Proben, in denen Peridineen überwiegen (genommen zwischen Färöern und Orkneys).
 r_Δ, r_×: Die aus den beiden erstgenannten Probengruppen errechneten Regressionslinien.
- b) Verteilung im Wurzel-transformierten Koordinatensystem.
 Skala der ursprünglichen Werte außen, der transformierten Koordinaten an der Innenseite der Umrandung.
 R Ausgleichsgerade aus allen Wertepaaren.

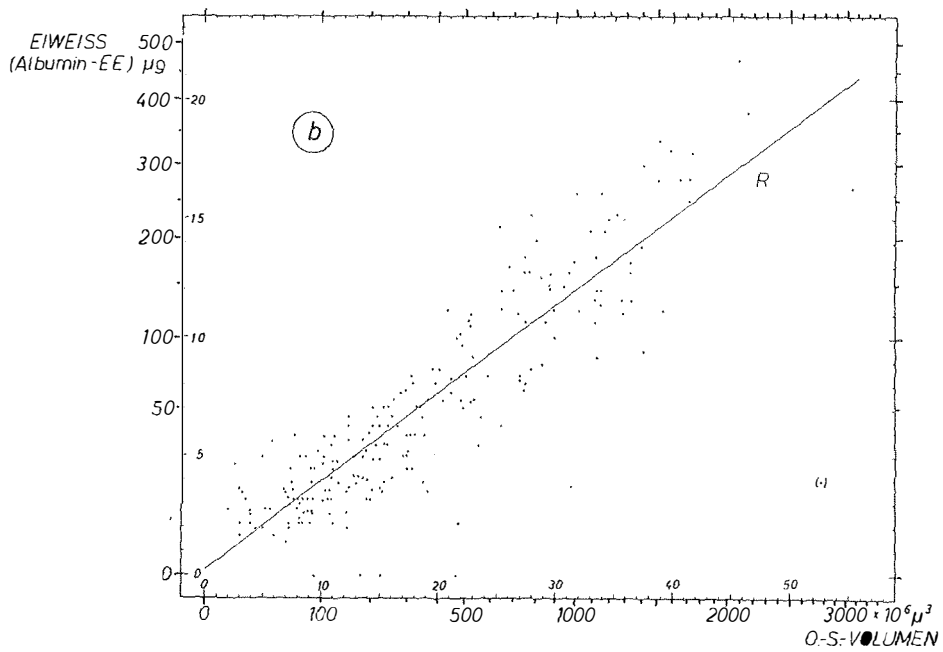
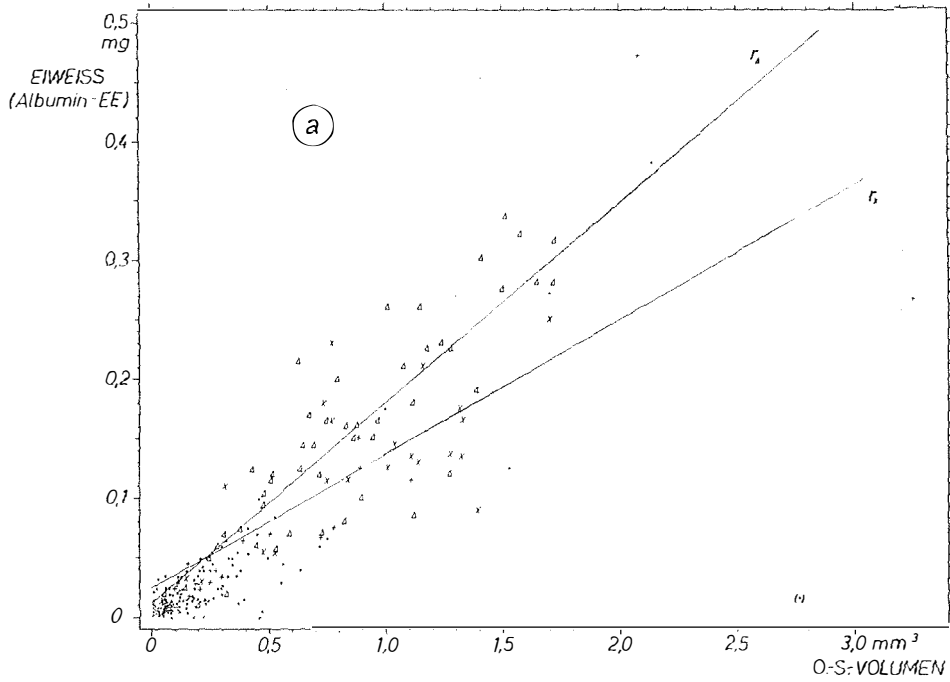


Abbildung 1

Tafel 1 (zu E. Hagmeier)

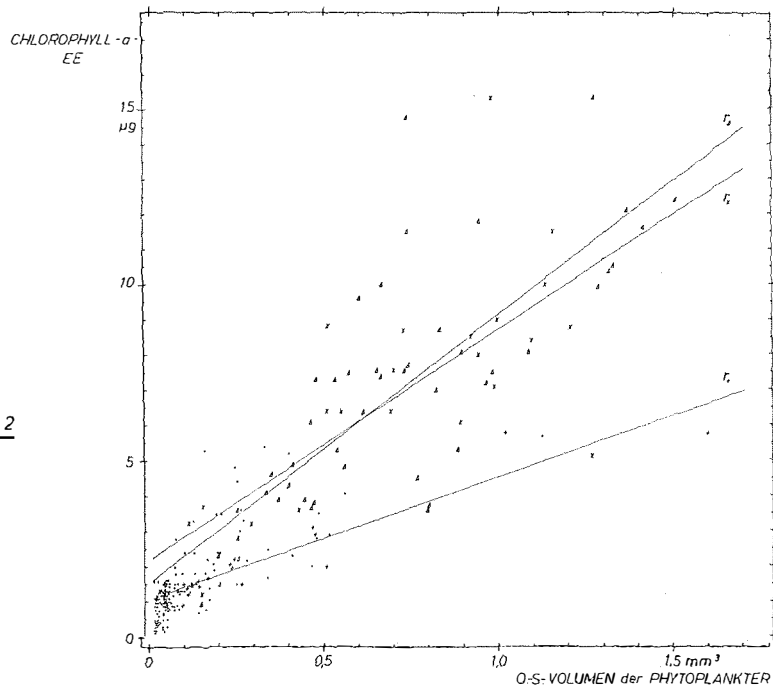


Abbildung 2

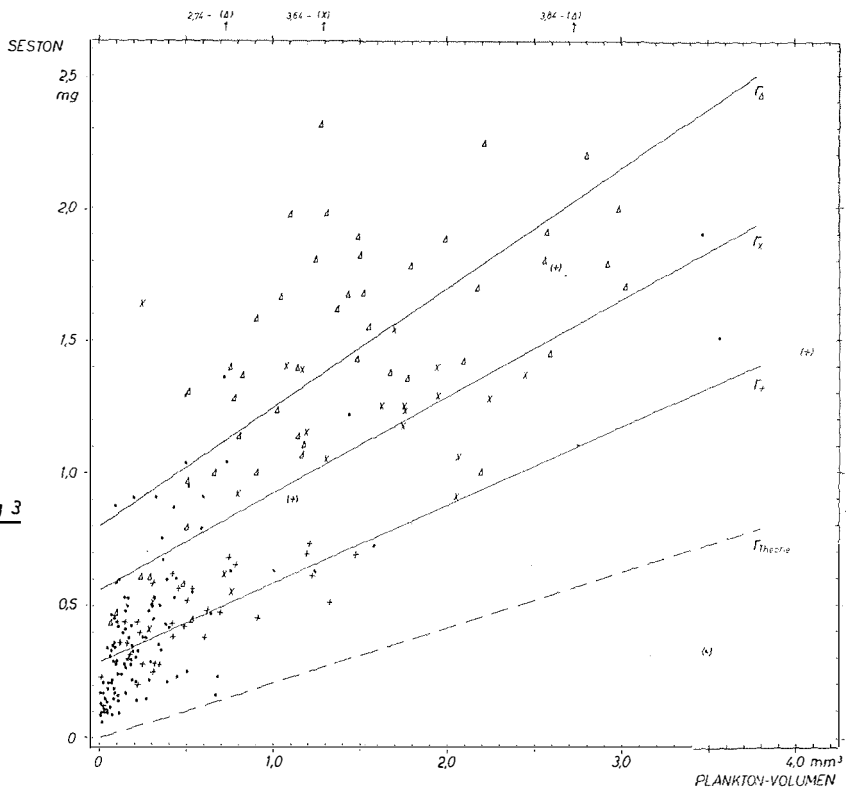


Abbildung 3

Tafel 2 (zu E. Hagmeier)

Island geschehen (Oberflächenproben aus Nordsee und Nordatlantik, gesammelt in Mai und Juni 1954).

In Abbildung 1a werden durch verschiedene Symbole Proben mit ähnlicher Bevölkerung hervorgehoben. Für die Berechnung einer Regression ist eine regelmäßige Verteilung der Werte Voraussetzung; diese ist gegeben in einer Probengruppe, in der die Diatomee *Asterionella japonica* dominiert (Δ , 50 Wertepaare), und in einer zweiten mit den vorherrschenden Diatomeen *Chaetoceros* und *Nitzschia* (\times , 24 Proben). Mit $+$ bezeichnete Proben mit Peridineenplankton lassen sich leider nicht für eine Regression auswerten.

Die Koeffizienten für eine lineare Beziehung

Eiweißgehalt (mg) = $a + b \cdot \text{Volumen der organischen Substanz (mm}^3)$
 findet man zu: $a_{\Delta} = +0,013$, $a_{\times} = +0,025$; sie deuten auf einen mittleren Eiweißgehalt von 13 und 25 $\mu\text{g/l}$, dem kein Rechen-Volumen entspricht. Das kann zwei Ursachen haben: übersehene Mikroorganismen und eine scheinbare Erhöhung des Eiweißgehaltes durch die Bearbeitung der Proben, so wie sie durch die Verwendung von Filtern im Analysengang entstehen kann (KREY et al. 1957). Es ergeben sich weiter: $b_{\Delta} = 0,17 \pm 0,02$ und $b_{\times} = 0,11 \pm 0,02$, dazu aus Probengruppen von anderen Reisen (vgl. HAGMEIER 1960, Tabelle 11): $b = 0,11 \pm 0,02$ (36 Wertepaare), $0,08 \pm 0,02$ (aus 21 Proben), $0,08 \pm 0,02$ (15 Wertepaare). Ein daraus berechneter Mittelwert läge bei 0,11.

Die gefundenen Koeffizienten werden nun systematische Fehler enthalten, wenn die Volumenberechnung für die jeweils vorherrschenden Plankter falsch angesetzt ist. Es wurde deshalb versucht, einen Ausgleich durch die Zusammenfassung verschiedenartiger Proben zu erreichen. Die in Abbildung 1a enthaltenen Daten sind nach einer Wurzeltransformation (vgl. BARNES 1952) für eine gemeinsame Auswertung gleichmäßig genug verteilt (Abbildung 1b). Die berechnete Ausgleichsgerade gilt dann für die Beziehung:

$$\sqrt{\text{Eiweißgehalt } (\mu\text{g})} = A + B \sqrt{\text{Volumen der org. Substanz } (10^6 \mu^3)}$$

Man erhält: $A = 0,24 \pm 0,14$, $B = 0,37 \pm 0,01$ (214 Wertepaare). Aus dieser Gleichung kann aber nur dann die schließlich gewünschte lineare Beziehung zwischen den untransformierten Werten berechnet werden, wenn man A vernachlässigen darf. Da die Wirkung von A auf den mit B aus den Volumen der org. Substanz errechneten Eiweißwert nur gering ist, möchte ich das mit $A = 0$ durch Quadrieren der obigen Gleichung gefundene B^2 für eine gute Schätzung von b ansehen; man erhält: $b = 0,14 \pm 0,01$.

Diesen und die übrigen (S. oben) erhaltenen Werte für das Verhältnis zwischen Eiweißgehalt und Volumen der organischen Substanz kann man mit den Ergebnissen

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 2)

Abb. 2: Chlorophyllgehalt und das Volumen der organischen Substanz der Phytoplankter. Werte für 1 l Wasser.

Chlorophyll-a-Gehalt in Extinktions-Äquivalenten, bestimmt nach KREY 1939.

Herkunft und Bezeichnungen der Wertpaare wie in Abb. 1.

r_{Δ} , r_{\times} , r_{+} : Die aus den Probengruppen errechneten Ausgleichsgeraden.

Abb. 3: Seston-Trockengewicht und Plankton-Verdrängungsvolumen.

Werte für 1 l Wasser.

Herkunft und Bezeichnungen der Wertepaare wie in Abb. 1; das Symbol $+$ gilt aber nicht nur für die genannten Proben mit einer Peridineenbevölkerung, sondern außerdem für einige nahe gelegene mit anderen vorherrschenden Planktern.

r_{Δ} , r_{\times} , r_{+} : Für die Probengruppen errechnete Ausgleichsgeraden.

r Theorie: Für ein spezifisches Gewicht 1,05 und das Verhältnis Trocken-/Lebendgewicht = 0,20 geforderte Beziehung.

aus dem folgenden Abschnitt vergleichen, wenn man das dem Volumen der organischen Substanz entsprechende Trockengewicht schätzt. Für Protoplasma darf man nach HARTMANN (1953) allgemein ein spezifisches Gewicht von 1,02—1,05 und einen mittleren Wassergehalt von 75% annehmen. Rechnet man mit diesen Daten zunächst auch einmal für das nach LOHMANN gefundene Volumen, so erhält man für 1 mm³ organische Substanz ein Trockengewicht von 0,26 mg; da das gleiche Volumen nach den oben ermittelten Koeffizienten 0,08—0,17 mg Eiweiß (trocken) enthält, ergibt sich ein Eiweißgehalt von 31—65% für die trockene organische Substanz. Durch die Annahme eines größeren Wassergehaltes der organischen Substanz (BANSE (1956) rechnet mit 80—85%) würde sich der Eiweißanteil an der organischen Substanz noch erhöhen. Für das Protoplasma gibt HARTMANN (1953) nun einen mittleren Eiweißgehalt von 55% der Trockensubstanz an; nach den hier gefundenen Werten erfaßt man also mit der Berechnung der organischen Substanz nach LOHMANN im wesentlichen das Plasmavolumen.

Eiweiß in der organischen Substanz

Vor den Analysen von KREY (1958) berechnete man den Eiweißgehalt in der organischen Substanz (Glühverlust) aus dem gefundenen Stickstoff mit dem Faktor 6,25. Damit erhält man einen Maximalwert, denn im Organismus ist der Stickstoff auch in anderen organischen oder anorganischen Verbindungen enthalten. KREY konnte durch die Bestimmung des Eiweißgehaltes mit der Biuretmethode zeigen, daß nur 46—90% des gesamten im Plankton gefundenen Stickstoffs im Eiweiß gebunden sein kann. Für den Eiweißgehalt der organischen Substanz erhält KREY aus seinen Analysen im Mittel 20,4% bei Diatomeen, 21,8% in Ceratienplankton und 37,3% für Copepoden. Diese Ergebnisse stehen ganz im Gegensatz zu den Empfehlungen des COMMITTEE ON TERMS AND EQUIVALENTS (1958), das für Umrechnungen einen Eiweißgehalt von 55% der organischen Substanz im Phytoplankton und von 57% im Zooplankton ansetzt. Diese Zahlen wären richtig, wenn man unter organischer Substanz nur das Protoplasma verstehen will (s. o.). Man darf sie nicht auf den Glühverlust beziehen, mit dem man im Plankton wesentlich mehr organische Substanz bestimmt und dazu auch organische Stoffe, die neben dem Plankton im Netz oder auf dem Filter angereichert werden und in denen z. B. das Eiweiß schon abgebaut sein kann. Solche Beimengungen können auch die Ergebnisse von KREY (1958) beeinflußt haben, die aus Netzfängen gewonnen sind, die zum größten Teil aus unmittelbarer Landnähe stammen. Leider ist das von KREY bearbeitete Plankton nicht gezählt und gemessen und damit nicht nach LOHMANN berechenbar, in meinen Proben andererseits ist nur das Volumen der organischen Substanz, nicht der Glühverlust bestimmt. Deshalb muß der Eiweißgehalt in der organischen Substanz des lebenden Plankton noch immer geschätzt werden. Für eigene Umrechnungen verwende ich für Diatomeen 40%, Copepoden 45% und für Peridineen 35%; hier ist ein wechselnder Teil der organischen Substanz als Zellulose in den Panzern gebunden (vgl. BRANDT 1898, MEYER 1914).

Volumen der organischen Substanz nach LOHMANN und Trockengewicht der organischen Substanz

Die Beziehungen zum Eiweißgehalt deuten darauf hin, daß man über das nach LOHMANN berechnete Volumen die organische Substanz wahrscheinlich etwas zu gering, mit dem Glühverlust jedoch nur unsicher bestimmen kann. Da leider noch eine Vergleichsreihe fehlt, ist man für direkte Umrechnungen auf eine Schätzung angewiesen. Im Einklang mit dem angenommenen Mittelwert für das Verhältnis Eiweiß zu Volumen der organischen Substanz = 0,11 (S. 37) und den im vorigen Abschnitt genannten

Eiweißgehalt für die trockene organische Substanz erhält man für 1 mm³ Volumen der organischen Substanz bei Diatomeen: 0,275 mg trockene organische Substanz, bei Peridineen 0,33 mg (einschließlich Panzer), bei Copepoden 0,245 mg.

Pigmente in der organischen Substanz

Zusammenstellungen über die im Plankton gefundenen Pigmente geben RICHARDS (1952) und VALLENTYNE (1957). Man kann sie durch organische Lösungsmittel mehr oder weniger vollständig (GARDINER 1941) extrahieren, und über eine colorimetrische oder photometrische Messung läßt sich ein mengenmäßiges Äquivalent finden. Nach YENTSCH (1957) können solche Messungen auch direkt an dem auf einem Filter angereicherten Plankton vorgenommen werden, nachdem man das Filter aufgehellt hat.

Die in einer Sestonprobe bestimmten Pigmente sind nun im Plankton und im Detritus (HARVEY, COOPER, LEBOUR & RUSSELL 1935, RILEY 1941 a, GILLBRICHT 1952) enthalten. Eine genaue Zuordnung ist durch die optische Messung nicht möglich, denn Chlorophyll a und seine Abbauprodukte z. B. haben fast übereinstimmende Absorptionskurven (ORR & GRADY 1957). Nur durch einen Vergleich mit dem gezählten Plankton (Planktonvolumen) ist bei der Zusammenfassung vieler Wertepaare zu einer Regression eine Trennung in Plankton- und Detritusanteil möglich, so wie sie RILEY (1941 b) und GILLBRICHT (1952) berechnet haben. Auf diese Weise sind allerdings nur Mittelwerte gewonnen, die über die einzelne Probe keine genaue Aussage zulassen.

Jede Angabe über Planktonpigmente wird deshalb nur unsicher sein; erst recht ist es der Schluß auf die mit ihnen verbundenen Planktonmengen. Der Gehalt an Pigmenten ist nämlich abhängig von der physiologisch wirksamen Lichtintensität und -qualität (STRAIN 1951, STANBURY 1931), von der Versorgung mit Eisen, Stickstoff und Phosphor (HARVEY 1953, YENTSCH & VACCARO 1958, KETCHUM, RYTHER, YENTSCH & CORVIN 1958), von der Artenzusammensetzung (HARRIS & RILEY 1956, GILLBRICHT 1952), und auch gelegentlich von der Wassertemperatur (MARGALEF 1954). Endlich kann, besonders bei nährstoffarmer Umgebung, ein großer Teil der tagsüber gebildeten Pigmente nachts wieder abgebaut werden, so daß bedeutende Schwankungen im Tagesrhythmus zu beobachten sind (RYTHER & YENTSCH 1957, YENTSCH & SCAGEL 1958, SHIMADA 1958, RYTHER, YENTSCH, HULBURT & VACCARO 1958).

Über Größenordnung und Schwankungsbreite der Mittelwerte, die verschiedene Autoren aus ihren Analysen über den Pigmentgehalt des Phytoplanktons angeben, soll Tabelle 5 orientieren. Die vom COMMITTEE ON TERMS AND EQUIVALENTS (1958) gegebene Empfehlung, mit einem Gehalt von 3,6% Chlorophyll a in der organischen Substanz der Phytoplankter zu rechnen, sollte man nur für Diatomeenplankton befolgen!

Tabelle 5

Pigmente in der organischen Substanz des Phytoplanktons

Angaben in % der trockenen organischen Substanz nach den Mittelwerten verschiedener Autoren, deren Ergebnisse von HAGMEIER (1960, Tabelle 12) zusammengestellt sind.

Das Vorkommen von Chlorophyll c im Plankton ist noch umstritten!

	Diatomeen	Peridineen	Phytoplankton
Chlorophyll a	1,1—5,6	0,4—1,4	0,9—2,9
Chlorophyll b	< 0,1
Chlorophyll c	(2—3)
Carotinoide	(0,75—1,5)

Über Carotinoide im Zooplankton findet man eine Angabe bei MARSHALL & ORR (1955): in *Calanus finmarchicus* wurden 7—57 µg pro g Trockensubstanz festgestellt. Danach darf man noch nicht den Einfluß des Zooplanktons auf die Pigmentbestimmung allgemein gering einschätzen!

Chlorophyll a und Volumen der organischen Substanz

Die aus der Literatur gesammelten Daten können durch eigene Beobachtungen über den Gehalt an Chlorophyll-a-Äquivalenten und der für die Phytoplankter nach LOHMANN berechneten organischen Substanz ergänzt werden. Nach dem Vorbild von RILEY (1941 b) und GILLBRICHT (1952) soll dabei versucht werden, durch Regressionen das nicht im Plankton enthaltene Pigment zu eliminieren. Da dieser „Detritus-Anteil“ in verschiedenen Wasserkörpern voneinander abweichende Mittelwerte haben kann, erscheint es sinnvoll, nur solche Proben zusammen zu bearbeiten, die hydrographisch — oder besser noch biologisch — eine gleiche Herkunft vermuten lassen. Die schon für das Verhältnis zwischen Eiweißgehalt und organischer Substanz zusammengestellten Probengruppen werden deshalb auch hier wieder untersucht.

Abbildung 2 bringt das Material der schon erwähnten Islandreise (S. 37); die zusammengehörigen Proben sind wie in Abb. 1 a gekennzeichnet. Die beiden verhältnismäßig steil ansteigenden Ausgleichsgeraden gelten für Diatomeenbevölkerung; die aus den Peridineenproben errechnete Beziehung ist davon deutlich zu unterscheiden. Da man nach der Fixierung autotrophe und heterotrophe Peridineen nicht mehr trennen konnte, sind zum Phytoplankton die Ceratien gerechnet und die übrigen Peridineen nur mit der Hälfte ihres Volumens. In Tabelle 6 sind die für diese drei Probengruppen bestimmten Koeffizienten aus der Beziehung:

Chlorophyll a (µg) = a + b · Volumen der org. Substanz des Phytoplanktons (mm³)
zusammen mit den Ergebnissen aus auf anderen Reisen beobachteten Planktongesellschaften angeführt.

Tabelle 6

Regressionskoeffizienten für eine lineare Beziehung zwischen dem Volumen der organischen Substanz des Phytoplanktons (mm³) und Chlorophyll-a-Äquivalenten (µg)

Für die Herkunft der verschiedenen ausgewerteten Probengruppen siehe HAGMEIER (1960, Tabellenanhang, S. 35—36)

Vorherrschende Plankter	Zahl der Proben	a	b
<i>Asterionella japonica</i>	50	1,6	7,6 ± 0,8
<i>Chaetoceros</i> u. <i>Nitzschia</i>	24	2,2	6,5 ± 1,2
Peridineen	18	1,1	3,4 ± 0,3
<i>Thalassiosira</i> (A)	40	0,8	9,5 ± 0,6
	(B)	.	3,1
<i>Rhizosolenia</i> u. <i>Nitzschia</i> . . . (A)	9	1,4	8,8 ± 1,8
	(B)	12	3,4 ± 1,3
<i>Guinardia flaccida</i>	10	2,0	4,2 ± 1,4

Diese Koeffizienten lassen sich mit den von GILLBRICHT (1952) bestimmten vergleichen: a bezeichnet die mittlere, nicht an das gezählte Plankton gebundene Chlorophyllmenge; gegenüber den geringeren Werten der Tabelle 6 aus der offenen See fand GILLBRICHT in einem an Detritus reichen Gebiet nahe der Küste 3,75—10,07 µg/l. b wurde in den

von GILLBRICHT untersuchten Planktongesellschaften zwischen 3,67 und 6,87 angegeben. Über die Volumen-Anteile von Diatomeen und Peridineen lassen sich die für diese Planktongruppen gültigen Koeffizienten berechnen: für Diatomeen $b = 7,35$, für Peridineen $b = 3,6$. Entsprechend kann man aus den drei ersten in Tabelle 6 genannten Probengruppen ableiten: für Diatomeen $b = 7,75$, für Peridineen $b = 2,3$. Ähnliche Unterschiede kann man nach Tabelle 6 aber auch schon zwischen verschiedenen Diatomeenpopulationen erwarten!

Im *Thalassiosira*-Plankton, das im Mai und Juni 1953 westlich von Island untersucht wurde, ließen sich zwei Probengruppen mit sehr unterschiedlichem Chlorophyllgehalt trennen. Die Proben der Gruppe B stammen nur aus Oberflächenwasser, dessen Temperatur und Salzgehalt in der Nähe des Treibeises stark herabgesetzt waren. Eine starke Vermehrung der Diatomeen in diesem „Schmelzwasser“ bei hohem Lichtangebot in einer dünnen Oberflächenschicht hat vielleicht zur Erniedrigung des Chlorophyllgehaltes geführt. Da aber auch der Eiweißgehalt geringer ist als in der Gruppe A, ist es möglich, daß in den Proben der Gruppe B das Volumen der organischen Substanz zu hoch berechnet wurde. Die Unterschiede in Chlorophyll- und Eiweißgehalt würden dann nur im Bezug auf das Verdrängungsvolumen der Plankter bestehen, das in den beiden Gruppen etwa gleich war.

Die auf derselben Reise südwestlich Islands geschöpften Proben mit einer *Rhizosolenia-Nitzschia*-Bevölkerung lassen sich nach ihrem relativen Chlorophyllgehalt in zwei ähnlich verschiedene Gruppen trennen (Tabelle 6). Diese sind wohl nach ihrer Position, nicht aber hydrographisch oder durch den Eiweißgehalt zu unterscheiden.

Auf einer Überschätzung des Volumens der organischen Substanz mag der niedrige Koeffizient b für die durch *Guinardia* gekennzeichnete Probengruppe beruhen. Wenn bei größeren Diatomeen der nach LOHMANN im Zellinnern angenommene Teil der organischen Substanz (vgl. S. 35) einen beträchtlichen und oft den größten Teil des berechneten Volumens ausmacht, kann die allgemeine Rechnung mit 10% des Zellsaftvolumens zu großen systematischen Fehlern führen, worauf BANSE (1956, S. 176) hinweist.

Für die Beziehung zum Chlorophyllgehalt dürfte diese „innere“ organische Substanz weniger bedeutsam sein, wenn man an die Orientierung der Chloroplasten denkt. Es wurde deshalb auch die Beziehung zwischen dem Plasma-Wandbelag der Plankter und dem Chlorophyllgehalt untersucht, ohne daß allerdings zwischen den in Tabelle 6 genannten Probengruppen die Variation der neuen Koeffizienten wesentlich geringer gefunden wurde als die der angegebenen.

Ein Vergleich der zwischen Chlorophyll und dem Volumen der organischen Substanz gefundenen Verhältnisse mit den in Tabelle 5 angegebenen Werten ist über die auf S. 39 abgeschätzte Umrechnung möglich. Es ergeben sich aus den Daten der Tabelle 6 für Diatomeen 1,1—3,5% Chlorophyll a in der trockenen organischen Substanz, für Peridineen entsprechend 1,0%.

Der Schluß vom Chlorophyllgehalt einer Wasserprobe auf die in ihr enthaltene organische Substanz der Phytoplankter ist also wegen wechselnder Pigmentmengen außerhalb und innerhalb der Organismen mit einiger Unsicherheit verbunden. Es gilt aber auch heute noch die Feststellung von RILEY, STOMMEL & BUMPUS (1949), daß es keine andere Methode gäbe, die eine schnelle und genauere Zusammenfassung der Autotrophen erlaubte.

Endlich läßt sich aus dem Chlorophyllgehalt und einer Angabe über die Belichtung in situ, wenn man den Nährstoffgehalt berücksichtigt, eine Schätzung der Produktion in einem Wasserkörper anstellen. RYTHER & YENTSCH (1957) geben eine Zusammenfassung eigener und von anderen Autoren gefundener Beziehungen; es wird daraus,

für optimale Lichtverhältnisse, für 1 g Chlorophyll a eine mittlere Assimilationsleistung von 3,7 g Kohlenstoff in der Stunde abgeleitet. Weitere Vergleiche durch RYTHER & YENTSCH (1958) und RYTHER, YENTSCH, HULBERT & VACCARO (1958) von Produktionsleistungen, die nach Chlorophyllgehalt, Sauerstoff-Entwicklung und der Aufnahme radioaktiven Kohlenstoffs berechnet wurden, bestätigen den genannten Mittelwert.

Verdrängungsvolumen und Lebendgewicht

Das Lebendgewicht, die „Biomasse“, läßt sich aus dem Körpervolumen des Planktons berechnen, wenn es gelingt, das spezifische Gewicht zu beurteilen. Im allgemeinen wird es nur wenig von dem des umgebenden Wassers abweichen.

GROSS & RAYMONT (1948) haben für verschiedene Stadien von *Calanus finmarchicus* Werte zwischen 1,026 und 1,049 bestimmt. Über entsprechende Versuche mit betäubten Peridineen konnte keine Veröffentlichung gefunden werden. Das Verhalten der Diatomeen wird als sehr unterschiedlich beschrieben: Beobachtungen und Rechnungen belegen Auftreiben, Schweben und Absinken. Die Angaben über die Sinkgeschwindigkeit reichen von 0,03 bis 20 m pro Tag! Wirklich vorhandene Unterschiede kommen darin gewiß zum Ausdruck — ebenso häufig die Bewegungen ganzer Wasserkörper. Mit der Angabe bei GILLBRICHT (1952) über das Sinken von *Chaetoceros* mit 1 m am Tag läßt sich aus der STOKESSCHEN Formel (zit. bei KALLE 1943) und dem für diese Diatomee geltenden mittleren Verhältnis Oberfläche/Volumen ein spezifisches Gewicht von etwa 2 berechnen (vgl. HAGMEIER 1960, Tabelle 9), ein Wert, der trotz der großen Ausbildung der Schale bei dieser Gattung schon nicht mehr möglich erscheint. Die von SVERDRUP, JOHNSON & FLEMING (1942, S. 893) berichtete Sinkgeschwindigkeit von 5 m/Tag für *Chaetoceros* setzt ein spez. Gewicht von etwa 10 voraus; hier sind also gewiß die Wasserbewegungen nicht eliminiert! Als mittleres spezifisches Gewicht der Diatomeen setze ich den Wert 1,1 ein.

Trockengewicht und Lebendgewicht des Planktons

Durch Wägungen von frischen und getrockneten Planktonfängen kann man nur sehr ungenau das tatsächliche Gewicht der Plankter ermitteln. Es stören das in den Proben enthaltene Tripton und beim Lebendgewicht das anhängende Wasser: gerade bei der relativ großen Oberfläche vieler Phytoplankter genügt ein dünner zurückgebliebener Wasserüberzug, um das Gewicht beträchtlich zu erhöhen, wie GRIM (1939) an einem Rechenbeispiel zeigt.

Die in der Literatur mitgeteilten Werte haben in den Empfehlungen des COMMITTEE ON TERMS AND EQUIVALENTS (1958) ihre Zusammenfassung gefunden. Für das Phytoplankton wird die Beziehung Trockengewicht/Frischgewicht zu 0,08 gegeben, für das Zooplankton zu 0,20, dabei wird der Phytoplankton-Wert aus dem genannten Grund zu niedrig gefunden sein. Die neusten sorgfältigen Wägungen hat KREY (1958) veröffentlicht: für vornehmlich aus Phytoplankton bestehende Fänge findet er ein mittleres Verhältnis von 0,115.

Die Vorstellungen LOHMANNs über das Volumen der organischen Substanz in der lebenden Zelle erlauben nun noch eine indirekte Bestimmung der Beziehung zwischen Trockengewicht und Lebendgewicht.

Mit den in den vorhergehenden Abschnitten entwickelten Umrechnungsfaktoren ergeben sich für die einzelnen Planktongruppen die folgenden Abschätzungen:

Diatomeen: Auf ein Trockengewicht von 1 mg kommen im Mittel 0,45 mg organische Substanz, der ein Volumen nach LOHMANN von 1,65 mm³ entspricht. Mit einem mittleren Verhältnis Volumen der organischen Substanz/Verdrängungsvolumen = 0,4 (aus den eigenen ca. 800 untersuchten

Proben) erhält man ein Körpervolumen von $4,10 \text{ mm}^3$ und ein Lebendgewicht von $4,50 \text{ mg}$, also ein Verhältnis Trockengewicht / Lebendgewicht = $T / L = 0,22$.

Bei den Peridineen sollen sich entsprechen: 1 mg Trockengewicht, $0,925 \text{ mg}$ organische Substanz (mit Panzer), $2,80 \text{ mm}^3$ organ. Substanz (ohne Panzer), ein Körpervolumen von $3,75 \text{ mm}^3$ und ein Frischgewicht von $3,95 \text{ mg}$. Es ergibt sich $T / L = 0,25$.

Für unbeschaltete Flagellaten rechne ich auf ein Trockengewicht von $1 \text{ mg} : 0,95 \text{ mg}$ organische Substanz, mit einem Volumen von etwa $4,00 \text{ mm}^3$, daraus ein Zellvolumen von $5,35 \text{ mm}^3$ und ein Lebendgewicht von $5,55 \text{ mg}$. Daraus folgt: $T / L = 0,18$.

Ciliaten: Die vorkommenden Plankter sind nackt, beschalt, oder mit umfangreichen Gehäusen versehen (Tintinnen). Wenn man für diese Gehäuse einen Zuschlag zum Trockengewicht des Planktons macht, lassen sich die Körper der Tintinnen zusammen mit den übrigen Ciliaten wie folgt abschätzen: 1 mg Trockengewicht enthält $0,90 \text{ mg}$ organische Substanz mit einem Volumen von etwa $3,90 \text{ mm}^3$, dem entspricht ein Zellvolumen von $5,00 \text{ mm}^3$, mit dem spez. Gewicht $1,05$ erhält man daraus ein Lebendgewicht von $5,25 \text{ mg}$ und ein Verhältnis $T / L = 0,19$.

Copepoden werden im Mittel enthalten: auf 1 mg Trockengewicht $0,95 \text{ mg}$ organische Substanz, ein Volumen der organischen Substanz von $3,90 \text{ mm}^3$, ein Körpervolumen von $5,80 \text{ mm}^3$ und ein Lebendgewicht von $6,00 \text{ mg}$. Damit wird $T / L = 0,17$.

Phyto- und Zooplankter würden danach zwischen 17 und 25% ihres Lebendgewichtes als Trockensubstanz enthalten.

Sestongewicht und Verdrängungsvolumen der Plankter

Das vorstehend untersuchte Verhältnis zwischen Plankton-Trockengewicht und Lebendgewicht müßte eigentlich auch in einer Gegenüberstellung von Sestongewicht und Planktonvolumen zu erkennen sein. Abbildung 3 enthält Wertepaare aus den schon auf Eiweiß- und Chlorophyllgehalt untersuchten Proben aus Nordsee und Nordatlantik von Mai und Juni 1954.

Gestrichelt ist die geforderte Beziehung eingetragen für ein spezifisches Gewicht des Planktons von $1,05$ und ein Verhältnis Trocken-/Lebendgewicht = $0,20$. Eine nach allen gemessenen Werten konstruierte Ausgleichsgerade würde indes höher ansetzen und steiler verlaufen. Hierfür wird vor allem das neben dem Plankton im Seston enthaltene Tripton die Ursache sein. Bei einem Triptongehalt, der unabhängig von der Planktonmenge um einen Mittelwert streut, wird die Ausgleichsgerade parallel zur Beziehung Plankton/Seston verschoben; der mittlere Triptongehalt ist am Schnittpunkt der Geraden mit der Sestonachse abzulesen. Gibt es aber bei zunehmendem Planktongehalt auch ein Ansteigen der Tripton(Detritus)menge, dann wird die Ausgleichsgerade steiler. Einen gegenüber der geforderten Beziehung etwas erhöhten Anstieg gibt es außerdem, wenn das spezifische Gewicht der Plankter über $1,05$ (bei Diatomeen möglich) oder das Verhältnis Trocken-/Lebendgewicht über $0,20$ betragen (bei Peridineen und Diatomeen nicht ausgeschlossen). Endlich können größere Abweichungen entstehen, wenn es systematische Fehler bei der Berechnung des Planktonvolumens gibt, die beim Vorherrschen einer Art nicht ausgeglichen werden.

Da der mittlere Triptongehalt in den auf einer Reise untersuchten Wasserkörpern sicher unterschiedlich ist, wurden die Koeffizienten der Beziehung

Seston-Trockengewicht (mg) = $a + b \cdot$ Verdrängungsvolumen der Plankter (mm^3)

für die schon definierten Probengruppen berechnet; einige herausfallende Wertepaare (in Abb. 3 eingeklammert) sind dabei nicht berücksichtigt.

Es ergeben sich für a die Werte: $0,80$ (mg Tripton/l) in den *Asterionella*-Proben vor der isländischen Küste, $0,56$ im *Chaetoceros-Nitzschia*-Plankton aus der Umgebung der Färöer, $0,29$ in einer zwischen Island und Orkneys geschöpften Serie, die außer den bisher von dort behandelten Peridineenproben auch anschließende mit anderen vorherrschenden Planktern umfaßt (32 Wertepaare). Diese Koeffizienten lassen vielleicht einen unterschiedlichen Landeinfluß erkennen — sie können aber auch im Meere entstandenen Detritus anzeigen.

Für b findet man im *Asterionella*-Plankton (48 Wertepaare) $0,45 \pm 0,06$. Mit einer partiellen Regressionsgleichung (FISHER 1956, S. 158ff.) wurde untersucht, ob sich die Beziehung zwischen Plankton und Seston ändert, wenn man die Beziehung zwischen Salzgehalt und Seston berücksichtigt (sestonreicheres, salzärmeres Küstenwasser), das war aber nicht der Fall. Zur Deutung des hohen für b gefundenen Wertes muß man eine Unterschätzung des Planktonvolumens und eine positive Korrelation zwischen Plankton- und Triptongehalt annehmen. Auch der für die *Chaetoceros-Nitzschia*-Probengruppe errechnete Koeffizient $b = 0,37 \pm 0,09$ ist noch zu hoch, als daß man daraus einen Schluß auf das tatsächliche Verhältnis zwischen Trocken- und Lebendgewicht des Planktons ziehen könnte. Das niedrigste b ließ sich zu $0,30 \pm 0,05$ in der dritten Proben- gruppe bestimmen; daraus findet man mit dem spez. Gewicht 1,05 das Verhältnis Trocken-/Lebendgewicht $= 0,29 \pm 0,05$, das nicht bedeutsam von dem für Peridineen abgeleiteten Verhältnis 0,25 (S. 43) abweicht.

Die Berechnung des Plankton-Trockengewichts

Es ist nicht möglich, aus den im letzten Abschnitt gefundenen Regressionen zuverlässige Angaben über das Trockengewicht des Planktons zu erhalten. Nach den in dieser Arbeit abgeleiteten Mittelwerten für Plankton-Äquivalente (Tabelle 7 gibt eine Zusammen- stellung) kann man das Trockengewicht auch aus anderen Daten berechnen. Im fol- genden wird dabei ausgegangen vom Verdrängungsvolumen der Plankter, vom Eiweiß- gehalt und vom Chlorophyllgehalt. Die mit den verschiedenen Wegen verbundenen Fehler, so wie man sie aus den Ergebnissen anderer Autoren oder nach Ableitungen aus dem vorstehenden Text einsetzen kann, werden summiert (vgl. HAGMEIER 1960). Zur Vereinfachung dieser Rechnung werden auch für die Ausgangswerte relative Fehler angegeben, die sich auf 1,4 mm³ Verdrängungsvolumen, 0,09 mg Albumin EE¹⁾ Eiweiß, und 2,5 µg EE Chlorophyll a beziehen; bei wesentlichen Abweichungen von diesen Daten muß man die Fehlerangaben berichtigen.

1. Verdrängungsvolumen der Plankter Abw. $\pm 20\%$

↓ Faktor $1,06 \pm 3\%$

Lebendgewicht

↓ Faktor $0,21 \pm 20\%$

Trockengewicht

Relative Abw.: $\pm \sqrt{20^2 + 3^2 + 20^2} = \pm 28\%$

2. Eiweißwert Abw. $\pm 10\%$

↓ Faktor $2,5 \pm 20\%$

Organische Substanz
des ges. Planktons

↓ Faktor $1,5 \pm 20\%$

Trockengewicht

Relative Abw.:
 $\pm \sqrt{10^2 + 20^2 + 20^2} = \pm 30\%$

3. Chlorophyllwert Abw. $\pm 2\%$

↓ Faktor $50 \pm 40\%$

Organische Substanz
des Phytoplanktons

↓ Faktor $1,5 \pm 20\%$

Trockengew. d. Phytoplanktons

Relative Abw.:
 $\pm \sqrt{2^2 + 40^2 + 20^2} = \pm 45\%$

1) EE für: Extinction Equivalents.

Nach dieser Abschätzung wird der Fehler bei einer Berechnung des Trockengewichts aus dem verhältnismäßig schnell zu erhaltenden Eiweißwert einer Probe nicht größer, als wenn man von dem durch zeitraubende mikroskopische und rechnerische Arbeit gewonnenen Verdrängungsvolumen ausgeht. Die Eiweißbestimmung ist deshalb nicht nur von großem Wert für eine Angabe über die gesamte lebende Substanz, sondern auch für die Errechnung des Plankton-Anteils am Seston-Trockengewicht.

Eine Bestimmung des Phytoplankton-Trockengewichts aus dem Chlorophyllwert bleibt in jedem Fall unbefriedigend wegen des sehr unterschiedlichen Pigmentgehalts innerhalb und außerhalb der lebenden Zellen.

Abschluß

Die in dieser Arbeit gefundenen quantitativen Beziehungen sind in Tabelle 7 zusammengestellt. Man kann daraus erkennen, wie bei Umrechnungen mit allgemeinen Mittelwerten wie im vorstehenden Abschnitt einzelne vorherrschende Planktongruppen systematische Fehler verursachen können. Eine mikroskopische Kontrolle der Proben ist deshalb ratsam, wenn man von chemischen Analysen auf die Größe eines Planktonbestandes schließen will.

Tabelle (table) 7
Plankton-Äquivalente (Plankton Equivalents)
1 mm³ Verdrängungsvolumen entsprechen:
(adjusted to a displacement-volume of 1 mm³)

	Lebendgewicht (live weight)		Trockengewicht (dry weight)					
	Total	Organ. Subst.	Organ. Subst.	Eiweiß (Albumin equiv.)	Asche (ash)	Total	Total: Leb.gew. (live weight) = 100	Total: Organ. Subst. = 1
	mg	mg	mg	mg	mg	mg		
Diatomeen . . . (diatoms)	1,1	0,42	0,11	0,04	0,13	0,24	22	2,2
Peridineen . . . (dinoflagell.)	1,05	0,90	0,25 ¹⁾	0,09	0,02	0,27	25	1,1
Übr. Flagellaten . (other flagell.)	1,04	0,79	0,18	0,08	0,01	0,19	18	1,05
Ciliaten (ciliata)	1,05	0,82	0,18	0,08	0,02	0,20	19	1,1
Copepoden . . . (copepoda)	1,04	0,71	0,16	0,07	0,01	0,17	17	1,05

Chlorophyll a wird im Mittel in Diatomeen zu 2,5%, in autotrophen Peridineen zu 1% der trockenen organischen Substanz angesetzt.

Estimated mean values for chlorophyll-a-content: in diatoms 2,5%, in autotrophic dinoflagellates 1% of dry organic substance.

¹⁾ Mit Panzer (skeleton included)

Literaturverzeichnis

- ATKINS, W. R. G., & JENKINS, P. G. (1953): Seasonal changes in phytoplankton during the year 1951/52 as indicated by spectrophotometric chlorophyll estimations. *Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, N. S. 31, 495—508. — BANSE, K. (1956): Produktionsbiologische Serienbestimmungen im südlichen Teil der Nordsee im März 1955. *Kieler Meeresforschungen* 12, 166—179. — BARNES, H. (1952): The use of transformations in marine biological statistics. *Journ. Cons. Internat. Explor. Mer* 18, 61—71. — BRAND, TH. VON (1935): Methods for the determination of nitrogen and carbon in small amounts of plankton. *Biol. Bull. Woods Hole* 69, 221—232. — BRANDT, K. (1898): Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Planktons. *Wiss. Meeresuntersuchungen Kiel*, N. F. 3, 43—90. — BRANDT, K. & RABEN, E. (1920): Zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Planktons und einiger Bodenorganismen. *Wiss. Meeresunters.* Kiel, N. F. 19, 175—210. — BROCKMANN, CHR. (1935): Diatomenn und Schlick im Jade-Gebiet. *Abh. Senckenb. Naturf. Ges.* 430, 1—64. — BUCHANAN-WOLLASTON, H. J. (1936): The philosophic basis of statistical analysis. *Journ. Cons. Internat. Explor. Mer* 11, 7—26. — COMMITTEE ON TERMS AND EQUIVALENTS 1958: Report Cons. Internat. Explor. Mer, Rapp. et Proc. Verb. 144, 15—16. — COOPER, L. H. N. (1935): The determination of phosphorus and nitrogen in plankton. *Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, N. S. 19, 755—760. — COOPER, L. H. N. (1937a): On the ratio of nitrogen to phosphorus in the sea. *Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, N. S. 22, 177—182. — COOPER, L. H. N. (1937b): Determination of the phosphorus and nitrogen in *Coscinodiscus excentricus*. *Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, N. S. 22, 342—343. — DELFF, CHR. (1912): Beiträge zur Kenntnis der chem. Zusammensetzung wirbelloser Meerestiere. *Wiss. Meeresunters.* Kiel N. F. 14, 51—81. — FISHER, SIR R. A. (1956): Statistische Methoden für die Wissenschaft. 12. Aufl., London. — GARDINER, A. (1941): Measurement of phytoplankton by the pigment extraction method. *Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, N. S. 25, 739—744. — GILLBRIGHT, M. (1952): Untersuchungen zur Produktionsbiologie des Planktons in der Kieler Bucht. I. *Kieler Meeresf.* 8, 173—191. — GRIM, J. (1939): Beobachtungen am Phytoplankton des Bodensees (Obersee) sowie deren rechnerische Auswertung. *Intern. Revue Ges. Hydrobiol.* 39, 193—315. — GROSS, F. (1940): The osmotic regulations of the plankton diatom *Ditylum brightwellii*. *Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, N. S. 24, 381—415. — GROSS, F. & RAYMONT, J. E. G. (1948): The specific gravity of *Calanus finmarchicus*. *Proc. Royal Soc. Edinburgh, Ser. B.*, 61, 288—296. — HAGMEIER, E. (1960): Untersuchungen über die Menge und die Zusammensetzung von Seston und Plankton. Dissertation, Kiel. — HARRIS, E. & RILEY, G. A. (1956): Oceanography of Long Island Sound 1952 to 1954, VIII: Chemical composition of the plankton. *Bull. Bingh. Ocean. Coll.* 15, 315—323. — HARTMANN, M. (1953): Allgemeine Biologie. 4. Aufl. Stuttgart. — HARVEY, H. W. (1953): Synthesis of organic nitrogen and chlorophyll by *Nitzschia closterium*. *Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, N. S. 31, 477—487. — HARVEY, H. W., COOPER, L. H. N., LEBOUR, M. V., & RUSSELL, F. S. (1935): Plankton production and its control. *Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 20, 407—442. — HENSEN, V. (1887): Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. *V. Ber. der Komm. zur wiss. Unters. der deutschen Meere*, Kiel, 1—108. — JENKIN, P. M. (1937): Oxygen production by the diatom *Coscinodiscus excentricus* in relation to submarine illumination in the Engl. Channel. *Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, N. S. 22, 301—342. — KALLE, K. (1943): Der Stoffhaushalt des Meeres. Leipzig. — KETCHUM, B. H. & REDFIELD, A. C. (1949): Some chemical and physical characteristics of algae grown in mass cultures. *Journ. Cellular and Comparative Physiology* 33, 281—299. — KETCHUM, B. H., RYTHIER, J. H., YENTSCH, C. S. & CORVIN, N. (1958): Productivity in relation to nutrients. *Cons. Intern. Explor. Mer., Rapp. Proc. Verb.* 144, 132—140. — KREY, J. (1939): Die Bestimmung des Chlorophylls in Meerwasser-Schöpfproben. *Journ. Cons. Intern. Explor. Mer.* 14, 201—209. — KREY, J. (1950): Eine neue Methode zur quantitativen Bestimmung des Planktons. *Kieler Meeresf.* 7, 58—75. — KREY, J. (1958): Chemical determinations of net plankton, with special reference to equivalent albumin content. *Journ. Mar. Research* 17, 312—324. — KREY, J., BANSE, K. & HAGMEIER, E. (1957): Über die Bestimmung von Eiweiß im Plankton mittels der Biuretreaktion. *Kieler Meeresf.* 13, 35—40. — LOHMANN, H. (1908): Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehalts des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresunters.* Kiel, N. F. 10, 129—370. — MARGALEF, R. (1954): Consideraciones sobre la determinacion cuantitativa del fitoplancton . . . *Publ. Inst. Biol. Aplic.* 16, cit. nach BANSE 1956. — MARSHALL, S. M. & ORR, A. P. (1955): The biology of a marine copepod (*Calanus finmarchicus*). Edinburgh u. London. — MARSHALL, S. M., NICHOLLS, A. G. & ORR, A. P. (1934): On the biology of *Calanus finmarchicus*. 5) Seasonal distribution, size, weight, and chemical composition in Loch Striven in 1933, and their relation to the phytoplankton. *Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, N. S. 19, 793—819. — MEYER, J. A. (1914): Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung wirbelloser Tiere. *Wiss. Meeresunters.* Kiel, N. F. 16, 231—286. — ORR, W. L. & GRADY, J. R. (1957): Determinations of chlorophyll derivatives in marine sediments. *Deep Sea Research* 4, 263—271. — REDFIELD, A. C. (1934): On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. *James Johnstone Memorial Volume* (Univ. Liverpool Press). 176—202. — RICHARDS, F. A. (1952): The estimation and characterisation of plankton populations by pigment analyses. 1) The absorption

spectra of some pigments occurring in diatoms, dinoflagellates, and brown algae. *Journ. Mar. Research* **11**, 147—155. — RILEY, G. A. (1941a): Plankton studies III: Long Island Sound. *Bull. Bingham Ocean. Coll.* **7/3**, 1—93. — RILEY, G. A. (1941b): Plankton studies IV: Georges Bank. *Bull. Bingham Ocean. Coll.* **7/4**, 1—73. — RILEY, G. A., STOMMEL, H. & BUMPUS, D. F. (1949): Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. *Bull. Bingham Ocean. Coll.* **12/3**, 1—169. — RYTHER, J. H. & YENTSCH, C. S. (1957): The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnol. and Oceanogr.* **2**, 281—286. — RYTHER, J. H. & YENTSCH, C. S. (1958): Primary production of continental shelf waters off New York. *Limnol. and Oceanogr.* **3**, 327—335. — RYTHER, J. H., YENTSCH, C. S., HULBURT, E. M. & VACCARO, R. F. (1958): The dynamics of a diatom bloom. *Biol. Bull.* **115**, 257—268. — SEIWELL, H. R. (1935): The annual organic production and nutrient phosphorus requirement in the tropical western North Atlantic. *Journ. Cons. Intern. Explor. Mer.* **10**, 20—32. — SHIMADA, B. M. (1958): Diurnal fluctuation in photosynthetic rate and chlorophyll-a-content of phytoplankton from Eastern Pacific waters. *Limnol. and Oceanogr.* **3**, 336—339. — STANBURY, F. A. (1931): The effect of light of different intensities, reduced selectively and non selectively, upon rate of growth of *Nitzschia closterium*. *Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K., N. S.* **17**, 633—653. — STRAIN, H. H. (1951): The pigments of algae. *Manual of Phycology*, ch 13 (Waltham, Mass., USA), cit. nach ATKINS & JENKINS 1953. — SUTCLIFFE, W. H. (1957): An improved method for determination of preserved plankton volumes. *Limnol. and Oceanogr.* **2**, 295—296. — SVERDRUP, H. U., JOHNSON, M. W., & FLEMING, R. H. (1942): The oceans, their physics, chemistry, and general biology. New York. — VALLENTYNE, J. R. 1957: The molecular nature of organic matter in lakes and oceans, with lesser reference to sewage and terrestrial soils. *Journ. Fish. Res. Board Canada* **14**, 33—82. — VINOGRADOV, A. P. (1953): The elementary chemical composition of marine organisms. New Haven. (Sears Foundation for Marine Research, Yale Univ.) — WAKSMAN, S. A., STOKES, J. L. & BUTLER, M. R. (1937): Relation of bacteria to diatoms in sea water. *Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K., N. S.* **22**, 359—372. — WINSOR, C. P. & WALFORD, L. A. (1936): Sampling variations in the use of plankton nets. *Journ. Cons. Intern. Explor. Mer* **11**, 190—204. — YENTSCH, CH. S. (1957): A non-extractive method for the quantitative estimation of chlorophyll in algal cultures. *Nature* **179**, 1302—1304. — YENTSCH, C. S. & SCAGEL, R. F. (1958): Diurnal study of phytoplankton pigments. An in situ study in East Sound, Washington. *Journ. Mar. Research* **17**, 567—583. — YENTSCH, CH. S., & VACCARO, R. F. (1958): Phytoplankton nitrogen in the ocean. *Limnology and Oceanography* **3**, 443—448.