

Plankton - schön langsam nach unten *

Richard Müller[†]

Ökol. Station in der JH Sörpensee, Am Sörpensee 7, 59846 Sundern

Fitness verlängert das Leben

Fast alle Plankter besitzen eine Dichte, die größer als die des umgebenden Wassers ist. In Folge dessen sinken sie im Wasserkörper ab. In stehenden Gewässern, die eine entsprechenden Tiefe besitzen, bedeutet das Absinken für planktische Algen den Tod, da unterhalb der Kompensationsebene keine Fotosynthese mehr möglich ist. Es besitzen also diejenigen Organismen eine größere Fitness, einen höheren evolutiven Vorteil, die dies möglichst langsam tun oder gar ganz vermeiden können. Um dem mit dem Sedimentieren verknüpften Tod zu entkommen, sind mehrere Strategien denkbar:

- Plankter (auch pflanzliche!) verfügen über eine Eigenbewegung, um aktiv ihre optimale Tiefe einzujustieren
- Plankter besitzen Mechanismen, um das Absinken möglichst zu verlangsamen
- Plankter können ihre Dichte und damit ihre Aufenthaltstiefe regulieren

Die Evolution hat alle diese Wege beschritten. Für alle Strategien gibt es zahlreiche Beispiele.

Nicht zu hell, nicht zu dunkel

Die einfache Regel „Je mehr desto besser“ gilt nicht in Bezug auf Lichtmenge und Produktion. Ab etwa $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}$ (die Angaben schwanken, auch artabhängig, zwischen 20 und $300 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}$) nimmt die vorher lineare Korrelation zwischen Lichtintensität und Produktion ab, um dann bei sehr hohen Lichtintensitäten ($200\text{-}1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}$) negativ zu werden. Die Ursachen für diese Lichthemmung liegen wahrscheinlich in der UV-Schädigung der Plastiden und der höheren Fotorespiration (siehe [3], siehe Abb. 1) Vor allem im Sommer werden von daher an der Oberfläche geringere Chlorophyllgehalte gemessen

*Download in deutsch und englisch mit Arbeitsmaterial unter <http://www.phytoplankton.info/download/sedimentation.zip>

[†]r.mueller@oeko-sorpe.de

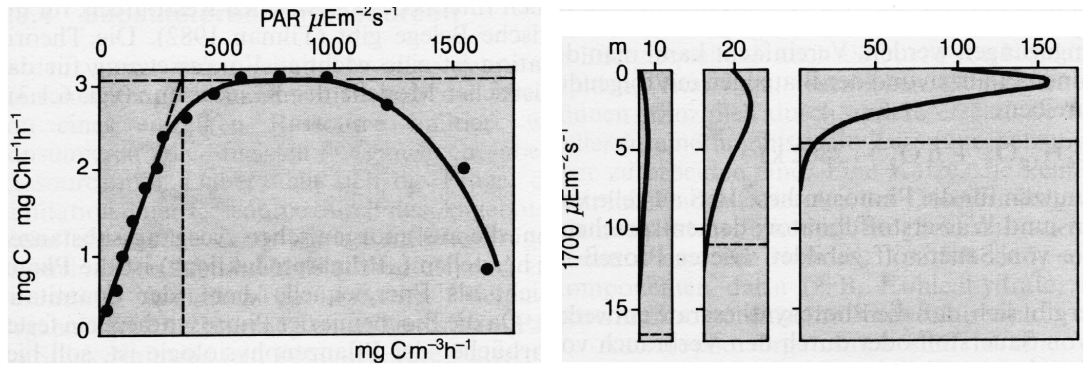


Abbildung 1:

Auswirkung von Oberflächenstrahlung auf das Vertikalprofil der Fotosynthese. Links: Lichtintensität (fotosynthetisch aktive Strahlung = PAR in $\mu\text{Einstein pro m}^2$ und s) gegen Produktion (in mg Chlorophyll/Stunde). Rechts: Produktion (in mg Kohlenstoff pro m^2 und Stunde) gegen die Tiefe (in m) bei $1700 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}$ und bei verschiedenen Biomassedichten (1, 10 und 50 mg Chlorophyll pro m^3). Aus [3]

als in einigen Metern Tiefe (dafür aber erhöhte Phäopigmentgehalte). Eine Dichte, die kleiner ist als das umgebende Wasser, würde zwar die Algen am Absinken hindern, dafür sie aber der ebenso tödlichen UV-Strahlung aussetzen (Algen, die tatsächlich an der Oberfläche oder in sehr flachen Gewässern leben, besitzen spezielle Schutzmechanismen). Eine Alge sollte also, bei ausreichender Oberflächenstrahlung, sich in ihrer optimalen Tiefe einschichten, in der die für sie optimale Lichtintensität herrscht. Algen, die weder über Eigenbewegung noch über eine Möglichkeit zur Einstellung ihrer Dichte verfügen, ist dies allerdings nicht möglich. Auch die beweglichen Formen unterliegen den Turbulenzen im Wasser. Bereits Windgeschwindigkeiten von 3 m/s (2 ... 3 Bft) bringen Einschichtungen im Epilimnion durcheinander. Auch bewegliche Algen sind dagegen machtlos ¹. Da im Spätsommer das Epilimnion bis in die tropholytische Schicht reichen kann, entgehen auch die beweglichen Plankter ihrem Schicksal nicht.

Wer bremst, gewinnt! [4]

Die Sedimentationsgeschwindigkeit eines Körpers im Wasser hängt von drei Größen ab: seiner Dichte ρ (genauer der Differenz zwischen seiner Dichte und der Dichte des Wassers), seiner Oberfläche A und der Viskosität des Wassers η .

Betrachten wir zuerst die Rolle der Oberfläche: Die Sedimentation wird durch die Reibung beeinflusst, und die Reibung (genauer: der Reibungswiderstand) ist eine Funktion der Oberfläche: *Je größer die Oberfläche, desto höher ist der Reibungswiderstand*. Bei Kugelform des Körpers ändert sich das Oberflächen-Volumenverhältnis umgekehrt proportional zum Radius: $A/V = 3r^{-1}$. Eine Kugel mit 1 mm Radius hat eine *spezifische*

¹Genau deswegen werden diese Algen trotz ihrer Eigenbewegung zum Plankton gerechnet.

Oberfläche von $3 \times 10^{-3} \mu m^{-1}$, eine von $1 \mu m$ Radius hat eine *spezifische* Oberfläche von $3 \mu m^{-1}$ ². Ihre *spezifische* Oberfläche ist also 1000 mal größer, sie wird also wesentlich langsamer absinken: Ein Grund dafür, dass Plankter so klein sind. Die Zeit, die sie für die Fotosynthese und die Vermehrung haben, bis sie in die dunklen, tödlichen Tiefen sinken, ist also größer als bei großen Organismen.

Die Sinkgeschwindigkeit eines kugelförmigen Plankters beträgt entsprechend dem hier zu Grunde liegenden STOKESSchen Gesetz:

$$v_{\text{sink-Kugel}} = \frac{4gr^3\pi(\rho_{\text{Kugel}} - \rho_{\text{Wasser}})}{3 \times 6\pi\eta r} = \frac{2gr^2(\rho_{\text{Kugel}} - \rho_{\text{Wasser}})}{9\eta}$$

Ein kugelförmiger Plankter ($\rho = 1,05 \times 10^3 \text{ kg m}^{-3}$) von $10 \mu m$ Radius würde demnach in Wasser von 20°C ($\rho = 0,998 \times 10^3 \text{ kg m}^{-3}$) 98 cm pro Tag sinken.

Bei der mikroskopischen Untersuchung von Plankton findet sich aber eine Unzahl von Formen, die von der einfachen Kugelgestalt abweichen (Abb. 2). Da die Kugel der geometrische Körper ist, der bei gegebenem Volumen die geringste Oberfläche besitzt, führen alle davon abweichenden Formen zu einer Oberflächenvergrößerung. Teilweise ist diese Oberflächenvergrößerung extrem (Tab. 1, Datengrundlage [7]). Für solche nicht-kugelförmigen Gebilde muss noch eine Korrektur c (Sinkquotient) angebracht werden:

$$v_{\text{sink-Körper}} = \frac{v_{\text{sink-Kugel}}}{c_{\text{Körper}}}$$

Dieser Sinkquotient hängt vom Reibungswiderstand ab, der seinerseits durch die Oberfläche beeinflusst wird. Algen mit großer *spezifischer* Oberfläche sinken also langsamer. Am Beispiel von *Asterionella* soll das einmal durchgerechnet werden: Laut [7] besitzt eine 8-zellige *Asterionella*-Kolonie ein Volumen von $5160 \mu m^3$ und eine Dichte von 1130 kg/m^3 . Wasser von 20°C hat eine Dichte von 998 kg/m^3 . Seine Viskosität beträgt etwa $\eta = 0,001 \text{ kg/ms}$. Der Wert der Erdbeschleunigung lautet $g = 9,81 \text{ m/s}^2$. Eine Kugel mit dem gleichen Volumen wie die *Asterionella*-Kolonie hätte einen Durchmesser von $20,8 \mu m$. Wenn die Werte in die Formel eingesetzt werden, resultiert eine Sinkgeschwindigkeit, auf den Tag umgerechnet, von $v = 2,69 \text{ m/d}$ für eine Kugel mit dem Volumen und der Dichte von *Asterionella*. Berücksichtigt man noch dazu die von der Kugelgestalt abweichende Form und verwendet einen Sinkquotienten von $c = 4,63$ (siehe Tabelle 1), so erhält man eine Geschwindigkeit von $v = 0,58 \text{ m/d}$, ein Wert, der sich mit experimentell bestimmten Werten gut deckt: $0,59 \text{ m/d}$ beträgt die Sinkgeschwindigkeit bei abgestorbenen *Asterionella*-Kolonien (nach SMAYDA 1974 aus [7])³. Das Absinken von *Asterionella* verlangsamt sich durch die besondere Form also etwa auf ein Fünftel!

²Dimension der spezifischen Oberfläche: $\frac{A}{V} \rightarrow \frac{\mu m^{-2}}{\mu m^{-3}} = \mu m^{-1}$

³Es ist bemerkenswert, dass die Sinkgeschwindigkeit auch vom physiologischen Zustande der Zellen abhängt.

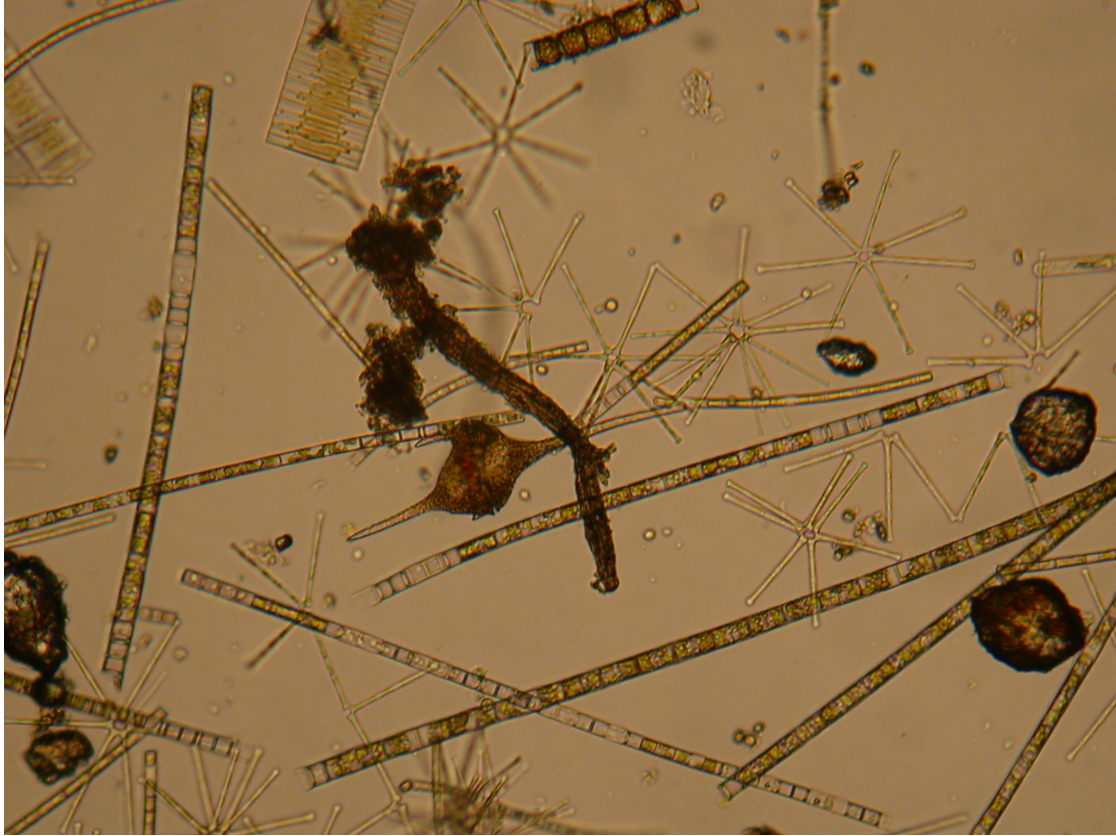


Abbildung 2:

Plankton aus der Sorpetalsperre (Hauptbecken), April 2005: *Fragilaria crotonensis*, *Asterionella formosa*, *Melosira italica*, *Ceratium hirundinella*

Und das Ganze in groß?

Den Zusammenhang zwischen Sinkgeschwindigkeit und Form in einem Modellversuch darzustellen drängt sich geradezu auf. Es ist also nicht verwunderlich, dass solche Versuche Eingang in die Schulbücher gefunden haben (Abb. 3). Probiert man diese Versuche so aus, wie sie meist beschrieben sind, erhält man ein unbefriedigendes Ergebnis. Zur Überprüfung der Versuchsanleitung wurden aus je 2,2 g Plastillin ($\rho = 1600 \text{ kg/m}^3$) Modellkörper hergestellt: eine Kugel (14 mm \varnothing) und eine Nachbildung von *Ceratium hirundinella*. Die Messstrecke in einem 250 ml-Messzylinder betrug 18 cm. 10 Versuche ergaben folgendes Ergebnis:

	Kugel	Ceratium
Fallzeit \bar{t} (s)	0,673	0,914
Standardabweichung s	0,119	0,095
\Rightarrow Fallgeschwindigkeit \bar{v} (m/s)	0,267	0,197

	Organismus					Kugel	
	Zellzahl	max. Länge (μm)	Fläche (A) (μm^2)	Volumen (V) (μm^3)	A/V (μm^{-1})	A/V (μm^{-1})	$\frac{A/V_{\text{Organismus}}}{A/V_{\text{Kugel}}}$
Cyclotella	1	15	780	1600	0,49	0,41	1,18
Synedra	1	110	4100	7900	0,52	0,24	2,14
Mallomonas	1	40	3490	4200	0,83	0,3	2,77
Chlorella	1	4	50	33	1,52	1,51	1
Ceratium	1	201	9600	43740	0,22	0,14	1,6
Dinobryon	10	145	5350	7000	0,76	0,25	3,02
Asterionella	8	130	6690	5160	1,3	0,28	4,63
Fragilaria	10	70	9190	6230	1,48	0,26	5,61
Fragilaria	100	300	91900	62300	1,48	0,12	12,09
Pediastrum	32	100	18200	16000	1,14	0,19	5,93
Melosira	10	240	4350	5930	0,73	0,27	2,75
Sphaerocystis		46	6650	5100	1,3	0,28	4,64
Einheitskugel		1	3,14	0,52	6	6	1

Tabelle 1: Abmessungen, Oberflächen und Volumina verschiedener Plankter

Diese geringen Zeiten sind mit einer Hand-Stoppuhr kaum messbar, entsprechend unsicher sind die Werte. Selbst bei etwas größeren Zylindern und längerer Messstrecke lagen die Werte nur Sekundenbruchteile auseinander. Der Einfluss der Form auf die Sinkgeschwindigkeit wird somit nur sehr eingeschränkt messbar.

Bei diesen Versuchsvorschlägen wird nicht beachtet, dass die Körper nicht größer werden können ohne die Strömungsgesetzmäßigkeiten zu ändern. Bei sehr kleinen Körpern müssen wir uns eine schleichende Umströmung vorstellen, das heißt, die Strömungslinien schließen sich hinter dem Körper wieder so, wie sie sich vor ihm geöffnet haben. Bei größeren Körpern kommen noch Strömungsablösung und Wirbelbildungen dazu, die den Einfluss der Oberflächenreibung in seiner Bedeutung zurücktreten lassen (Abb. 4).

Um die Art der Strömung zu beschreiben, wird die REYNOLDSzahl Re verwendet. Sie ist folgendermaßen definiert:

$$Re = v \times l \times \nu^{-1},$$

dabei wird die Sinkgeschwindigkeit v in m/s gemessen, l ist eine Bezugslänge des Objekts in m, z.B. der Durchmesser oder die größte Länge und ν ist die kinematische Viskosität in m^2/s ⁴. Für Wasser bei 20 °C beträgt sie $1,01 \times 10^{-6} \text{ m}^2/\text{s}$.

Bei $Re \leq 1$ liegt ausschließlich laminare Strömung vor, bei Werten $Re > 1$ nimmt, je größer Re wird, der Anteil der turbulenten Strömung zu. Bei unserer Plastillinkugel ($l = 14 \times 10^{-3} \text{ m}$) in Wasser ($\nu = 1,01 \times 10^{-6} \text{ m}^2/\text{s}$) ergibt sich bei einer Sinkgeschwindigkeit

⁴die kinematische Viskosität ν ist die dynamische Viskosität η dividiert durch die Dichte ρ



Abbildung 3: Sinkversuche im Schulbuch, aus [1]

von $v = 0,267 \text{ m/s}$ eine REYNOLDSzahl von

$$Re = \frac{0,267 \frac{\text{m}}{\text{s}} \times 14 \times 10^{-3} \text{m}}{1,01 \times 10^{-6} \frac{\text{m}^2}{\text{s}}} = 3701,$$

also weit über der Grenze von 1. Hier herrscht im wesentlichen turbulente Strömung, die beim Absinken von realem Plankton keine Rolle spielt. Um zu kleineren REYNOLDSzahlen zu kommen, kann man nur l verkleinern (aber gerade das sollte der Modellversuch ja umgehen), oder die Viskosität ν vergrößern.

Eine Flüssigkeit mit höherer Viskosität ist beispielsweise Glyzerin ($c = 98,5 \%$) [2], [6], das eine kinematische Viskosität von $\nu = 768,6 \times 10^{-6} \text{ m}^2/\text{s}$ und eine Dichte von $\rho = 1256 \text{ kg/m}^3$ besitzt. Unsere Modellalgen brauchen hier etwa 2,5 min, um 18 cm abzusinken. Es resultiert also eine ungefähre Sinkgeschwindigkeit von $v = 0,0012 \text{ m/s}$ und damit eine REYNOLDSzahl von $Re = 0,02$. Mit der Verwendung von Glyzerin statt Wasser wurden zwei Fliegen mit einer Klappe geschlagen: Die Sinkgeschwindigkeit wurde so groß, dass sie leicht messbar ist und es liegt nur laminare Strömung vor. PADISÁK et al. [6] weisen noch auf die Bedeutung der Größe des Versuchsgefäßes hin. Um durch die Enge des Versuchsraums hervorgerufene Turbulenzen zu vermeiden, soll ein möglichst großer Behälter verwendet werden. Aus Gründen der Ökonomie verwenden wir jedoch 1000 ml-Messzylinder und nehmen den Turbulenzfehler in Kauf. Die Ergebnisse zeigen, dass das tolerabel ist.

Leider hat die Verwendung von Glyzerin auch Nachteile: um größere Gefäße zu füllen, wird eine nicht unerhebliche Menge gebraucht, was einen für die Schulen nicht zu vernachlässigenden Kostenfaktor darstellt. Weiterhin ist Glyzerin stark hygroskopisch. Durch die Wasseraufnahme wird die Viskosität sehr stark beeinflusst. Aber es gibt

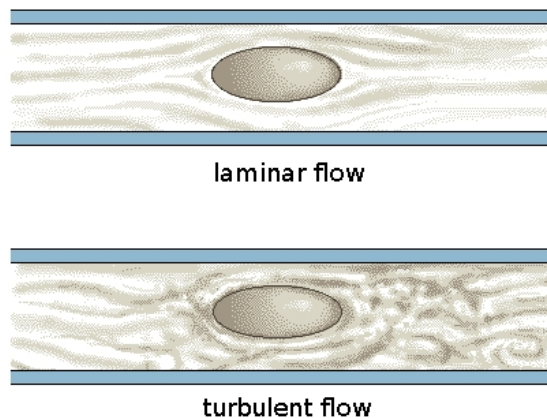


Abbildung 4: Laminare und turbulente Strömung, aus [5]

Alternativen. Im Prinzip ist jede Flüssigkeit verwendbar, die genügend zähflüssig ist. Hier bieten sich eine hochkonzentrierte Saccharoselösung oder Motoröl an (Abb. 5).

Saccharoselösung ($c = 66\%$ (w/v)) hat eine kinematische Viskosität von $\nu = 165,3 \times 10^{-6} \text{ m}^2/\text{s}$ und eine Dichte von $\rho \approx 1300 \text{ kg/m}^3$. Die Sinkgeschwindigkeit eines kugelförmigen Plastillin-Probekörpers beträgt etwa $v \approx 8,3 \text{ m/s}$. Das ergibt für unsere Modellalgen (Abb. 7) zwar $Re \approx 705$, also mit deutlichen Anteilen turbulenter Strömung, aber immerhin ist die Messbarkeit wesentlich verbessert. Ergebnisse dieser Versuche sind in Tab. 2 und Abb. 6 wiedergegeben.

Versuche mit Motoröl (Calpam Multifleet SAE15W40) ergaben noch günstigere Ergebnisse. Bei diesem Öl (20°C) beträgt ν etwa $230 \times 10^{-6} \text{ m}^2/\text{s}$ und die Dichte ρ ungefähr 883 kg/m^3 . Bei Verwendung des gleichen kugelförmigen Probekörpers resultiert eine Reynoldszahl Re von nur 9,1; bei einem *Asterionella*-Modell steigt Re auf 43,7. Diese Werte liegen zwar immer noch nicht im idealen Bereich, sind aber näher an den Reynoldszahlen, die für reale Plankter im Wasser bestimmend sind.

Warm und kalt

Mit der Temperatur des Wassers ändert sich nicht nur die Dichte, sondern auch seine Viskosität⁵. Warmes Wasser wird dünnflüssiger. Wir spüren das beim Schwimmen nicht, da wir wesentlich größer als eine planktische Alge sind. Die REYNOLDSzahl würde für einen Schwimmer bei etwa 2 Millionen liegen, also spielen die oberflächenabhängigen bremsenden Kräfte keine Rolle mehr. Wir müssen beim Schwimmen praktisch nur den Widerstand des Wassers überwinden. Ganz anders sieht es bei einem Plankter aus, der in Wasser von 20°C etwa doppelt so schnell absinkt wie bei 0°C . Für einen kugelförmigen Plankter von $10 \mu\text{m}$ Durchmesser seien die Werte in der Tabelle 3 zusammengestellt.

Auch die Abhängigkeit der Sinkgeschwindigkeit von der Temperatur kann in einem

⁵Es gibt keine „Viskositäts-Anomalie“



Abbildung 5:
Für Modellexperimente geeignete Medien: Zucker, Motoröl, Himbeersirup

Form:	Kugel	Plättchen	Stern	Kegel
Sink- zeiten t (s)	1,07	4,58	3,69	1,05
	1,17	2,00	3,06	1,00
	1,12	4,38	4,07	1,31
	1,01	4,62	3,75	1,24
	1,13	4,80	3,69	1,14
	1,15	5,08	3,06	1,2
	1,24	5,17	3,55	1,33
	1,26	1,82	3,57	1,24
	1,07	4,89	2,56	1,00
	1,08	3,38	3,57	1,18
Sinkz. Mittelw. \bar{t} (s)	1,13	4,07	3,46	1,17
Sinkgeschw. v (m/s)	0,27	0,07	0,09	0,26
Sinkquotient c	1	3,6	3,06	1,02

Tabelle 2:
Sinkversuche mit Planktonmodellen in konz. Saccharoselösung, Messstrecke 30 cm

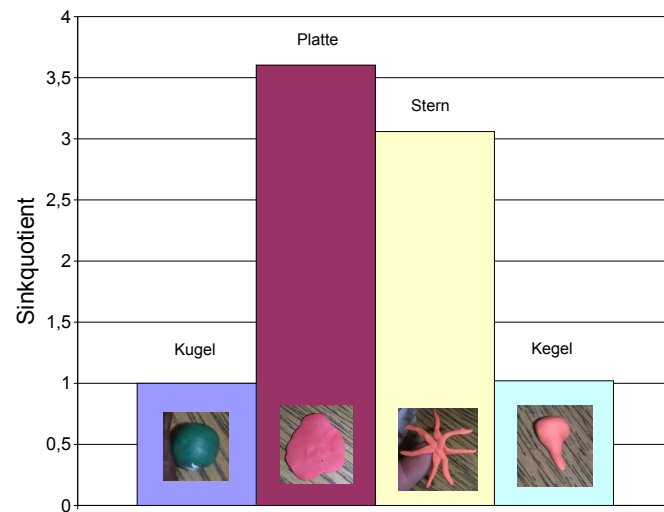


Abbildung 6: Zusammenhang zwischen Sinkquotient c und Form

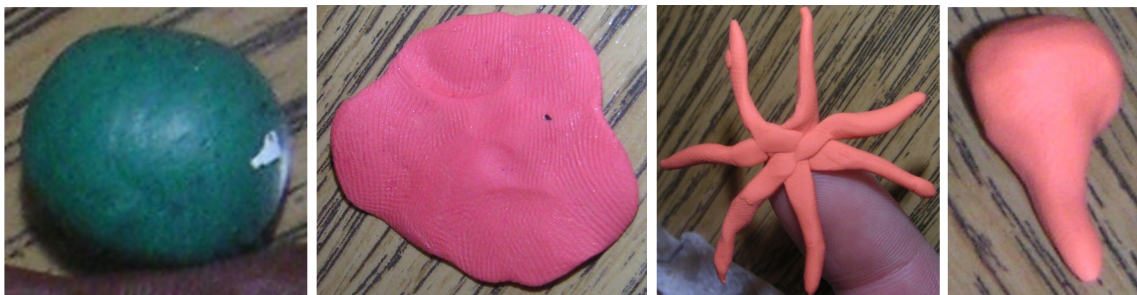


Abbildung 7: Sinkkörper aus Plastilin

Temperatur (°C)	ρ_{Wasser} (kg/m ³)	$\rho_{Plankter}$ (kg/m ³)	η_{Wasser} (kg/ms)	v_{Sink} (m/s)	v_{Sink} (m/d)
0	999,87	1130	0,0018	$3,96 \times 10^{-6}$	0,34
20	998,2	1130	0,001	$7,18 \times 10^{-6}$	0,62
40	992,1	1130	0,0007	$11,5 \times 10^{-6}$	0,99

Tabelle 3: Temperatureinfluss auf kleine Plankter

		Kugel	<i>Asterionella</i> 8-zell.	<i>Asterionella</i> 4-zell.
20 °C	v (m/s)	0,12	0,033	0,049
	c	1	3,64	2,45
45 °C	v (m/s)	0,256	0,079	0,112
	c	1	3,24	2,23
Geschwindigkeitsfaktor		2,13	2,39	2,28

Tabelle 4:

Sinkgeschwindigkeit v und Sinkquotient c bei verschiedenen Temperaturen in Motoröl SAE15W40

Modellversuch gezeigt werden. Unser viskoses Absinkmedium wird auf etwa 45 °C erhitzt. Höhere Temperaturen verbieten sich aus Sicherheitsgründen, außerdem wird der Knetgummi zu weich. Die in Tab. 4 dargestellten Ergebnisse in Motoröl sind ermittelt worden.

Die Erwärmung von 20 auf 45 °C bewirkt also eine Steigerung der Absinkgeschwindigkeit um etwa das 2,2-fache.

In der Sorpetalsperre lassen sich während des Sommers stets Sauerstoffmaxima oder -minima in der Höhe des Metalimnions beobachten. Im Frühsommer, wenn die euphotische Zone bis in das Metalimnion reicht, finden wir dort ein Sauerstoffmaximum. Absinkende Algen treffen dort auf kühleres Wasser, und ihre Sinkgeschwindigkeit wird geringer. Somit reichern sich die Algen dort an, und es entsteht ein „Planktonstau“. Diese größere Algenmenge bewirkt eine höhere Sauerstoffproduktion. Im Laufe des Sommers verschiebt sich die Untergrenze des Epilimnions immer mehr in die Tiefe, so dass im Spätsommer das Metalimnion oft schon im Dunklen, also in der tropholytischen Zone liegt. Damit liegt auch der Planktonstau in dieser Tiefe. Der Betrag der Nettofotosynthese ist hier nicht mehr positiv, sondern es tritt eine Sauerstoffzehrung auf, die sich im Sauerstoffprofil als Minimum zeigt (Abb. 8).

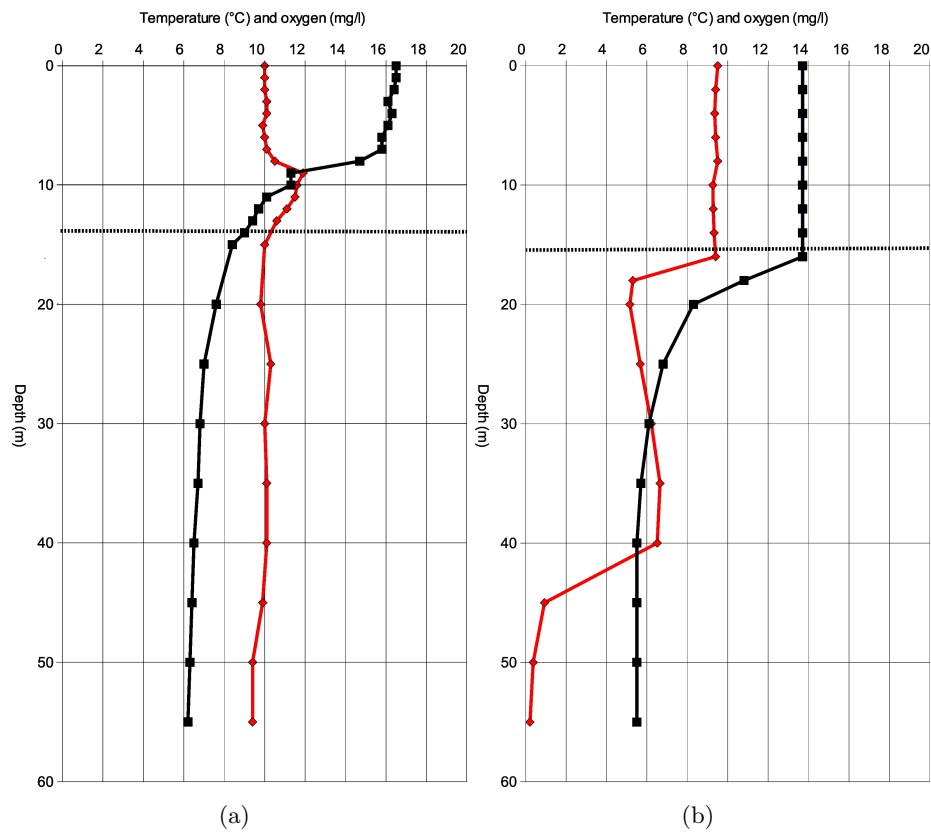


Abbildung 8:

Sauerstoffgehalt und Temperatur der Sorpetalsperre vom 3.6.2002 (a) und 24.10.2005 (b). Quadrate: Temperatur, Rauten: Sauerstoff, waagrecht gestrichelt: Tiefe der euphotischen Zone

Literatur

- [1] HAALA, G.; WICHERT, G.; ZOHREN, D. (2004): Natura. Biologie für Gymnasien. Nordrhein-Westfalen. 8. und 9. Schuljahr. Klett
- [2] LAGERGREN, R.; LORD, H.; STENSON, J.A.E. (2000): Influence of temperature on hydrodynamic costs of morphological defences in zooplankton. Functional Ecology **14**(3), S. 380–387
- [3] LAMPERT, W.; SOMMER, U. (1993): Limnoökologie. Stuttgart
- [4] NACHTIGALL, W. (1999): Warum sinken kleine Plankter so langsam ab? Mikrokosmos **88**(3), S. 157–166
- [5] N.N. (o.J.): Hydrodynamic principles (<http://library.thinkquest.org/18033/hydrodyn.html>)
- [6] PADISÁK, J.; SORÓCZKI-PINTÉR, E.; REZNER, Z. (2003): Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton - an experimental study. Hydrobiologia **500**, S. 243–257
- [7] REYNOLDS, S.C. (1994): The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge

Abkürzungen und Einheiten

μE	mikro-Einstein	6.02×10^{17} Photonen
Bft	Beaufort	Maß für Windstärke
ρ	Dichte	kg/m^3
A	Oberfläche	m^2
η	dynamische Viskosität	oft auch μ ; $\text{Pa s} = \text{kg}/\text{m s}$
Pa	Druck	$\text{Pa} = \text{kg}/\text{m s}^2$
V	Volumen	m^3
g	Erdbeschleunigung	$g = 9,81 \text{ m}/\text{s}^2$
r	Radius	m
v	Geschwindigkeit	m/s
c	Sinkquotient	dimensionslos; Verhältnis der Sinkgeschwindigkeit eines Körpers im Vergleich zur Sinkgeschwindigkeit einer Kugel von gleicher Größe bei gleichen Bedingungen
Re	REYNOLDSzahl	dimensionslos; gibt an, wie laminar oder turbulent eine Strömung ist
ν	kinematische Viskosität	$\nu = \eta/\rho$