

Mikrobiell gebildete Kalksteine am Ufer der Werd-Insel

Georg Putzi (Zürich)

Zusammenfassung

An bestimmten Uferbereichen des Bodensees kommen leichte, poröse Kalksteinknollen (Onkoide) vor. Sie sind schalenförmig aufgebaut und konzentrisch laminiert und wurden von Schäfer und Stapf (1978) erstmals beschrieben. Ähnliche Vorkommen sind weltweit in lakustrischen und marinen Milieus beobachtet worden. Die Kalkknollen werden als mikrobiell gebildete Strukturen beschrieben. Das Ziel dieser Studie ist es, herauszufinden, wie und unter welchen Bedingungen die Knollen im Bodensee gebildet werden. Im Februar 2009 wurden an der Werd-Insel sowie nahe Triboltingen mehrere rezente Knollen gesammelt.

In den Proben wurde mit dem Lichtmikroskop, dem Elektronenmikroskop und im Epifluoreszenzmikroskop nach Signaturen mikrobieller Aktivität gesucht. Um die Umweltbedingungen während der Bildungszeit zu rekonstruieren, wurden Sauerstoff- und Kohlenstoffisotopenanalysen gemacht.

Die Lamination im Inneren der Knollen entsteht durch mikrobielle Kalkausfällung. An dieser sind verschiedene Algen, Cyanobakterien und andere Bakterien beteiligt. Die Kalkknollen wachsen am Seegrund auf Schalenresten von Mollusken, organischen Rückständen oder Steinen. Cyanobakterien produzieren Filamente aus exopolymeren Substanzen. Daran fällt Kalzit aus, welcher das Kalkskelett der Onkoide bildet. Die Produktion dauert ortsabhängig ungefähr von April bis Oktober. Warme Temperaturen und mässige Sonnenstrahlung fördern das Wachstum der Mikroorganismen. Die Mikroorganismen bevorzugen bestimmte Strömungsverhältnisse, so dass sie weder von Sediment zugedeckt noch weggeschwemmt werden. Die Wasserchemie hat ebenfalls entscheidenden Einfluss: Phosphormangel im Wasser reduziert die Primärproduktion im See und erhöhte Calcium- und Karbonatkonzentrationen fördern die Kalzitausfällung.

Microbial limestone at the shore of the Werd-Insel

Porous limestone nodules (oncoids) occur in specific places at the shore of Lake Constance. They are concentrically laminated and were first described by Schäfer and Stapf (1978). Similar occurrences are known worldwide in marine and lacustrine environments. The limestone nodules are described as microbially built structures. The aim of this study is to determine, how and under which circumstances the nodules in Lake Constance are built. Several fresh nodules were sampled during February 2009 at the Werd-Insel and at the shore near Triboltingen.

The samples were searched for traces of microbial activity by light microscopy, electron microscopy and epifluorescence microscopy. Environmental information from the formation time was gained by oxygen and carbon isotope analyses.

The lamination forms through microbial calcite precipitation. Different algae, cyanobacteria and other bacteria are involved in this process. The limestone nodules grow on the lake floor on shell remains from bivalves, organic material or stones. Cyanobacteria produce filaments of exopolymer substances. Calcite precipitates at those filaments and forms the limestone. The production time lasts from April to October, depending on the location. Warm temperatures and moderate solar radiation are favorable for microorganisms. They prefer specific water current velocities; neither should they be covered with sediments, nor drifted away by the current. The water chemistry is important, since a lack in phosphorus lowers the primary production in the lake and increased calcium and carbonate concentrations in the water promote calcite precipitation.

Schlagwörter: Bodensee – Cyanobakterien – Grünalgen – Karbonatausfällung – Kohlenstoffisotope – Onkoid – Sauerstoffisotope – Wassertemperatur

Key words: Carbon isotopes – Carbonate precipitation – Cyanobacteria – Green algae – Lake Constance – Oncoïd – Oxygen isotopes – Water temperature

1 MIKROBIELL GEBILDETE KALKE

Mikrobiell gebildete Kalkgesteine sind in der Erdgeschichte seit dem Archaikum gebildet worden (im Süsswasser sind bis 2,8 Mia. Jahre alte Vorkommen bekannt). Viele kalkausfällende Mikroorganismen hatten eine starke Blütezeit im Proterozoikum (GROTZINGER 1990). Heute kommt mikrobielle Bildung von Kalksteinen vergleichsweise selten vor. Erst 1958 wurde das erste rezente Vorkommen in Shark Bay (Australien) entdeckt (LOGAN 1961). Sie treten in verschiedenartigen Orten auf, marin sowie lakustrisch und fluvial. Marine mikrobielle Kalksteine kommen z. B. in flachen Küstenbereichen vor. Lakustrisch findet man oft Onkoide. Diese sind um einen Nukleus herum gewachsene, konzentrisch aufgebaute mikrobielle Wachstumsstrukturen, während die Stromatolithen der marinen Milieus matten- bis säulenförmig aufgebaut sind.

In Mitteleuropa gibt es einige Vorkommen von Onkoiden in grossen Süsswasserseen wie dem Chiemsee (HÄGELE et al. 2006), dem Genfersee (PLEE et al. 2008) und dem Bodensee (SCHÄFER und STAPF 1978, JACOBY 2000). Man findet sie oft in den strömungsreichen Abflussmündungen der Seen, so auch in der Rheinmündungszone des Bodensees am Ufer der Werd-Insel nahe Eschenz.

In dieser Studie wurden Onkoide vom Ufer der Werd-Insel und vom Uferbereich zwischen Triboltingen und Tägerwilen untersucht. Das Ziel ist es, den Aufbau und die Bildungsbedingungen der mikrobiellen Kalke zu erforschen. Wassertemperaturen zur Bildungszeit sowie die Bildungszeit selbst sind von Interesse, wie auch die inneren Strukturen der Onkoide.

2 DIE WERD-INSEL BEI ESCHENZ: UNTERSUCHUNGSGEBIET UND METHODIK DER STUDIE

2.1 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt im Bodensee zwischen der Schweiz und Deutschland (Abb. 1). Der Bodensee besteht aus den zwei Teilen Obersee (östlich) und Untersee (westlich, Abb. 2). Der Hauptzufluss Rhein fliesst im Osten in den Obersee und im Westen wieder aus dem Untersee. Die Werd-Insel (Abb. 2+3) befindet sich an der Mündung des Untersees in den Rhein. Im Winter ist der Wasserspiegel tief, da der Niederschlag als Schnee in den Alpen bleibt. Weite Uferbereiche sind im Februar über dem Seespiegel, so dass man Onkoide an Land sammeln kann. Bei sehr niedrigem Wasserstand sind die drei Inseln der Werd-Insel durch Landbrücken verbunden.

Die grosse Sedimentfracht des Rheins wird im grösseren Obersee abgelagert. Durchschnittliche Sedimentablagerungsra-



Abb. 1. Die Lage des Bodensees.

Fig. 1. Location of Lake Constance.

ten im Untersee sind um $0,15 \text{ g/cm}^2/\text{Jahr}$ (www.igkb.ch). In den strömungsreichen Zonen gibt es kaum Ablagerung. An den Fundstellen der Onkoide besteht das Sediment vorwiegend aus Kies, was anzeigt, dass feines Sediment weggespült wird (Abb. 4). Gelegentlich ist an Fundstellen auch feines Sediment vorhanden, mit zunehmender Häufigkeit der Onkoide im grösseren Sediment.

Die Zuflüsse des Bodensees fliessen grösstenteils durch alpine Karbonate und dessen fluvialen und glazialen Sedimente. Die Kalzium- und Karbonatkonzentrationen sind in allen Bodensee-zuflüssen hoch. Die Ca^{2+} -Konzentration im See erreicht ihr Maximum im Frühling. Danach verringert sie sich mit ansteigender Temperatur und zunehmender Häufigkeit von phototrophen Mikroorganismen (SCHÄFER und STAPF 1978). Das Mg:Ca Ver-

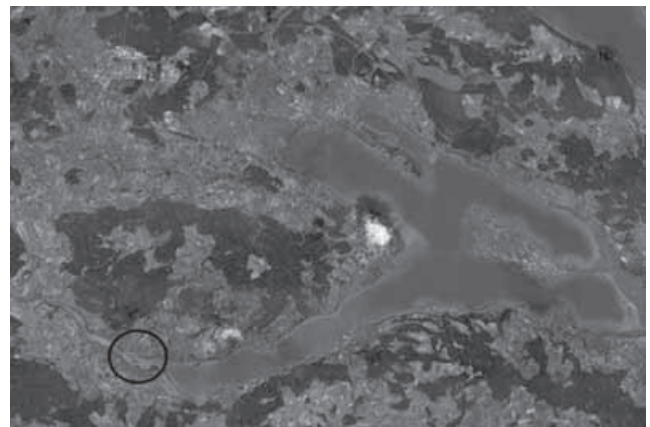


Abb. 2. Der Untersee im Satellitenbild (maps.google.com).

Fig. 2. Satellite image of the Untersee (maps.google.com).



Abb. 3. Satellitenbild der Werd-Insel im Sommer (maps.google.com). Der schwarze Bereich markiert den Bereich der Fundstellen mit der grössten Dichte im Kreis.

Fig. 3. Satellite image of the Werd-Insel in summer (maps.google.com). The black line marks the area, where oncoids were found, with the highest density in the circle.

hältnis übersteigt selten 0,35 (STABEL 1986). Der Phosphorgehalt ist mit 5 mg/l sehr tief (entsprechend dem Wert um 1900), stieg aber in den 70er Jahren teilweise über 80 mg/m³. Der See ist heute wieder oligotroph (nährstoffarm) (www.igkb.ch).

Die Wassertemperatur schwankt zwischen 2°C und 25°C im Mittelwert der letzten 20 Jahre; dies ist bedeutend für das Mikrobewachstum. Die Löslichkeitskonstante von CaCO₃ sinkt mit steigender Temperatur. Dazu fördert die Sonneneinstrahlung das Wachstum phototropher Mikroorganismen, was zu einem pH-Anstieg führt. Beide Faktoren begünstigen Karbonatausfällung im Sommer.

2.2 Untersuchungsmethoden

Im Februar 2009 wurden am Ufer der Werd-Insel sowie zwischen Triboltingen und Gottlieben (Abb. 5) je 30–40 Kalkknollen gesammelt. Zwei Proben der Werd-Insel wurden aus dem Wasser entnommen und im Labor in Bodensee-Wasser eingelegt. Folgende Analysen wurden anschliessend durchgeführt:

Dünnschliffe radial durch die Onkoide: Bestimmung der inneren Strukturen und möglicher Einschlüsse.

Raster-Elektronen-Mikroskopie (SEM): Bestimmung der Feinstrukturen.

Dabei wird eine kleine herausgebrochene Probe mit Gold bedampft, welches die Elektronenstrahlen reflektiert, die dem



Abb. 4. Untersuchungsbereich an der Werd-Insel.

Fig. 4. Shore of the Werd-Insel, where oncoids were found.



Abb. 5. Uferbereich zwischen Triboltingen und Gottlieben.

Fig. 5. Shoreline between Triboltingen and Gottlieben.

Computer ein Bild der Onkoid-Bruchfläche abgeben. Mit dem SEM wurden auch Proben aus dem Wasser untersucht (Abb. 6).

Epifluoreszenz-Mikroskopie: Oberflächenabstriche verschiedener Proben werden mit blauem Licht bestrahlt. Das Licht wird von aktivem Chlorophyll absorbiert, welches dadurch zu roter

Fluoreszenz angeregt wird. So kann man phototrophe Mikroorganismen der lebenden Proben aus dem Wasser (Abb. 6) erkennen.

Sauerstoff- und Kohlenstoffisotopen-Analysen: Die Verhältnisse der verschiedenen Isotope der zwei Elemente können verwendet werden, um die physikalischen Bedingungen zur Bildungszeit zu erforschen. Messproben verschiedener Laminae wurden mit einem Bohrer aus den Onkoiden extrahiert und anschließend analysiert. Für die Messung wurde eine Kalkprobe im Kiel IV Präparationssystem mit 100%-iger Phosphorsäure versetzt. Das entstandene CO₂ Gas wurde mit einem Thermo-electron Delta V Plus Massenspektrometer auf seine Isotopenzusammensetzung analysiert. Die Messwerte werden in der δ -Notation aufgelistet. Die Reproduzierbarkeit der Messungen ist $\pm 0,1\%$.

3 RESULTATE: BILDUNG UND AUFBAU DER ONKOIDE

3.1 Die Onkoide

Die Onkoide der Werd-Insel (Abb. 7A+B) sind im Durchmesser 2 bis maximal 6 cm gross. Sie sind sehr porös, dadurch leicht und einfach aufbrechbar. Auf radialen Bruchflächen durch die Knollen sieht man eine Lamination parallel zur Oberfläche – ein Wechsel von Schichten unterschiedlicher Zusammensetzung. Die Oberfläche hat eine Blumenkohl-artige Struktur.

Bei den meisten Onkoiden fällt der deutlich unterschiedliche innerste Teil auf. Häufig sind darin Reste von Muscheln, Schnecken oder Steinen und sogar organisches Material zu finden (Abb. 7A). Im Onkoid in Abb. 7B ist der innerste Teil härter, dichter und dunkler als die äusseren Schichten. Dies wurde bei vielen Onkoiden beobachtet. Manche Mikrobenmatten wachsen um teils grosse Steine herum. Die dabei entstandenen Kalkkrusten sind sehr dünn und zerbrechlich (sog. «Schröffen»).

Onkoide wie jene entlang des Ufers zwischen Triboltingen und Gottlieben, wo sie nach dem Zufluss in den Untersee über

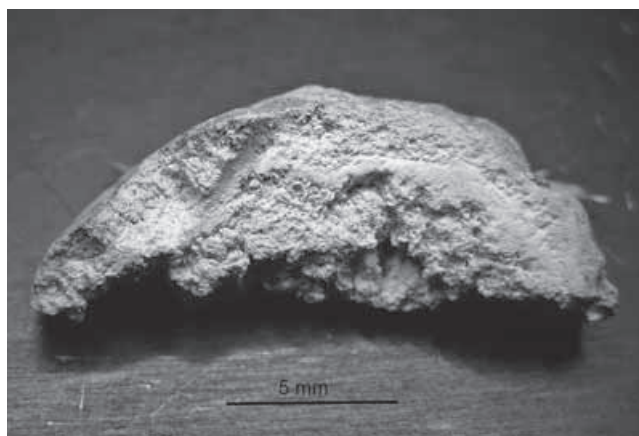


Abb. 6. Bruchstücke eines Onkoiden aus dem Wasser.
Fig. 6. Fractions of an oncoide taken out of the lake.

mehrere hundert Meter vorkommen, sind nur gerade 1,5–3 cm gross.

Einige Onkoide in etwas strömungsärmeren Orten werden von Schnecken oder Muscheln besiedelt, die sich von den Mikrobenmatten ernähren (Abb. 8). Da viele Onkoide und ähnliche Kalksteinsedimente im Kern Karbonatschalen der Schnecken und Muscheln enthalten, werden sie lokal *Schnegglisande* genannt (SCHLÄFLI 2005). Die Schalenreste können von auf dem Onkoid lebenden Individuen stammen oder von den Mikroben nach ihrem Tod umkrustet worden sein.

3.2 Dünnschliffe

In den Dünnschliffen (Abb. 9A+B) sieht man dunkle kompakte Lagen, die sich mit hellen, poröseren Schichten abwechseln. Dadurch ist das Gestein laminiert.

Dazwischen beobachtet man detritische Einschlüsse von Quarz- und Feldspatkörnern (Abb. 9B), welche in Porenräumen zwischen einzelnen Mikrobengruppen aufgefangen und anschliessend von den Mikroben überwachsen wurden. Auch Bohrgänge von bohrenden Seebodenbewohnern sind vorhanden. Sie wurden nachträglich mit Feinsediment gefüllt.

In den dunklen Lagen sieht man feine schwarze Filamente im μm -Bereich. Diese könnten von dem Cyanobakterium *Schizothrix* kommen (SCHÄFER und STAPF 1978), welches zusammen mit dem coccoiden Cyanobakterium *Solenta* in mikrobiell gebildeten Kalken oft eine kompakte Lage bildet (DECHO et al. 2005).

In den porösen Lagen sind radiale längliche Strukturen zu erkennen. Dazwischen erkennt man teilweise sternförmige Filamente. Diese werden nach SCHÄFER und STAPF (1978) vom Cyanobakterium *Rivularia haematites* produziert. SCHÄFER und STAPF (1978) beschreiben in den Onkoiden auch die Cyanobakteriengruppen *Phormidium*, *Calothrix* und *Dichothrix*, welche meist etwas grössere radiale Strukturen bilden.

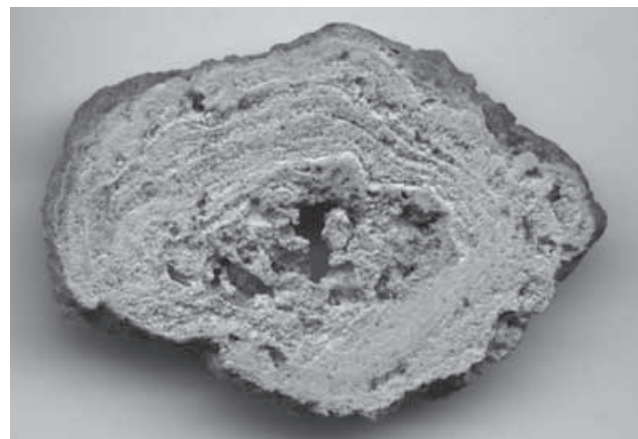


Abb. 7A. Zwei aufgesägte Onkoide vom Südufer der Werd-Insel.
Fig. 7A. Two sawn oncoide from the southern shore of the Werd-Insel.

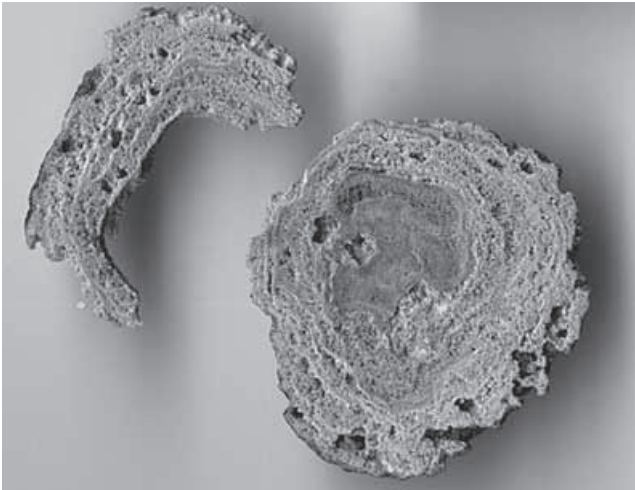


Abb. 7B.
Fig. 7B.

3.3 Rasterelektronenmikroskopie (SEM):

Die SEM-Bilder zeigen Filamente aus exopolymeren Substanzen (EPS) (Abb. 10A). Diese Substanzen werden von Cyanobakterien produziert (DECHO et al. 2005). An den Filamenten sieht man Klumpen von ausgefälltem Kalzit. In Abb. 10B kann man hexagonale Zellabdrücke der EPS-produzierenden Zellen beobachten.

Weiter innen im Onkoid sind die Strukturen nicht so klar zu sehen, wie in den SEM-Bildern der Oberflächenproben. Zunehmende Kalzitausfällung durchwächst teilweise die Filamente und Zellabdrücke. Durch das komplexe System von Mikroorganismen und EPS-Filamenten entsteht die hohe Porosität, was in Abb. 11 zu sehen ist. Zahlreiche Bohrgänge führen dazu, dass man die Kalkkruste an der Oberfläche leicht verreiben kann (ILGER and SCHULZ 2006). Die Onkoide sind äusserst leicht.

Kalzit kristallisiert in hexagonalen Platten (Abb. 10B), welche das trigonale Kristallsystem reflektieren. Die Platten haben etwa



Abb. 8. Ein Onkoid mit Muscheln auf der Oberfläche.
Fig. 8. An oncoide with mussels on its surface.

1 μm Durchmesser. An der Oberfläche der Onkoide kann man Blumenkohl-artige Strukturen sehen.

3.4 Epifluoreszenz-Mikroskopie:

In Oberflächenabstrichen der Proben aus dem Wasser erkennt man v. a. verschiedene Cyanobakterien (Abb. 12) und Grünalgen (Abb. 13). Im Durchlicht sind auch Diatomeen und heterotrophe Bakterien (Abb. 14) zu erkennen. Letztere machen keine Photosynthese und fluoreszieren deswegen nicht.

Die eukaryotischen Algen haben im Gegensatz zu den prokaryotischen Cyanobakterien dicke Zellwände zwischen den einzelnen Zellen. Diese enthalten kein Chlorophyll (Abb. 13) und fluoreszieren nicht. Im Mikroskop kann man die Chloroplasten der Algen erkennen. Bei Cyanobakterien dagegen sind die Zellen nur schwer zu unterscheiden (Abb. 15), weil das Chlorophyll nicht in einem Chloroplasten lokalisiert ist.

Das sternförmige Cyanobakterium *Rivularia haematites* kann man sehen (Abb. 16), sowie einige coccoide Cyanobakterien (einzellig).

Auch die während vier Monaten an Luft gehaltenen Proben zeigen einzelne aktive Zonen. Anschliessend an die Epifluoreszenz-Mikroskopie wurden die an Luft gehaltenen Onkoide

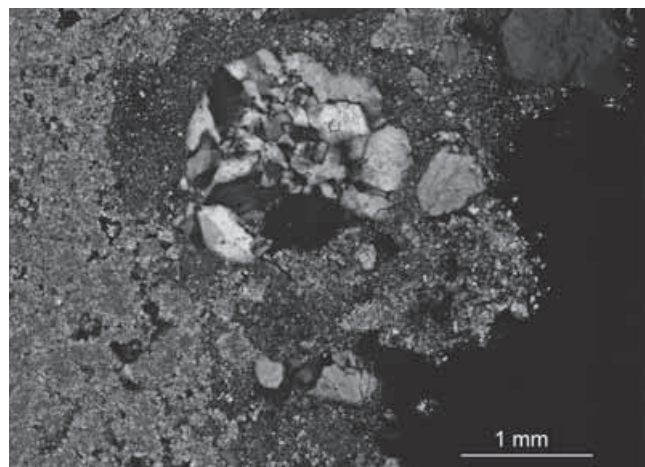
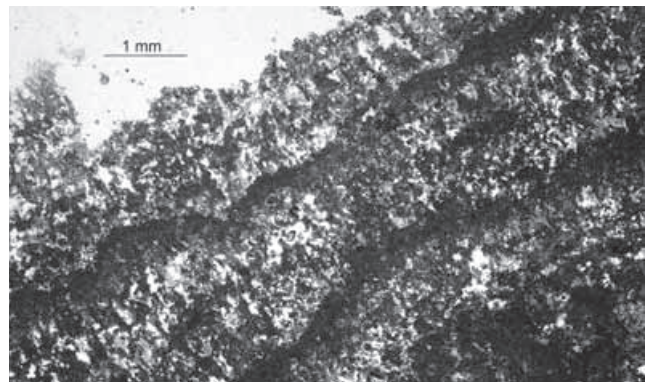


Abb. 9. Dünnschliff-Bilder der Onkoide von der Werd-Insel.
Fig. 9. Thin sections of the oncoide from the Werd-Insel.

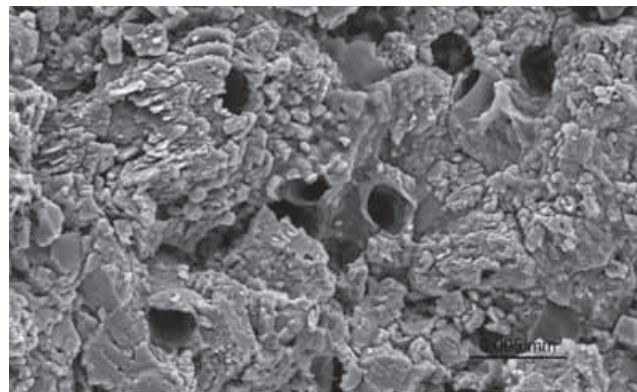
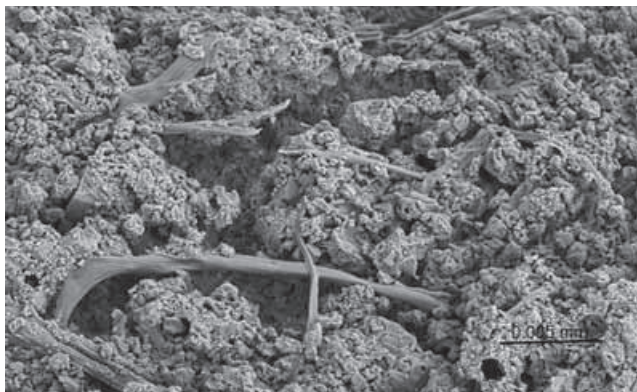


Abb. 10. SEM-Bilder der Fläche zwischen den noch lebenden Organismen und dem Karbonat.

Fig. 10. SEM pictures of the interface between the living organisms and the precipitated carbonate.

wieder in Wasser eingelegt, mit dem Ziel, die Mikroben zu kultivieren. Erstaunlich schnell wurden die Onkoide grün. An der Oberfläche begannen sich Sauerstoffblasen zu bilden (Abb. 17). Von Auge sah man stabilisierende Nadeln auf der Oberfläche, radial rund um den Onkoid.

In den Durchlichtbildern der Oberflächenabstriche der kultivierten Proben fällt eine grosse Vielfalt an Cyanobakterien auf. Abb. 18 zeigt um ein Cyanobakterium kristallisierte Kalzitkörner. Die durch Kultivierung entstandene Mikrobengemeinschaft (Abb. 19) entspricht derjenigen der Proben, die aus dem Bodensee mit Bodenseewasser entnommen wurden.

3.5 Isotopenmessungen (zusammengefasst und gemittelt, für Messwerte siehe Anhang)

$\delta^{18}\text{O}$: Sauerstoffisotope der Onkoide	$\delta^{13}\text{C}$: Kohlenstoffisotope der Onkoide	
-11.68‰ bis -10.69‰	-2.79‰ bis -1.20‰	
	$\delta^{18}\text{O}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
Am Südufer der Werd-Insel	-10.9	-1.7
Im Strömungs-Lee der Werd-Insel	-11.5	-2.2
Am Ufer nahe Triboltingen	-11.1	-1.9

Die O-Isotopenzusammensetzung der Bodenseezuflüsse schwankt innerhalb eines Jahres sehr stark. Grund dafür sind verschiedene saisonale Klimaeffekte. Anfangs Frühling sind die $\delta^{18}\text{O}$ -Werte am tiefsten, während sie gegen den Sommer hin steigen und im Herbst wieder sinken. Die Einbindung von Sauerstoff-Isotopen in das Karbonat der Onkoide hängt von der Isotopenzusammensetzung des Wassers sowie der Wassertemperatur zur Zeit der Karbonatausfällung ab (CRAIG und GORDON 1965). Anhand dieser Abhängigkeit hat man eine empirische Formel zur Rekonstruktion der Wassertemperatur zur Bildungszeit entwickelt:

$$T^{\circ}\text{C} = 16.9 - 4.2(\delta_{\text{Onkoid-Probe}} - \delta_{\text{Seewasser}}) + 0.13(\delta_{\text{Onkoid-Probe}} - \delta_{\text{Seewasser}})^2$$

Die δ -Werte sind jeweils $\delta^{18}\text{O}$ -Werte in ‰ (CRAIG und GORDON 1965).

Die $\delta^{18}\text{O}$ -Werte des Wassers im Seeabfluss variieren saisonal zwischen -10,6‰ (Sommer) und -11,4‰ (Winter) (SCHÜRCH et al. 2003). Diese Werte können als Annäherung für das Seewasser am Ufer der Werd-Insel genommen werden.

Die mit der Formel von CRAIG und GORDON (1965) aus den Isotopenmessungen errechneten Temperaturen sind zwischen 14–16 °C auf der südlichen stromzugewandten Südflanke der Insel, bis 17–19 °C im Strömungslee der Insel. Die Temperaturen stellen die mittlere Temperatur während der jährlichen Periode der Kalzitausfällung dar. Unter der Voraussetzung, dass die Ausfällung hauptsächlich im Sommer erfolgt und dass die gemittelten Sommerwassertemperaturen zeitlich nicht stark schwanken, bedeuten tiefere Isotopen-Temperaturen längere Wachstumsperioden. Die Wachstumsphasen können je nach Strömungseigenschaften (Sedimentabtransport), Wassertemperaturen und der Nährstoffverteilung lokal variieren.

Als Alternative kann man gleiche lokale Wachstumsphasen festlegen und evaluieren, bei welcher Mitteltemperatur die daraus errechneten Wasserisotopenwerte am besten in die Ausflussdaten von SCHÜRCH et al. (2003) passen. Die beste Temperatur ist dann 17,5 °C.

Der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des gelösten anorganischen Kohlenstoffs DIC (HCO_3^-) im Oberflächenwasser des Bodensees variiert im Jahresverlauf zwischen -6‰ (Sommer) und -9‰ (Winter) (CHONDROGIANNI 1992). Bei der Photosynthese der Organismen wird ^{12}C bevorzugt eingebaut, wodurch das $\delta^{13}\text{C}$ des gelösten anorganischen Kohlenstoffes im Wasser steigt. Da die Primärproduktion im Untersee im Frühling und Sommer am höchsten ist (CHONDROGIANNI 1992), steigt der Gehalt an schweren Kohlenstoffisotopen.

Die $\delta^{13}\text{C}$ -Messwerte der Onkoide sind verglichen mit dem Seewasser um 5–7‰ höher. Messungen in Sedimentbohrkernen von CHONDROGIANNI (1992) ergaben Werte zwischen -4,5‰ und -2,5‰ für Characcenkalke und Werte von -5‰ und -7‰

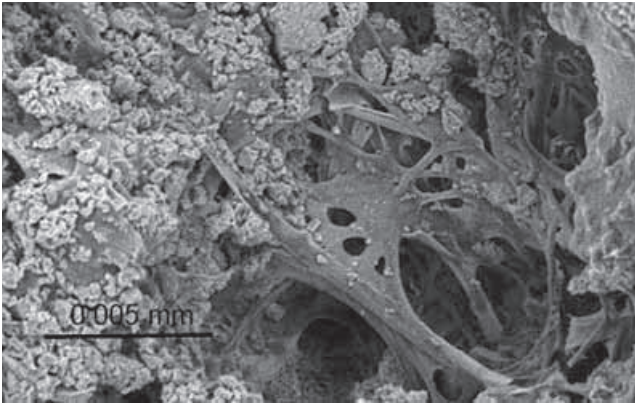


Abb. 11. Das komplexe Netzwerk von Filamenten und EPS mit ausgefällten Kalzitklumpen und dazwischenliegenden Porenräumen.

Fig. 11. The complex network of filaments and EPS with precipitated calcite crystals and empty spaces in between.

für Seekreide. Durch photosynthetische Aktivität von Algen und Mikroorganismen kann an der Oberfläche eines Onkoids oder eines Sediments ein erheblicher $\delta^{13}\text{C}$ -Gradient entstehen (RAVEN 1970). Dadurch sind Karbonatmessungen in Onkoiden häufig höher als die Wasserwerte. Bei schneller Ausfällung sind die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des Karbonats näher bei denen des Wassers (TURNER 1982).

Ist ein Jahr besonders warm, fängt die Karbonatproduktion durch Mikroorganismen früher an. Die ^{18}O -Gehalte des Wassers und damit der Onkoide sinken wegen dem «leichten» Frühjahrswasser. Gleichzeitig ist die Primärproduktion des Jahres höher, was zu höheren $\delta^{13}\text{C}$ -Werten führt. Die beiden Messwerte $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$ sollten also umgekehrt proportional sein. Dies stimmt sehr gut mit den Messwerten überein.

Die Isotopenverhältnisse der beiden Elemente sind generell von innen nach aussen ziemlich konstant. Die $\delta^{18}\text{O}$ -Werte sinken

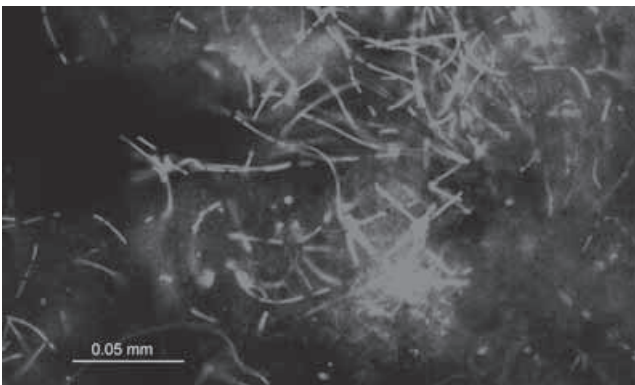


Abb. 12. Dicht gepackter Haufen von Cyanobakterien mit wenig Algen. Die langen Fäden sind Cyanobakterien.

Fig. 12. Packed pile of cyanobacteria and few algae. The long strings are cyanobacteria.

leicht von innen im Onkoid nach aussen. Die Interpretation dazu folgt in Kap. 4.

4 INTERPRETATIONEN UND SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die mikrobielle Karbonatproduktion tritt im Bodensee auf Basis der Arbeit von SCHÄFER und STAPF (1978) und unserer Feldbeobachtungen an wenigen, ganz bestimmten Orten auf.

Am Seegrund wachsende Mikroorganismen bilden fortlaufend Schichten von Karbonat. Die an der Oberfläche entstehende Karbonatschicht schützt die darunterliegende vor chemischer Erosion. So kann sich mit der Zeit ein Onkoid bilden.

An den einzelnen Fundstellen herrschen ähnliche Strömungseigenschaften. Wie der Fundbereich der Werd-Insel (schwarz in Abb. 3) zeigt, kommen Onkoide dort nur am strömungsabgewandten Ufer vor. Es braucht eine gewisse Strömungsstärke, um das Sediment abzutragen, welches die Aktivität der Mikroorga-

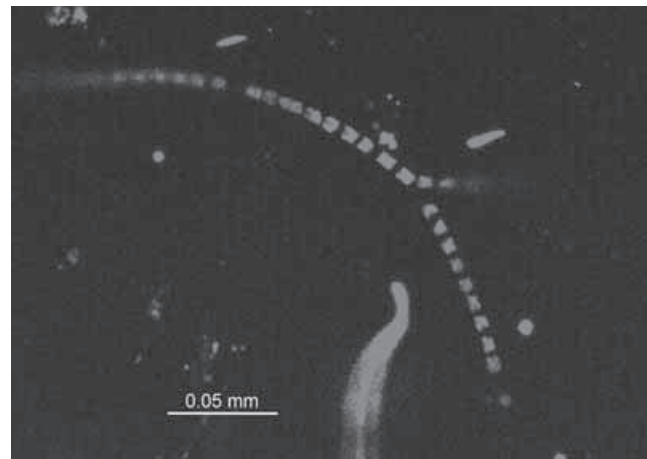


Abb. 13. Alge mit sichtbaren einzelnen Zellen.

Fig. 13. Algae with visible single cells.

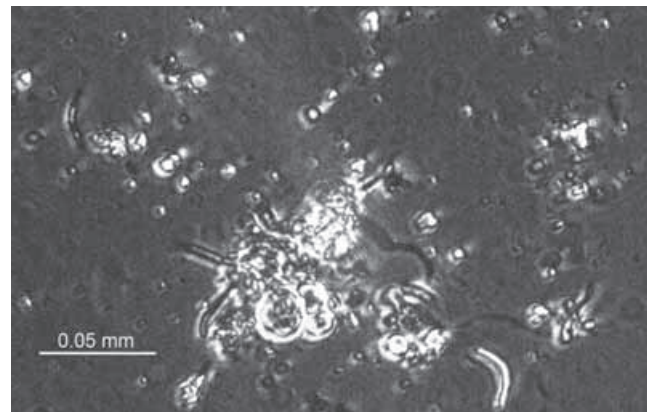


Abb. 14. Heterotrophe Bakterien und Diatomeen im Durchlichtmikroskop.

Fig. 14. Heterotrophic bacteria and diatoms on a smear slide.

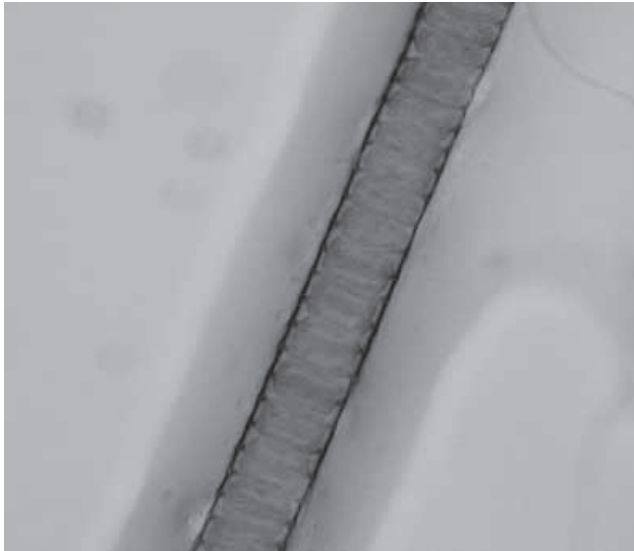


Abb. 15. Zellfaden des Cyanobakteriums *Oscillatoria* sp.
Fig. 15. A filament of the cyanobacterium *Oscillatoria* sp.

nismen behindern würde. Dies ist in der Abflusszone gewährleistet. Ist die Geschwindigkeit zu hoch, werden die Mikroorganismen aber weggespült. Deswegen kommen Onkoide auf der Vorderseite der Insel nicht vor.

Die Onkoide werden wahrscheinlich an der Fundstelle gebildet und nicht dahin verfrachtet. Sie können nur an einem stabilen Ort kontinuierlich heranwachsen. Die Proben aus dem Wasser haben auch gezeigt, dass die Onkoide an der Fundstelle bei guten Bedingungen aktiv sind und weiterwachsen. Dies unterstützt die Annahme.

Die Onkoide kommen bis in eine Wassertiefe von mindestens 1 m vor; der Pegel ist im Sommer 1 bis maximal 2 m höher als im Winter.

Ein Phosphoranstieg hat zwei gegenläufige Einflüsse auf Onkoide. Einerseits erhöht er die Primärproduktion, andererseits profitieren andere Lebewesen – Konkurrenten – mehr (BREITBART et al. 2009). Die tiefe Phosphorkonzentration wirkt sich im Bodensee sicher positiv auf das Wachstum der Onkoide aus. Wenn die Primärproduktion im See im Sommer steigt, ist die P-Konzentration im Abfluss mit 0,2 mg/m³ sehr gering (www.bafu-admin.ch). Möglicherweise sind die Onkoide während dem Anstieg der Phosphor-Konzentration im 20. Jahrhundert nicht kontinuierlich weitergewachsen.

Kalzit (CaCO₃) sollte physikalisch gesehen aus dem Wasser ausfallen, sobald das Ionenaktivitätsprodukt die Löslichkeitskonstante $K = \{Ca^{2+}\} \cdot \{CO_3^{2-}\}$ überschreitet. Ist kein genügend guter Kondensationskern vorhanden, kann Wasser allerdings stark übersättigt werden, bis Kalzit ausfällt (KOSCHEL und RAIDT 1988). Entscheidende Faktoren, die bestimmen, ob Kalzit ausgefällt wird, sind neben dem Ionenaktivitätsprodukt $\{Ca^{2+}\} \cdot \{CO_3^{2-}\}$ die Menge an EPS-produzierenden Zellen, der pH-Wert und die Temperatur (DUPRAZ und VISSCHER 2005). Die hohen Ca²⁺

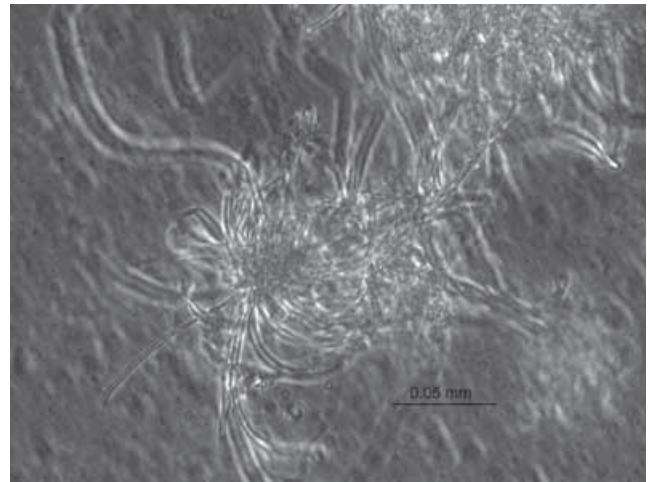


Abb. 16. Das sternförmige Cyanobakterium *Rivularia haematites*.

Fig. 16. The star shaped cyanobacterium *Rivularia haematites*.



Abb. 17. Kultiviertes Oncoide.

Fig. 17. Cultivated oncoide.

(45 mg/l) und HCO₃⁻-Konzentrationen (130 mg/l) im Seewasser (SCHÄFER und STAPF 1978) bestimmen die Mineralogie. Die Onkoide der Werd-Insel bestehen ausschliesslich aus Kalzit, während marine Äquivalente häufig Dolomit einbauen.

Messungen des BAFU (www.bafu-admin.ch) zeigen auch eine Abnahme des Kalziumgehalts im Epilimnion von 57 mg/l im Mai zu 40 mg/l im September. Der Gehalt steigt vom Epilimnion bis ins Tiefenwasser kontinuierlich an, weil weiter unten viel weniger Kalzit ausfällt. Das zeigt eine starke Kalziums sedimentation an. Daran sind auch die Onkoide beteiligt.

Die wichtigsten Bewohner der Onkoide sind verschiedene Cyanobakterien, Grünalgen und heterotrophe Bakterien. Archäen und Protozoen, die die Onkoide meist auch bewohnen, sind hier nicht näher betrachtet worden.

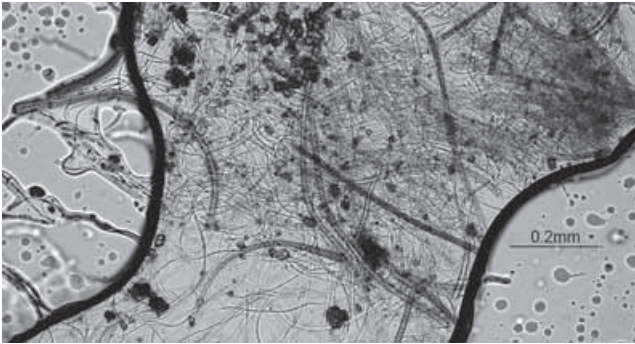


Abb. 18. Kultivierte Mikrobengemeinschaft. (Die langen Fäden sind Cyanobakterien verschiedener Spezies. Die schwarzen Klumpen sind Grünalgen.)

Fig. 18. Microbial community from cultivation. (The long strings are cyanobacteria from different species, the black clumps are green algae.)

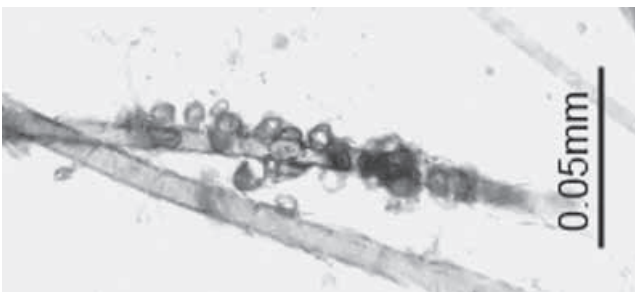


Abb. 19. Cyanobakterie mit anwachsenden Kalzitkristallen.

Fig. 19. Cyanobacterium with growing calcite crystals.

Cyanobakterien führen mit den EPS an der Oberfläche eine schnelle und effektive Karbonatproduktion herbei. Die EPS unterstützen die Kalzitausfällung dadurch, dass sie die benötigten Calcium- und Hydrogencarbonat-Ionen aus dem Wasser anziehen, welche zu einem Teil von Cyanobakterien gebunden werden. Diese Umstände führen zu einer starken Übersättigung, so dass Kalzit an den Filamenten ausfällt. Beim Abbau von Cyanobakterien durch heterotrophe Bakterien wird das eingebaute Karbonat auf einmal freigegeben, was ebenfalls zu einer starken Übersättigung führt (DECHO et al. 2005).

Die EPS der Cyanobakterien schützen die Mikroben auch vor der Strömung (DE BROUWER und STAL 2002) und vor organischer Krustenbildung an der Oberfläche.

Die grössten Cyanobakterien haben SCHÄFER und STAPP (1978) bei Bodenseeproben als *Phormidium* Filamente identifiziert, assoziiert mit «*Calothrix*»- und «*Dichothrix*»-Filamenten. Dieselben Strukturen wie bei der Untersuchung damals sind in den Onkoiden der Werd-Insel auch heutzutage vorhanden.

Die Lamination wird durch ein Wechselspiel verschiedener Cyanobakterien induziert und ist nicht unbedingt an den Jahreszyklus gebunden. Die Arten *Phormidium*, *Calothrix* und *Dichothrix* wachsen radial nach aussen. Grünalgen und *Rivula-*

ria haematites treten in Gemeinschaft mit ihnen auf. Eine poröse Schicht entsteht, die wegen den nach aussen orientierten Cyanobakterien radiale Strahlen zeigt. In einer nächsten Phase wachsen *Schizothrix*- und coccoide *Solenta*-Arten, welche durch ihre Kompaktheit organisches Material einbinden. Das macht diese Schicht dunkler. Die beiden Schichten wechseln sich im Onkoid ab. Bei der Bildung der Schichtung spielen Köcherfliegenlarven an der Oberfläche der Onkoide eine wichtige Rolle. Köcherfliegen (*Trichoptera*) erstellen über Furchen in der blumenkohlartigen Oberfläche Wohn- und Fanggespinste für ihre Larven. Darin wird Sediment eingefangen, welches den Cyanobakterien Spielraum für weiteres Wachstum nach aussen verschafft. Sie umkrusten die eingefangenen Sedimentkörner (ILGER und SCHULZ 2006).

Die Kolonisierung eines Gebiets durch die Onkoid-bildende Gemeinschaft beginnt mit der Bindung von Sandkörnern, Molluskenschalen oder organischen Resten (REID et al. 2000). Auch eine Köcherfliegenlarve kann als Kern dienen. In marinen mikrobiellen Kalken wurden stabilisierende Aragonitnadeln beobachtet. Ähnliche Gebilde entstanden bei der Kultivierung der Onkoide im Labor, wurden allerdings nicht weiter untersucht.

Der oft gefundene härtere innere Kern ist vermutlich älter, da er stärker zementiert wurde. Eine Wachstumspause liegt wahrscheinlich zwischen dem inneren Teil und dem äusseren. Ob während der Phase des hohen Phosphorgehalts im Wasser in den 70er Jahren eine Wachstumspause eintrat, kann man nicht mit Sicherheit sagen. Mit einer ¹⁴C-Isotopen-Datierung von Molluskenschalen-Einschlüssen könnte der Sprung vom Kern zum äusseren Onkoiden allerdings in einen zeitlichen Rahmen gestellt werden.

Der innere Kern könnte sich durch ein stabiles EPS-Konstrukt von Cyanobakterien entwickelt haben oder sogar durch Aragonitnadeln stabilisiert worden sein. Das könnte man durch Kultivierungsexperimente abklären.

Die Blumenkohl-artige Oberfläche kommt daher, dass die Cyanobakterien *Calothrix* und *Dichothrix* fächerförmig nach aussen wachsen (siehe Abb. 12 oben). Zudem sind Teile der Oberfläche manchmal durch aufliegende Detrituskörner blockiert, was die Struktur unterstützt.

Das Alter der Onkoide lässt sich ohne ¹⁴C-Datierung nicht bestimmen. Die Laminationen können nicht direkt zu einer Anzahl Jahre korreliert werden. Ein interessanter Ansatz wäre es, Einschlüsse der *Dreissena polymorpha*, der Zebrauschel, zu untersuchen. Sie ist Mitte der 60er Jahre in den Untersee eingewandert (OSTENDORP et al. 2007) und stellt mittlerweile den Hauptanteil der Schalen an den Ufern des Bodensees (WERNER et al. 2005). Diejenigen Onkoidkerne, die Reste von Zebrauschel-schalen enthalten, müssen jünger sein als 1964.

Die Mikroorganismen können im Onkoid schwierige Umweltbedingungen überstehen und dann weiterwachsen, wie die Epifluoreszenzmikroskopie der getrockneten und wieder belebten Proben belegt hat.

Die Isotopendaten belegen die Wichtigkeit der Temperatur: Sie beeinflusst die Wachstumsphase der Mikroorganismen und

erhöht die Primärproduktion, weshalb die Kohlenstoff- und Sauerstoffisotope korreliert sind.

Vergleicht man die errechneten durchschnittlichen Wassertemperaturen während der Wachstumsphase mit durchschnittlichen monatlichen Wassertemperaturen des Bundesamtes für Umwelt (www.bafu.ch), ergibt sich für die stromzugewandte Seite der Werd-Insel ein Beginn der Wachstumsphase anfangs Frühling und für die stromabgewandte Seite eine Zeit im späteren Frühling. Wegen starken Wachstumsraten im Hochsommer kann das Wachstum in geringem Masse auch früher beginnen.

Einflüsse von Böden im Einzugsgebiet oder allfälliger Methanogenese (CH_4 -Bildung und Wegdiffusion in anoxischem Milieu führt zu einer starken ^{13}C -Anreicherung) sind nicht vorhanden. Keine Rolle spielt auch die Diagenese. Die Konstanz der Werte v. a. im Inneren zeigen, dass die Werte die Umgebung zur Zeit der Bildung widerspiegeln und nicht nachträglich chemisch verändert wurden.

Die Proben zeigen eine Klimaerwärmung in letzter Zeit an. Dies zeigt sich durch tiefere ^{18}O -Gehalte in jüngster Zeit. Längere Wachstumsphasen treten auf. Das könnte im Zusammenhang mit dem Klimasprung von 1988 stehen, als die mittleren Lufttemperaturen sich um bis zu zwei Grad erwärmten.

Die hohen $\delta^{13}\text{C}$ -Werte zeigen, dass durch die Photosynthese der Mikroorganismen ein starker $\delta^{13}\text{C}$ -Gradient an der Oberfläche der Onkoide herrscht. Anhand der tieferen Werte verschiedener Kalzit-reicher Sedimente (CHONDROGIANNI 1992) sieht man, dass die Kalzitausfällung in den Onkoiden ein langsamer Prozess ist.

Die Onkoide können für paläoklimatische Rekonstruktionen verwendet werden. Dazu dienen sie als Analog für ähnliche Erscheinungen in der Erdgeschichte. Insgesamt ist mikrobiell initiierte Karbonatbildung ein sehr interessantes und aktuelles geobiologisches Thema.

VERDANKUNGEN

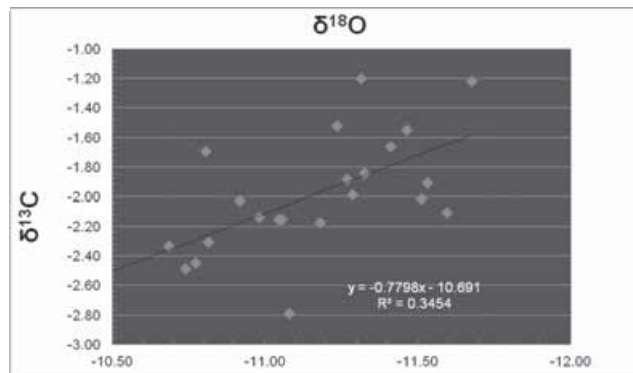
Ich möchte mich bei allen herzlich bedanken, die mich bei der Studie unterstützt haben:

- Mein grösster Dank geht an Prof. Dr. H. J. Weissert (ETH Zürich) und Dr. I. Stössel (ETH Zürich). Sie haben mir die Studie ermöglicht und die dazu notwendigen Laboruntersuchungen finanziert. Während der ganzen Arbeit haben sie mich beraten und unterstützt.
- Dr. C. Vasconcelos danke ich für die Betreuung der Elektronenmikroskopie und seine beratende Funktion.
- Prof. Dr. K. Hanselmann danke ich für die Beratung betreffend Mikrobiologie.
- Frowin Prowino, Maria Coray und Ursula Brupbacher von der ETH Zürich möchte ich für ihre Einführungen in die Labortechniken danken.

Anhang: Isotopenmessungen

Probennummer	Delta 13 C	Delta 18 O
SAR 2 1.A	-1.20	-11.32
SAR 2 2.A	-1.52	-11.24
SAR 2 3.A	-1.22	-11.68
SAR 2 4.A	-1.55	-11.46
SAR 2 K	-2.11	-11.60
SAR 4 1.A	-2.01	-11.51
SAR 4 2.A	-2.17	-11.18
SAR 4 3.A	-1.91	-11.53
SAR 4 K	-1.66	-11.41
SAR 6 1.A	-2.15	-11.06
SAR 6 2.A	-2.03	-10.92
SAR 6 3.A	-2.79	-11.08
SAR 6 4.A	-2.15	-11.05
SAR 6 K	-1.88	-11.27
SAR 7 1.A	-2.33	-10.69
SAR 7 2.A	-2.49	-10.74
SAR 7 3.A	-2.44	-10.77
SAR 7 4.A	-2.31	-10.82
TG 3 M	-2.14	-10.98
TG 3 R	-1.99	-11.29
TG 5 M	-1.70	-10.81
TG 5 R	-1.84	-11.33

SAR = Proben von der Werd-Insel; TG: Proben von dem Ufer nahe Tägerwilen; 1. Zahl (SAR) = # des untersuchten Onkoids; 2. Zahl (SAR) = # der Probe im Onkoid von aussen nach innen; K (SAR) = Onkoidmitte M (TG) = Mitte des Onkoids; R (TG) = Rand des Onkoids



LITERATUR

- BREITBART, M., HOARE, A., NITTI, A., SIEFERT, J., HAYNES, M., DINSDALE, E., EDWARDS, R., SOUZA, V., ROHWER, F., HOLLANDER, D. 2009. Metagenomic and stable isotopic analyses of modern freshwater microbialites in Cuatro Ciéngas, Mexico. *Environmental Microbiology*, 11, 16–34.
- CHONDROGIANNI, C. 1992. Stabile Kohlenstoff-Isotope in hochproduktiven Litoralfächen des Bodensees. *Heidelberger Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 61.
- CRAIG, H., GORDON, L.I. 1965. Deuterium and oxygen- 18 variations in the ocean and the marine atmosphere. *E. Tongiorgi, ed, Proceedings of a Conference on Stable Isotopes in Oceanographic Studies and Paleotemperatures, Spoleto, Italy*, 9–130.
- DE BROUWER, J.F.C. & STAL, L.J. 2002. Daily fluctuations of exopolymers in cultures of the benthic diatoms *Cylindrotheca closterium* and *Nitzschia* SP. (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 38, 464–472.
- DECHO, A.W., VISSCHER, P.T., REID, P.R. 2005. Production and cycling of natural microbial exopolymers (EPS) within a marine stromatolite. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 219, 71–86.
- DUPRAZ, C., VISSCHER, P.T. 2005. Microbial lithification in marine stromatolites and hypersaline mats. *Trends in Microbiology*, 13, 429–437.
- GROTZINGER, J.P. 1990. Geochemical model for proterozoic stromatolite decline. *American Journal of Science*, 290, 80–103.
- HÄGELE, D., LEINFELDER, R., GRAU, J., BURMEISTER, E.G., STRUCK, U. 2006. Oncoids from the river Alz (southern Germany): Tiny ecosystems in a phosphorus-limited environment *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 237, 378–395.
- ILGER, J.M. & SCHULZ, H.M. 2006. Eine neue Onkoid-Klassifikation am Beispiel (sub-)rezenter Vorkommen in bayerischen voralpinen Süßwasser-Systemen. *Clausthaler Geowissenschaften*, 5, 135–142.
- JACOBY, H. 2000. Schnegglisande, Armluchteralgen und Belchenjagd. *Delphin-Buch Labhard Verlag*, 6, 81–101.
- KOSCHEL, R.H., RAIDT, H. 1988. Morphologische Merkmale der Phacotus-Hüllen in Hartwasserseen der Mecklenburgischen Seenplatte. *Limnologica*, 19, 13–25.
- LOGAN, B.W. 1961. Cryptozoon and associate stromatolites from the recent, Shark Bay, Western Australia. *The Journal of Geology*, 69, 517–533.
- OSTENDORP, W., BREM, H., DIENST, M., JÖHNK, K., MAINBERGER, M., PEINTINGER, M., REY, P., ROSSKNECHT, H., SCHLICHTHERLE, H., STRAILE, D., STRANG, I. 2007. Auswirkungen des globalen Klimawandels auf den Bodensee. *Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung*, 125, 199–244.
- PLEE, K., ARIZTEGUI, D., MARTINI, R., DAVAUD, E. 2008. Unravelling the microbial role in ooid formation – results of an in situ experiment in modern freshwater Lake Geneva in Switzerland. *Geobiology*, 6, 341–350.
- RAVEN, J.A. 1970. Exogenous inorganic carbon sources in plant photosynthesis. *Biol. Rev.*, 167–221.
- REID, R.P., VISSCHER, P.T.A., DECHO, W., STOLZ, J.F., BEBOUT, B.M., DUPRAZ, C., MACINTYRE, I.G., PAERL, H.W., PINCKNEY, J. L., PRUFERT-BEBOUT, L., STEPPE, T.F. & DESMARAIS, D.J. 2000. The role of microbes in accretion, lamination and early lithification of modern marine stromatolites. *Nature*, 406, 989–992.
- SCHÄFER, A., STAPP, K.R.G. 1978. Permian Saar-Nahe Basin and Recent Lake Constance (Germany): two environments of lacustrine algal carbonates. *Modern and Ancient Lake Sediments*, 2, 83–107.
- SCHLÄFLI, A. 2005. Kalkablagerungen in Untersee und Rhein. *Neujahrsblatt der naturforschenden Gesellschaft Zürich 2006: Der Rhein – Lebensader einer Region*, 114–117.
- SCHÜRCH, M., KOZEL, R., SCHOTTERER, U., TRIPET, J.P. 2003. Observation of isotopes in the water cycle – the Swiss National Network (NISOT). *Environmental Geology*, 45, 1–11.
- STABEL, H.H. 1986. Calcite precipitation in Lake Constance: Chemical equilibrium, sedimentation, and nucleation by algae *Limnology and Oceanography*, 31, 1081–1093.
- TURNER, J.V. 1982. Kinetic fractionation of carbon 13 during calcium carbonate precipitation. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 46, 1183–1192.
- WERNER, S., MOERTL, M., BAUER, H.G., ROTHHAUPT, K.O. 2005. Strong impact of wintering waterbirds on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) populations at Lake Constance, Germany. *Freshwater Biology*, 50, 1412–1426.
- www.bafu-admin.ch 2003. Hydrologischer Jahresbericht 2003.
www.igkb.ch Bodenseebilanz 2004. Bodenseebilanz der IGKB.