

# **Morphogenese, Wachstum und Ökologie der modernen Süßwasser-Onkoide der Alz**

**Dissertation**  
**zur Erlangung des Doktorgrades**  
**an der Fakultät für Geowissenschaften**  
**der Ludwig-Maximilians-Universität**  
**München**

am 13. September 2006

vorgelegt von

**Daniela Hägele**

Für Anneliese Dressel, die meinen Träumen Flügel verlieh  
und für Tim Stich, der sie das Fliegen lehrte.

Rigorosum:

1. Berichterstatter: Prof. Dr. R. Leinfelder
2. Berichterstatter: Priv. Doz. Dr. D. Schmid

Tag der mündlichen Prüfung: 16.05.2007

# VORWORT

Der Aufbau der vorliegenden Dissertation entspricht dem einer wissenschaftlichen Publikation mit den Hauptkategorien Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse und Diskussion. Diese Dissertation bietet Antworten auf insgesamt fünf Fragen zur Morphogenese, zum Wachstum und zur Ökologie der modernen Süßwasser-Onkoide der Alz. Die fünf Fragestellungen entwickelten sich mit fortschreitendem Einblick in das Thema. Jedes Unterkapitel im Diskussionsteil geht einer der fünf Fragestellungen nach. Ökologische Parameter bedingen sich gegenseitig und so blieb es nicht aus, dass einige Faktoren zur Lösung mehrerer Fragestellungen beitragen konnten. Um Dopplungen zu vermeiden, wurde an einigen Stellen die Verwendung von Querverweisen notwendig.

Den größten Umfang dieser Arbeit besitzt der Anhangsteil, da hier die Tafeln, Daten, Publikation und der Lebenslauf untergebracht sind. Zur Erklärung der Abkürzungen wurde ein Abkürzungsverzeichnis angelegt. Um die Suche nach Abbildungen zu erleichtern, sind alle Abbildungen in einem Abbildungsverzeichnis mit der entsprechenden Seite aufgelistet.

Da die vorliegende Dissertation zu vielen neuen Erkenntnissen über Onkoide geführt hat, sind Teilergebnisse mit Zustimmung des Betreuers Prof. Dr. R. Leinfelder bereits in einer internationalen Zeitschrift publiziert worden. Diese Publikation ist dem Anhang beigelegt und in der Arbeit zitiert. Aus Gründen der Vollständigkeit und der Vermeidung von Zweisprachigkeit wurde eine übersetzte Zusammenfassung der Publikation als Kapitel in die vorliegende Dissertation eingefügt und als solches gekennzeichnet. Beim Studium dieses Abschnittes gilt es zu beachten, dass dieses Kapitel unter Wahrung des damaligen Wissensstandes in die Dissertation eingegangen ist.

## KURZFASSUNG

In einem Zeitraum von 3 Jahren wurden die Süßwasser-Onkoide der Alz (Chiemgau, Oberbayern) hinsichtlich ihrer Morphogenese, ihres Wachstums und ihrer Ökologie untersucht. Diese Onkoide sind biogen gebildete Kalkknollen und werden als kugelförmige Stromatolithe angesehen. Stromatolithe und Onkoide existieren seit dem Präkambrium. Die Forschung an heute lebenden Onkoiden führt zum erweiterten Verständnis fossiler Onkoide.

Um die Wachstumsprozesse verstehen zu können, wurden die Eigenschaften des Alzwassers hinsichtlich der Nährstoffe und des pH-Wertes analysiert, sowie die biotische Zusammensetzung des Biofilmes und die Morphologie der Onkoide untersucht. Die Grundlagen des Wachstums der Alz-Onkoide umfassen (1) die Präsenz von nahezu konzentrischen Laminae; (2) das Vorhandensein von extrapolymere Substanzen (EPS) innerhalb eines Biofilmes, der hauptsächlich von Cyanobakterien und Diatomeen produziert wird und das ganze Onkoid umhüllt, ausgenommen jener Onkoid-Fläche, die direkt auf dem Flussbodensediment aufliegt; (3) ein geschichtetes, ineinander geschobenes Besiedlungsmuster der Cyanobakterien-Arten, die sowohl ineinander verwoben innerhalb eines äußeren weichen Biofilms als auch in radialer Anordnung innerhalb des teilweise kalzifizierten Biofilmes darunter vorkommen; (4) das Verkalkungsmuster der einzelnen Cyanobakterien-Kolonien; (5) die Präsenz einer onkoidalen Nahrungskette; (6) das Vorkommen von destruktiven Prozessen; (7) das Fehlen von Makro-Algen und höheren Pflanzen aufgrund der Phosphor-Limitierung.

An 28 Querschnitten und 43 Dünnschliffen wurde die Morphogenese der Alz-Onkoide untersucht. Die Entstehung der Mikrostruktur (Strukturen im  $\mu\text{m}$ - bis mm-Bereich) basiert auf (1) den Eigenschaften der Tertiärstruktur der extrazellulären polymerischen Substanz (EPS), (2) der Anordnung, Diversität und Ausprägung cyanobakterieller Verkalkungsmuster, (3) der Organomineralisation und (4) dem Einfluss von Metazoen. Die laminierte Mesostruktur (Strukturen im mm bis cm Bereich) entsteht aufgrund der Etablierung und Kalzifizierung einer cyanobakteriellen „Monokultur“ aus *Leptochaete crustacea*, *Homoeothrix crustacea*, *Schizothrix calcicola*, oder *Calothrix gypsophila*. Das unlaminierte, strukturlose Massenkalk hingegen ist das Produkt einer vielfältig zusammengesetzten, kalzifizierenden Cyanobakterien-Gemeinschaft. Chironomiden-Gänge und in das Karbonat eingewachsene Köcher der Köcherfliegenlarven verursachen die onkoidale Porosität.

Die Kugelförmigkeit der Alz-Onkoide kommt aufgrund von *in-situ* Wachstumsprozessen und des „Sandstrahl“-Effektes der im Wasser suspendierten Sedimentpartikel zustande. Eine rollende Bewegung über das Flussbett ist nicht zu beobachten. Eine hypothetische Möglichkeit, wie die Organismengemeinschaft mit der Phosphat-Limitierung zurecht kommt, ohne dass die Onkoid-aufbauenden Prozesse gestoppt werden, sind *in-situ* Recyclingprozesse und Nahrungsketteneffekte, die einen Teil des Nährstoffbedarfes der Onkoid-aufbauenden Organismen decken. Das Alz-Onkoid ist mit einer Biofilm-Biozönose, einem selbst-produzierten Biotop, einem In- und Output und den vielfältigen ökologischen Interaktionen innerhalb des Biofilmes und zwischen Onkoid und Umwelt als kleines Ökosystem anzusehen.

Die Umweltbedingungen entscheiden über die Präsenz oder die Abwesenheit von Onkoiden auf dem Flussbett. Ein Jahr lang wurden in zwei Flussarmen (A und B) Daten verschiedener ökologischer Parameter des Alz-Wassers erhoben. Die Umweltbedingungen in Flussarm A begünstigen eine Onkoid-Bildung. Abweichungen von diesen Bedingungen werden als Ursache für das Fehlen der Onkoide in Flussarm B diskutiert.

Die Parameter Alkalinität, pH, Konzentrationen an Kalzium und Magnesium, Licht, Sauerstoff und Temperatur in Flussarm A und B sind einander so ähnlich, dass diese Umweltparameter als Ursache für das Fehlen von Onkoiden in Flussarm B ausgeschlossen werden können. In Flussarm B (keine Onkoide) herrscht keine Nährstoff-Limitierung, während in Flussarm A (Onkoide) die Nährstoffe limitiert sind. Obwohl die Nährstoff-Situation für Flussarm B für die Biomasseproduktion günstiger ist als in Flussarm A, findet in Flussarm B keine Onkoid-Bildung statt. Die Geochemie, Nährstoffe und Lichtverhältnisse spielen zwar bei der Regulierung des Onkoid-Wachstums eine wesentliche Rolle, sind jedoch nicht die entscheidenden Instanzen für die Präsenz oder die Abwesenheit von Onkoiden in aquatischen Systemen.

Der Hauptunterschied zwischen beiden Flussarmen ist die Fließgeschwindigkeit. Da die Fließgeschwindigkeit der Ausdruck der physikalischen Transportenergie von suspendiertem Material ist, entscheidet sie über die Korngrößenverteilung der abgelagerten Sedimente. Die geringere Fließgeschwindigkeit in Flussarm B (keine Onkoide) führt zur Ablagerung von Korngrößen zwischen 0,355 mm und  $> 0,25$  mm, während die schnellere Fließgeschwindigkeit in Flussarm A (Onkoide) zu einer Dominanz der Korngrößen zwischen  $< 4$  mm bis 0,355mm führt. Da die Zusammensetzung der Korngrößen von Sedimenten die Zusammensetzung der darauf siedelnden Organismengemeinschaft reguliert, ist die Fließgeschwindigkeit eine Ursache für das Ausbleiben der Onkoid-Bildung in Flussarm B. Die zweite Ursache ist das Ausbleiben einer initialen cyanobakteriellen Besiedlung auf vorhandenen Nuklei, da alle potentiellen Nuklei in Flussarm B aufgrund der geringen Fließgeschwindigkeit während des gesamten Jahres sedimentbedeckt sind. Erst bei Fließgeschwindigkeiten von mehr als 0,53 m/s und über einen längeren Zeitraum (3 Monate) kann die Sedimentbedeckung der potentiellen Nuklei abgetragen werden, um für die cyanobakterielle Besiedlung zur Verfügung stehen zu können. Solange die Fließgeschwindigkeit den geforderten Wert von 0,53 m/s über einen langen Zeitraum unterschreitet, bleibt die Onkoid-Bildung in Flussarm B aus.

Die Alz wird aus dem Oberflächenwasser des Chiemsees gespeist. Ihre Fließgeschwindigkeit hängt direkt mit dem Wasserstand des Chiemsees zusammen. Ein progressiv abnehmender Wasserstand des Chiemsees führt zur Verringerung der Fließgeschwindigkeit und zum Niedergang der Alz-Onkoide.

Das gehäufte Vorkommen von modernen Süßwasser-Onkoiden im Oberlauf der Alz begründet sich nicht nur mit den geeigneten abiotischen Umweltbedingungen, sondern auch mit der Präsenz und den Eigenschaften eines cyanobakteriell dominierten Biofilms. Die Tatsache, dass dieser Biofilm während des gesamten Jahres präsent ist und eine entscheidende Rolle in der Karbonatfällung spielt, stellt die Frage nach einem ganzjährigen Wachstum.

Auf der Basis der Hays-Grossman-Gleichung (1991) und der Zusammensetzung der stabilen Sauerstoff-Isotopen ( $\delta^{18}\text{O}$ ) sowohl aus dem Onkoid-Kalzit als auch aus dem Flusswasser über einen Zeitraum von Juni 2004 bis Juni 2005 wurden rekonstruierte Wassertemperaturen mit tatsächlich gemessenen Wassertemperaturen verglichen. Aus diesem theoretisch errechneten Ansatz ergibt sich eine Wachstumsperiode zwischen Mai und Oktober für ein typisches Jahr. Einen direkten Nachweis dieser Erkenntnis kann allerdings nur ein Wachstumsexperiment liefern.

Für das Wachstumsexperiment wurden insgesamt 15 Quarzit-Nuklei im Verlauf eines Jahres in die Alz ausgelegt. Dieses Experiment gab nicht nur Auskünfte über die Wachstums- und Kalzifizierungsperiode, sondern auch Informationen über die Mechanismen des *in-situ* Wachstums, des cyanobakteriellen Besiedlungsmusters, die Kalzifizierungsrate und das Alter der Alz-Onkoide. Zwischen März und September findet eine cyanobakterielle Neubesiedlung der Nuklei statt.

Eine winterliche Sedimentschicht, die die Nuklei von Dezember bis März vollständig abdeckt, verhindert zwar eine weitere Besiedlung allochthoner Cyanobakterien, ermöglicht jedoch eine progressive Vermehrung autochthoner Cyanobakterien, die sich bereits vor der Sedimentbedeckung auf dem Nukleus etabliert hatten. Die Produktion von Karbonaten im cyanobakteriellen Biofilm bleibt dem Sommer vorbehalten. Im Winter erfolgt die weitere Verhärtung der im Sommer ausgefallten Kalke. Die ökologische Bedeutung dieser fortschreitenden Besiedlungs- und Aushärtungsprozesse unter der winterlichen Sedimentbedeckung liegt in der Feststellung, dass Onkoide auf eine temporäre Sedimentbedeckung von drei Monaten durchaus tolerant reagieren, jedoch eine permanenten Sedimentbedeckung durchs Jahr hinweg nicht bewältigen.

Die Kalzifizierung der Cyanobakterien-Kolonien setzt nicht unmittelbar nach ihrer Besiedlung ein, sondern mit einer Verzögerung von circa zwei Monaten. Die Kombination aus allochthoner Neubesiedlung und autochthoner Vermehrung erreicht zwar, dass die cyanobakterielle Besiedlung ganzjährig progressiv verläuft, das Besiedlungsmuster auf der Oberfläche erfolgt jedoch heterogen. Die strömungsexponierten Seiten sind stärker besiedelt und kalzifiziert als die zentrale Oberseite und Unterseite. Prinzipiell findet die Besiedlung der Nukleus-Unterseite verzögert statt. Die Cyanobakterien-Kolonien der Oberseite besiedeln nach und nach die Seiten und schließlich die Unterseite des Onkoids. Genau dieses initiale Besiedlungsmuster der experimentell ausgelegten Nuklei spiegelt exakt die interne Morphologie von natürlich wachsenden Alz-Onkoiden wider. Damit ist nicht mehr zu widerlegen, dass die Mehrzahl der Alz-Onkoide *in-situ* wächst, ohne jegliche rollende Bewegungen über das Flussbett.

Der Versuch, das absolute Alter der Alz-Onkoide über die Kalzifizierungsraten an der strömungsexponierten Seite und an der zentralen Oberseite zu bestimmen, ergab kein zufriedenstellendes Ergebnis. Aufgrund der heterogenen Besiedlungsstrategie der Cyanobakterien unterliegt eine Onkoid-Oberfläche von Natur aus verschiedenen Kalzifizierungsraten, je nach Position zur Strömung und zum Licht. Die Verwendung einer durchschnittlich ermittelten Kalzifizierungsrate ist daher nicht die geeignete Methode, um ein glaubwürdiges absolutes Onkoid-Alter auf der Basis der gefällten Karbonatmenge zu errechnen. Die durchgeführte Altersbestimmung ermöglicht nur die Aussage, dass die Alz-Onkoide nicht fossil sind.

# ABBILDUNGSVERZEICHNIS

Abbildung 01	Karte	17
Abbildung 02	Nuklei	23
Abbildung 03	Verteilung des zoologischen Bestandes	27
Abbildung 04	Metazoa-Onkoid-Größe-Diagramm	28
Abbildung 05	XRD	28
Abbildung 06	Säureunlösliche Rückstände	29
Abbildung 07	Nitrat (August 2003-November 2003)	30
Abbildung 08	Nitrat (Juni 2004-September 2005)	30
Abbildung 09	Phosphat	31
Abbildung 10	Sulfat	31
Abbildung 11	Sauerstoff	32
Abbildung 12	pH (August 2003-November 2003)	32
Abbildung 13	pH (Juni 2004-September 2005)	33
Abbildung 14	Magnesium	33
Abbildung 15	Kalzium	34
Abbildung 16	Alkalinität	34
Abbildung 17	Kalziumkarbonat	35
Abbildung 18	°d KH	35
Abbildung 19	Attenuation	36
Abbildung 20	Fließgeschwindigkeit	36
Abbildung 21	Schwebstoffe	37
Abbildung 22	Wassertemperatur	37
Abbildung 23	Korngrößenverteilung	38
Abbildung 24	rekonstruierte und reale Wassertemperaturen	39
Abbildung 25	Wassertemperatur 1993	39
Abbildung 26	Wassertemperatur 1983	40
Abbildung 27	Sommerperiode	40
Abbildung 28	Zusammenfassung der Wachstumsperiode	44
Abbildung 29	Altersabweichung	45
Abbildung 30	Alter-Größe-Diagramm	46
Abbildung 31	Stratifizierung der Onkoid“rinde“	61
Abbildung 32	Ökosystem-Modell	66
Tafel 01	Makrostruktur	III
Tafel 02	Querschnitte der Alz-Onkoide 1	V
Tafel 03	Querschnitte der Alz-Onkoide 2	VII
Tafel 04	Querschnitte der Alz-Onkoide 3	IX
Tafel 05	REM Muster	XI
Tafel 06	REM Kalzifizierung	XIII
Tafel 07	Palisaden-Kalzifizierungsmuster	XV
Tafel 08	Laminierung	XVII
Tafel 09	Metazoen-Einfluss	XIX
Tafel 10	Kalzifizierungsmuster	XXI
Tafel 11	Morphologische Charakteristika	XXIII
Tafel 12	die 4 häufigsten Kalzifizierungsmuster	XXV
Tafel 13	Kalzifizierung lebender Cyanobakterien	XXVII
Tafel 14	fotoautotrophe Organismen	XXIX
Tafel 15	häufigste Metazoa	XXXI
Tafel 16	deutliche Kalzifizierung	XXXIII
Tafel 17	Kalzifizierung der Oberseite	XXXV
Tafel 18	Wintersituation: dicke Sedimentbedeckung	XXXVII
Tafel 19	Schwarzfärbungen und kalzifizierte Kolonien	XXXIX
Tafel 20	Zustand nach Abrasion der Sedimentbedeckung	XLI
Tafel 21	nicht kalzifizierte Unterseite	XLIII
Tafel 22	Kalzifizierung und Sulfatreduktion	XLV
Tafel 23	Ausbreitung der Cyanobakterien	XLVII

Tafel 24	keine Besiedlung	XLIX
Tafel 25	winterliche Sedimentbedeckung und Zustand darunter	LI
Tafel 26	keine Besiedlung	LIII
Tafel 27	fortgeschrittene Besiedlung und Kalzifizierung	LV
Tafel 28	winterliche Sedimentbedeckung	LVII
Tafel 29	Feinsand im Frühling	LIX
Tafel 30	Cyanobakterien-Kolonien und flächige Sedimentation	LXI
Tafel 31	bis März keine cyanobakterielle Besiedlung	LXIII
Tafel 32	März bis Juni: cyanobakterielle Besiedlung	LXV
Tafel 33	dichtere Besiedlung an strömungsexponierten Stellen	LXVII
Tafel 34	Kalzifizierungszustand innerhalb von 2 Monaten	LXIX
Tafel 35	Altersbestimmung 1	LXXI
Tafel 36	Altersbestimmung 2	LXXIII

## ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS

AAS	Atomabsorptionsspektrometer
DIC	Dissolved Inorganic Carbon
DOM	Dissolved Organic Matter
EPS	extrazelluläre polymerische Substanz
FISH	Fluoreszenz In Situ Hybridisierung
GISP	Greenland Ice Sheet Precipitation
IAEA	International Atomic Energy Agency
IC	Ionenchromatograph
N:P	Stickstoff zu Phosphor Verhältnis
pCO <sub>2</sub>	Partialdruck des Kohlendioxids
POM	Particulate Organic Matter
REM	Rasterelektronenmikroskop
SLAP	Standard Light Antarctic Precipitation
SMOW	Standard Mean Ocean Water
SS-Type	sphaerical stromatolite Type
Tab.	Tabelle
TU	Technische Universität
V-PDB	Vienne-PeeDee Belemnite
V-SMOW	Vienne-Standard Mean Ocean Water
WDEM	Widefield Dekonvolutions Epifluoreszenz Mikroskopie
XRD	X-ray Diffraction = Röntgen Diffraktometrie

# INHALTSVERZEICHNIS

Vorwort	a
Kurzfassung	b
Abbildungsverzeichnis	c
Abkürzungsverzeichnis	d
<b>1. Einleitung und Fragestellungen</b>	<b>13</b>
<b>2. Material und Methoden</b>	<b>17</b>
2.1 Untersuchungsgebiet	17
2.2 Wasserproben	18
2.3 Fließgeschwindigkeit	19
2.4 Lichtmessungen	19
2.5 Bestimmung der Schwebstoff-Konzentrationen	19
2.6 Bestimmung der Korngröße	19
2.7 Probennahme und Bearbeitung der Onkoide	19
2.8 Untersuchungen der stabilen Sauerstoff-Isotope	20
2.8.1 $\delta^{18}\text{O}_{\text{Onkoid}}$	21
2.8.2 $\delta^{18}\text{O}_{\text{Wasser}}$	21
2.9 Temperatur-Rekonstruktionen	21
2.10 Röntgen-Diffraktometrie	22
2.11 Durchführung des Wachstumsexperimentes	22
<b>3. Ergebnisse</b>	<b>24</b>
3.1 Onkoid-Struktur	24
3.2 Organismen	26
3.3 Röntgen-Diffraktometrie	28
3.4 Säureunlöslicher Rückstand	28
3.5 Wasserbedingungen	29
3.5.1 Nitrat-Konzentrationen	29
3.5.2 Phosphat-Konzentrationen	30
3.5.3 N:P-Verhältnis	31
3.5.4 Sulfat-Konzentrationen	31
3.5.5 Sauerstoff-Konzentrationen	32
3.5.6 pH-Wert	32
3.5.7 Magnesium-Konzentrationen	33
3.5.8 Kalzium-Konzentrationen	33
3.5.9 Alkalinität	34
3.5.10 Konzentrationen an Kalziumkarbonat	34
3.5.11 Deutsche Karbonathärtegrade	35
3.5.12 Lichtmessung-Attenuation	36
3.5.13 Fließgeschwindigkeit	36
3.5.14 Schwebstoff-Konzentrationen	36
3.5.15 Temperatur	37
3.6 Korngrößenverteilungen	37
3.7 Stabile Sauerstoff-Isotopen und Temperatur-Rekonstruktionen	38
3.8 Ergebnisse des Wachstumsexperimentes	41
3.8.1 Zustand der im April 2005 ausgelegten Nuklei	41

3.8.2	Zustand der im September 2005 ausgelegten Nuklei	42
3.8.3	Zustand der im Oktober 2005 ausgelegten Nuklei	42
3.8.4	Zustand der im Dezember 2005 ausgelegten Nuklei	43
3.8.5	Zustand der im März 2006 ausgelegten Nuklei	43
3.8.6	Zustand der im April 2006 ausgelegten Nuklei	43
3.8.7	Zusammenfassende Hauptergebnisse des Wachstumsexperimentes	43
3.8.8	Kalzifizierungsraten	44
3.8.9	Alter	45
<b>4.</b>	<b>Diskussion</b>	<b>47</b>
4.1	Die Morphogenese der modernen Süßwasser-Onkoide aus der Alz	47
4.1.1	Mikrostruktur	47
4.1.2	Mesostruktur	54
4.1.3	Makrostruktur	57
4.2	Onkoide aus der Alz: kleine Ökosysteme in einer Phosphor-limitierten Umwelt (übersetzte Zusammenfassung der Publikation)	58
4.2.1	Organismenbestand	59
4.2.2	Effekte eines hohen N:P-Verhältnisses	63
4.2.3	Nahrungsnetz der Alz-Onkoide	64
4.3	Die Fließgeschwindigkeit als entscheidender Umweltfaktor für die Onkoid-Bildung	66
4.4	Der Wachstumszeitraum der Alz-Onkoide	70
4.5	Experimentelle Untersuchungen zur Besiedlungsstrategie, Wachstumsperiode, Kalzifizierungsraten und Alter der Süßwasser-Onkoide der Alz	72
4.5.1	Wachstum und Wachstumsperiode	72
4.5.2	Jährliche Kalzifizierungsraten und Alter der Alz-Onkoide	76
<b>5.</b>	<b>Schlussfolgerungen</b>	<b>78</b>
<b>6.</b>	<b>Ausblick</b>	<b>81</b>
<b>7.</b>	<b>Danksagung</b>	<b>82</b>
<b>8.</b>	<b>Literatur</b>	<b>83</b>
<b>9.</b>	<b>Anhang</b>	<b>I</b>
	Tafeln	II
	Daten	LXXIV
	Publikation	LXXIX
	Lebenslauf	XCVII

# 1. EINLEITUNG UND FRAGESTELLUNGEN

Onkoide (onchos = griech. „die Knolle“) sind rundliche und unbefestigte Stromatolithe (LOGAN et al. 1964), deren Bildung auf die Tätigkeit von Cyanobakterien zurückgeführt wird. Cyanobakterielle Gemeinschaften sind biotische Systeme, die in Biofilmen organisiert sind und die Erde vom Frühen Proterozoikum (2300 Mio Jahre) bis zum Ende des Neoproterozoikums (542 Mio Jahre) dominierten. In dieser Zeit verwandelten die cyanobakteriellen Gemeinschaften die Erdoberfläche und legten den Grundstein für die Evolution der heutigen Biosphäre. Untersuchungen an rezenten cyanobakteriellen Gemeinschaften ermöglichen daher immer einen Blick in die Vergangenheit. Cyanobakterielle Gemeinschaften, die sich nicht nur aus primärproduktiven Cyanobakterien, sondern auch aus destruktiven Bakterien zusammensetzen, haben nicht nur trotz aller Umweltveränderungen bis heute überlebt (ZAVARZIN 2003), sondern sind aufgrund ihrer Fähigkeit zu mineralisieren für die Bildung mikrobieller Sedimente (RIDING & AWRAMIK 2000) und zahlreicher geologischer Strukturen verantwortlich (COSTERTON & STOODLEY 2003) und gelten daher sogar als Baumeister.

Organosedimentäre Ablagerungen, die von einer benthischen Mikrogen-Gemeinschaft produziert werden und mit detritischen oder chemischen Sedimenten interagieren, werden Mikrobialithe genannt (BURNE & MOORE 1987). Wenn auch selten so bezeichnet (z.B. LEINFELDER & SCHMID (2000)), handelt es sich bei einem Großteil der Onkoide um Mikrobialithe. Seit ihrer Entdeckung durch HEIM (1916) haben Onkoide das Aufsehen vieler Wissenschaftler erregt. Ihre Bedeutung erlangten Onkoide als Indikatoren für ein flaches, turbulentes Milieu. Immer wieder richtete sich dabei die Aufmerksamkeit auf die onkoidale Architektur. Die Entstehung der kugelförmigen Makrostruktur kann einerseits auf eine rollende Bewegung zurückgeführt werden, bei der die Drehung eine allseitige Belichtung für einen gleichmäßigen cyanobakteriellen Bewuchs ermöglicht, aus dem im Fall einer Kalzifizierung konzentrische Laminae hervorgehen (DAHANAYAKE 1977, LOGAN et al. 1964). Andererseits wurde in vielen Studien auch ein *in-situ* Wachstum in Betracht gezogen (DAHANAYAKE et al. 1985, JONES & WILKINSON 1978, LEINFELDER & HARTKOPF 1988, LEINFELDER & HARTKOPF-SCHRÖDER 1990).

Auf welche Weise das Wachstum auch stattfindet, die daraus resultierende Ausbildung der Mesostruktur von Onkoiden wird vorwiegend genutzt, um Klassifikationen vorzunehmen (DAHANAYAKE 1977, LOGAN et al. 1964), die zur Rekonstruktion von Umweltbedingungen herangezogen werden können (PERYT 1981). Gehäuftes Interesse wird den auffälligen filamentösen Kalzifizierungsmustern der Mikrostruktur entgegen gebracht (PERYT 1981, RICHTER & SEDAT 1983, RIDING 1983, WRIGHT 1983). Einen Überblick über verschiedene filamentöse Kalzifizierungsmuster gibt LEINFELDER (1985). Dominiert ein Muster, wird seine Bezeichnung sogar als Beinamen verwendet, wie z.B. „*Girvanella*-Onkoide“ (PERYT 1981). Das spiegelt die Bedeutung wider, die auffälligen Kalzifizierungsmustern beigemessen wird.

Doch die Struktur von Onkoiden, ob fossil oder modern, setzt sich nicht nur aus auffälligen Kalzifizierungsmustern zusammen. Bisher existiert keine Studie, die die Morphogenese von Onkoiden auf der Basis einer Gleichgewichtung aller morphologischen Merkmale erklärt. Im Gegensatz zu den modernen Onkoiden der Amper sind die modernen Süßwasser-Onkoide der Alz dafür die geeigneten Studienobjekte, weil sie in Bildung begriffen sind und die Auswirkungen des aktuellen Wachstums sichtbar sind (OTT 1980, ROTT 1991).

Die Alz-Onkoide sind sphärische drei-dimensionale Systeme aus Kalziumkarbonat, in denen das Zusammenspiel von abiotischen und biotischen Umweltbedingungen strukturierte Räume

schaft, die eine Kommunikation zwischen Organismen und ihrer Umwelt ermöglichen (HÄGELE et al. 2006). Diese strukturierten Räume können sich auf die Architektur der Onkoide auswirken, denn biogen vermittelte Kalzifizierungen sind weder einheitlich noch spezifisch (DECHO & KAWAGUCHI 2003), sondern Ergebnisse aus der Interaktion zwischen Organismen mit ihrer Umwelt. Moderne Süßwasser-Onkoide sind deshalb auch besonders geeignete Objekte für das Verständnis von Kalzifizierungsprozessen und Sedimentstrukturen fossiler Mikrobialithe, weil sie ihre Existenz einem Biofilm zu verdanken haben, dem frühesten bekannten Kalzifizierungssystem der Erdgeschichte. Die Mikroorganismen sind in einer Matrix aus extrazellulären polymerischen Substanzen (EPS) suspendiert (HÄGELE et al. 2006). Diese EPS-Matrix strukturiert den mikrobiellen Biofilm und trägt schließlich dazu bei, dass die Kalzifizierungsprodukte, die aus den zahlreichen biologischen und geochemischen Prozesse dieses Biofilms entstehen, strukturiert werden (DECHO & KAWAGUCHI 2003).

**Ein** Ziel dieser Arbeit ist die Aufklärung der strukturell komplex zusammengesetzten Innenarchitektur der Alz-Onkoide. Bei der Erörterung dieses Ziels sollen die Argumente aus der einschlägigen Literatur zusammengetragen und diskutiert werden, die für die Alz-Onkoide verwendbar sind, um zu erklären, warum die Struktur eines Alz-Onkoids so aussieht, wie sie aussieht. Dabei wird der Fokus nicht auf besonders auffällige Kalzifizierungsmuster gelegt. Vielmehr steht die Gesamtheit der Strukturen einschließlich Mustern, Lücken, Löchern, Anordnungsvariationen und deren Zustandekommen in verschiedenen Größenskalen im Mittelpunkt. Der innovative Charakter dieser ersten Zielsetzung besteht darin, dass zum ersten Mal überhaupt die überaus komplexe Onkoid-Morphogenese am Beispiel der Alz-Onkoide ganzheitlich sichtbar gemacht wird und nicht nur auf die Präsenz verschiedener, auffälliger Kalzifizierungsmuster reduziert wird. Nur wenn die gesamte Morphologie berücksichtigt wird, ergibt sich ein vollständiges Bild der Onkoid-Genese und kann als Grundlage für die Entwicklung von Merkmalen zur Rekonstruktion von Paläo-Umwelten dienen.

Moderne Onkoide kommen in verschiedenen Milieus vor, die von marinen Bedingungen bis zum Süßwasser reichen. PENTECOST & WHITTON (2000) definieren Onkoide als runde und konzentrische Travertin-Kugeln, die in kalkreichen Flüssen vorkommen und von einer Vielfalt von Cyanobakterien besiedelt sind. Aufeinander folgende Laminae wachsen um einen Kern (z.B. Schalen, Pflanzen-Bruchstücke, Fluss-Gerölle) sowohl als Antwort auf ein karbonatgesättigtes Milieu (KILE et al. 2000) als auch auf den Entzug von Kohlenstoffdioxid während der Photosynthese von Algen und Mikroorganismen (SCHÄFER & STAPF 1978, MONTY 1981, RICHTER & SEDAT 1983, RIDING 1983, WRIGHT 1983). Gelegentliches bis häufiges Drehen der Onkoide durch Wasserbewegungen wird im Allgemeinen als ursächlich für die runde Gestalt und die Ausbildung von gleichmäßigen und konzentrischen Laminae angesehen (BATHURST 1975, TUCKER & WRIGHT 1990, FLÜGEL 2004). Die Präsenz von Onkoiden in sedimentären Abfolgen wird daher als Indikator für höhere Wasserenergien oder zeitweilige Turbulenzen, die zur häufigen Drehung der Onkoide führen, angesehen (LOGAN et al. 1964, FLÜGEL 1978, 2004). Während in vielen Fällen das gelegentliche Drehen eine wesentliche Rolle spielt, ist es jedoch auch möglich, dass Onkoide *in-situ* wachsen, d.h. ohne umgedreht zu werden, eine ausreichende Lichteinstrahlung für ihr Wachstum vorausgesetzt (PIA 1933, GOLUBIC & FISCHER 1975, LEINFELDER & HARTKOPF 1988, HARTKOPF-FRÖDER et al. 1989, LEINFELDER & HARTKOPF-FRÖDER 1990). Ungeachtet dessen, ob das Wachstum von Onkoiden an den Rollprozess gebunden ist oder nicht: Onkoide werden größtenteils als „mikrobielle Blackbox“ angesehen, in der die mikrobielle Kalzifizierung immer dann stattfindet, wenn die physikalisch-chemischen Bedingungen die Kalzifizierung mikrobieller Substanzen ermöglichen.

Das **zweite Ziel** dieser Arbeit ist es, den Blick von der bloßen mikrobiellen Beteiligung in Richtung eines ganzheitlichen Verständnisses der Onkoid-Ökologie auszuweiten und die ökologischen Beziehungsgefüge eines Onkoids sichtbar zu machen.

Im Proterozoikum waren cyanobakterielle Mikrobialithe im flachmarinen Milieu weit verbreitet (KEMPE et al. 1991, KENNARD & JAMES 1986, SHEEHAN & HARRIS 2004). Heute ist ihre Bildung auf einige marine, aber vor allem auf limnische Schauplätze beschränkt. Diese Restriktion resultierte aus der Änderung der marinen Wasserchemie durch die Zeit hindurch (PENTECOST & RIDING 1986, KEMPE & DEGENS 1985). Die Bildung von Mikrobialithen beruht auf der Zusammensetzung geeigneter aquatischer Umweltbedingungen (PENTECOST & RIDING 1986). Die Bedeutung der einzelnen Umweltparameter für die Bildung von Mikrobialithen ist allerdings nach wie vor Gegenstand der Diskussion (KEMPE & KAZMIERCZAK 1990, GROTZINGER 1990, KNOLL et al. 1993, GROTZINGER & KNOLL 1995). Das Vorkommen von Onkoiden in der Alz signalisiert geeignete ökologische Bedingungen für ein mikrobialithisches Wachstum. Nichtsdestotrotz existieren fluviatile Streckenabschnitte der Alz, die keine Onkoide aufweisen. Daraus ergeben sich Fragen nach den für die Onkoid-Bildung essentiellen Umweltfaktoren und nach den Gründen für das Ausbleiben der Onkoid-Bildung in solchen Flussabschnitten.

Das **dritte Ziel** der Arbeit ist ein Vergleich der charakteristischen Umweltparameter eines Flussabschnittes A, in dem eine Onkoid-Bildung begünstigt wird, mit den charakteristischen Umweltbedingungen eines Flussabschnitt B, in dem die Onkoid-Bildung ausbleibt. Mit Hilfe der Unterschiede in den Umweltparametern soll erarbeitet werden, welche Bedingungen die Onkoid-Bildung in Flussabschnitt B unterdrücken.

Die onkoidalen Bildungsmechanismen sind von anhaltendem wissenschaftlichen Interesse. Die meisten Studien konzentrieren sich auf das Milieu und die räumliche Verteilung, die internen morphologischen Teilcharakteristika und die sedimentären Muster, die vorherrschenden physikalischen und chemischen Bedingungen, die biologischen Einflüsse und die Wachstumsmuster (DAVAUD & GIRARD-CLOS 2001; GARCIA-PICHEL et al. 2004; HARTKOPF-FRÖDER et al. 1989; HERBIG 1994; JONES AND WILKINSON 1978; LEINFELDER 1985; LEINFELDER & HARTKOPF-FRÖDER 1990; ROTT 1991; SCHÄFER & STAPF 1978). Ihre Nützlichkeit für die Paläontologie als Klima-Anzeiger blieb größtenteils unbeachtet. Da Onkoide im fossilen Bestand des Phanerozoikums lokal häufig sind (RIDING 1983), sind sie interessant als Proxy-Indikatoren für die Rekonstruktion der Paläoumwelt. Onkoide können besonders aussagekräftig im Hinblick auf die Abschätzung der Paläotemperatur sein, deren Rekonstruktion im Allgemeinen auf zwei Parametern beruht,  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Karbonat}}$  und  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Wasser}}$ . Jedoch fehlen die direkten  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Wasser}}$  Daten in der fossilen Überlieferung. Demzufolge liefern Informationen über das Wachstum von rezenten Onkoiden und ihre Beziehung zur Wassertemperatur Hinweise für ein vollständigeres Verständnis fossiler Onkoide und ihrer Beziehung zur Paläotemperatur. Temperatur-Signale, die im Kalziumkarbonat enthalten sind, spiegeln die Isotopen-Fraktionierung zwischen Wasser und dem gelösten anorganischen Kohlenstoff (DIC) im umgebenden Wasser wider (CLARK & FRITZ 1997). Es ist bekannt, dass eine spezifische funktionale Abhängigkeit zwischen  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Karbonat}}$  und  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Wasser}}$  Temperatur-Signale abbildet (UREY 1947, EMILIANI 1954; MORSE & MACKENZIE 1990). Ferner hat die Sauerstoffisotopen-Geochemie von fossilen und rezenten Organismen demonstriert, dass sie ein brauchbares Werkzeug zur Rekonstruktion von Paläotemperaturen darstellt (e.g. WEFER & BERGER 1991 SCHÖNE et al. 2002, IHLENFELD et al. 2003).

Wie bereits erwähnt, kamen Onkoide in der geologischen Vergangenheit vorwiegend im flachmarinen Milieu vor und sind erst seit dem Känozoikum häufiger im Süßwasser anzutreffen (FLÜGEL 2004; RIDING 2004). Dennoch ist die Verwendung von Erkenntnissen an modernen Süßwasser-Onkoiden auf fossile marine Onkoide anwendbar, denn im Hinblick auf die Morphologie sind die modernen Süßwasser-Onkoide den fossilen marinen viel ähnlicher, als die modernen marinen Onkoide den fossil marinen (MONTY 1981).

Die Tatsache, dass die Alz-Onkoide ganzjährig mit einem vitalen Biofilm ausgestattet sind, wie auch von KÜHL et al. (2003) berichtet wird, wirft die Frage auf, ob eine ganzjährige cyanobakterielle Besiedlung auch eine ganzjährige Fällung von Kalziumkarbonat ermöglicht und auf diese Weise ein ganzjähriges Wachstum der Alz-Onkoide stattfindet. Da das Wachsen eines Onkoids unter natürlichen Bedingungen makroskopisch nicht wahrgenommen werden kann, ist die Rekonstruktion der Wassertemperatur zur Zeit der Onkoid-Bildung ein hilfreiches Mittel, um sich dem Problem anzunähern. Bisher hat sich nur eine Studie diesem Aspekt gewidmet (ANDREWS et al. 1997). In ihrer Arbeit werden  $\delta^{18}\text{O}$  Werte und Temperatur-Daten verwendet, um die Wachstumsperiode von Süßwasser-Onkoiden zu veranschaulichen und zu bestimmen. ANDREWS et al. (1993) haben festgestellt, dass die cyanobakterielle Karbonatfällung, obwohl organisch beeinflusst, annähernd den Regeln der anorganischen Karbonat-Gleichgewichtsschemie hinsichtlich der stabilen Isotopen entspricht. Auf dieser Grundlage ist anzunehmen, dass das chemische Signal des Umgebungswassers, welches im Onkoid-Karbonat konserviert wurde, während der Fällung weitestgehend unverändert blieb. Auch WEFER & BERGER (1991) zeigen, dass der „Vitaleffekt“ keinen signifikanten Einfluss auf  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Karbonat}}$  Werte hat. Damit liefern sie die Unterstützung für die Tauglichkeit dieser Proxies hinsichtlich der biologisch vermittelten Karbonate moderner Alz-Onkoide für die Rekonstruktion von Umweltbedingungen.

Das **vierte Ziel** dieser Arbeit ist einerseits die Bestimmung der onkoidalen Wachstumsperiode mit Hilfe von Temperatur-Rekonstruktionen anhand der Zusammensetzung stabiler Sauerstoff-Isotope und andererseits die Schaffung einer Plattform, mit deren Hilfe der Weg für den Einsatz von Onkoiden als Klima-Indikatoren freigegeben werden soll.

Auch wenn die Struktur von mikrobiellen Sedimenten ihre Sedimentationsgeschichte widerspiegelt (FLÜGEL 2004) und eine regelmäßige Laminierung dazu verwendet werden kann, um das absolute Alter von Stromatolithen und Onkoiden festzustellen (PAULL et al. 1992), vergleichbar mit der Warven- oder Dendrochronologie, erlaubt die komplexe interne Strukturierung der Alz-Onkoide (Kapitel Morphogenese) weder eine vertrauenswürdige Bestimmung des Alters noch eine Enthüllung der Wachstumsperiode oder Wachstumsgeschwindigkeit auf der Basis der Strukturierung. Eine Möglichkeit zur Beantwortung dieser Fragen ist die Durchführung eines Wachstumsexperimentes unter natürlichen Bedingungen. Ein Wachstumsexperiment liefert darüberhinaus unterstützende Hinweise auf das *in-situ* Wachstum, die Ursachen der Strukturierung, die Muster der cyanobakterielle Besiedlung, die Kalzifizierungsrate und das Alter der Alz-Onkoide.

Da moderne Alz-Onkoide eine imposante Größe von bis zu mehreren Dezimetern erreichen können, ist die Frage nach dem Alter besonders spannend. Die Altersbestimmungen, die ROTT (1991) mit Hilfe der Pb-210 Methode und ZWINGERS (2003) unter Zuhilfenahme der onkoidalen Laminierung an Alz-Onkoiden durchgeführt haben, zeigen Abweichungen voneinander. Eine Bestimmung des Alters anhand der Mächtigkeit des abgelagerten onkoidalen Karbonates und der experimentell ermittelten Kalzifizierungsrate ist eine dritte Möglichkeit, sich der Antwort auf die Altersfrage der Alz-Onkoide anzunähern.

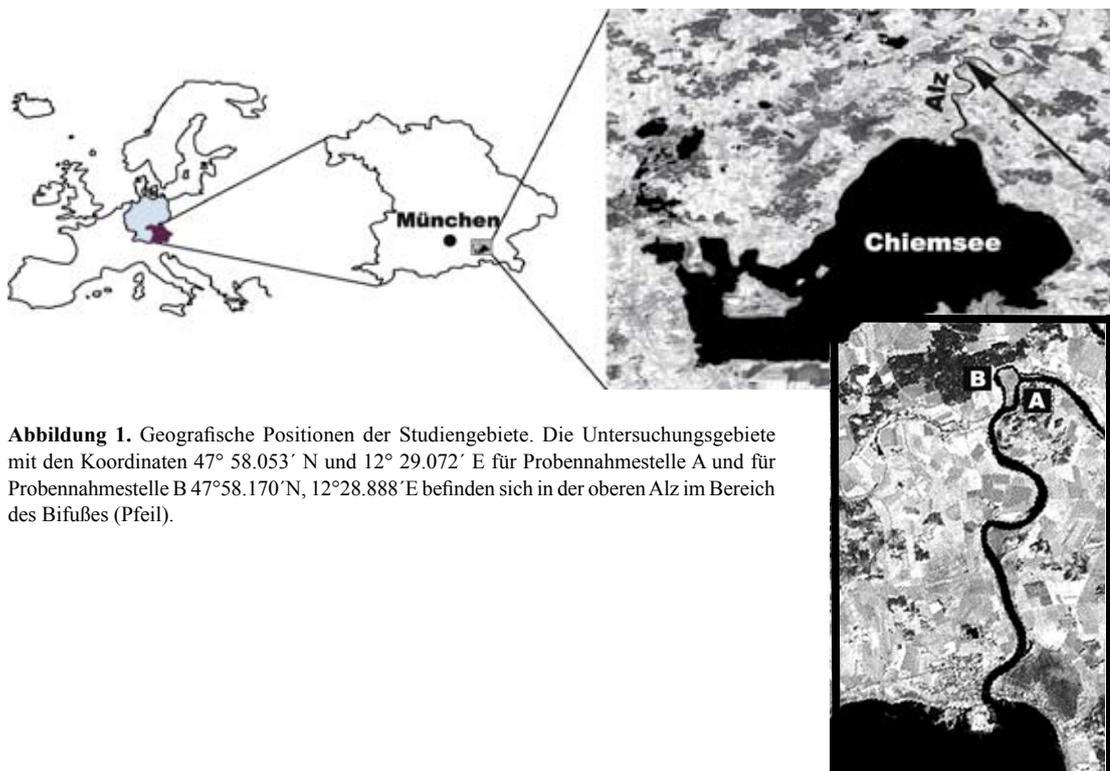
Das **fünfte Ziel** dieser Arbeit ist, mit Hilfe eines Wachstumsexperimentes unter geeigneten natürlichen Bedingungen, Fragen bezüglich der Wachstumsperiode und Wachstumsgeschwindigkeit sowie des cyanobakteriellen Besiedlungsmusters, der Strukturierung und des Alters beantworten zu können.

## 2. MATERIAL UND METHODEN

### 2.1 Untersuchungsgebiet

Die sommerwarme Alz (Länge: 63 km), der nördliche Abfluss des Chiemsees (517 m üNN) und ein Zufluss des Inn-Donau-Systems, wird im Hinblick auf die Gewässergüte als leicht belastet (Wasserqualität II) eingestuft und durchquert das Alpen-Vorland. Das Untersuchungsgebiet liegt im Bereich des Bifußes (Abb. 1) der oberen Alz zwischen Truchtlaching und Pullach und fließt durch das Verlandungsgelände des älteren Würm-eiszeitlichen Chiemseebeckens, das an den Nagelfluhwänden der Riß-Eiszeit bei Altenmark endet (PECHLANER 1982). Das durchschnittliche Gefälle der oberen Alz zwischen Chiemseeabfluss und Truchtlaching beträgt 4 ‰ (PECHLANER 1982). Das Fluss-Sediment der obersten 7 km Fließstrecke besteht zu mehr als 50 % aus verfestigten Karbonatbänken und Onkoiden (MELZER 1982; ROTT 1991). Im Bereich des Bifußes teilt sich der Fluss in zwei Arme, die regelmäßig beprobt wurden. Die Probennahmestelle im Flussarm A befindet sich an den geografischen Koordinaten: 47°58.053'N, 12°29.072'E und ist durch die Präsenz von Onkoiden charakterisiert. An der Probennahmestelle A ist der Fluss ungefähr 25 m breit und zwischen 1,3 m und 4,0 m tief. Das Flussbett-Sediment ist reich an Sand und Silt und enthält tillitisches Material verschiedener Korngrößen aus dem Würm-Glazial. Die Onkoide entwickeln sich auf dem fluviatilen Sediment und kommen besonders häufig in der Mitte des Flussbettes vor. Dort sind die Onkoide generell größer und dichter gepackt als in Flussrandnähe. Während der gesamten Probennahmezeit befanden sich die Onkoide mindestens in einer Wassertiefe von 1 m. Die Probennahmestelle im Flussarm B befindet sich an den geografischen Koordinaten: 47°58.170'N, 12°28.888'E. Im Flussarm B fehlten Onkoide völlig. An der Probennahmestelle B ist die Alz ca. 28 m breit und zwischen 0 m und 5,0 m tief.

Alle Untersuchungen fanden zwischen August 2003 und Juni 2006 statt. Die geografischen Koordinaten wurden mit dem GPS-Gerät *GPSmap 76S* von GARMIN bestimmt.



**Abbildung 1.** Geografische Positionen der Studiengebiete. Die Untersuchungsgebiete mit den Koordinaten 47° 58.053' N und 12° 29.072' E für Probennahmestelle A und für Probennahmestelle B 47°58.170'N, 12°28.888' E befinden sich in der oberen Alz im Bereich des Bifußes (Pfeil).

## 2.2 Wasserproben

Die monatlichen Wasserproben wurden im Flussarm A im Zeitraum zwischen August 2003 und November 2003 sowie zwischen Juni 2004 und Juni 2006 genommen. Die Entnahme der Wasserproben in Flussarm B erfolgte im Zeitraum zwischen November 2005 und Juni 2006. Es wurden dunkelbraune 250 ml Kautexflaschen verwendet, die vor dem Gebrauch dreimal mit Flusswasser gespült wurden.

Gemessen wurden die Alkalinität, der pH-Wert, die Konzentrationen der Kationen Kalzium und Magnesium, die Konzentrationen der Anionen Sulfat, Phosphat und Nitrat sowie die Schwebstoff-Konzentration.

Die Alkalinität wurde an der Stelle A für den Zeitraum Juni 2004 bis September 2005 und an Stelle B für den Zeitraum November 2004 bis September 2005 potentiometrisch mit Hilfe des Titriergerätes Methrom 625 ermittelt.

Der pH-Wert an der Probenstelle A wurde für den Zeitraum August 2003 bis November 2003 potentiometrisch ermittelt und für den Zeitraum Juni 2004 bis Oktober 2005 mit Hilfe eines pH-Meter von HANNA-Instruments.

Die Magnesium-Konzentrationen des Alz-Wassers wurden im Zeitraum zwischen September 2004 und Oktober 2005 mit Hilfe eines Perkin Elmer AAS 3300 (Flammen AAS) am Institut für Wasserchemie und Chemische Balneologie der TU München analysiert. Im selben Institut wurden für denselben Zeitraum die Kalzium-Konzentrationen des Alz-Wassers mit Hilfe des Flammenphotometers Eppendorf ELEX 6361 bestimmt.

Die anionischen Wasserkomponenten (Nitrat, Phosphat, Sulfat) der Probennahmestelle A wurden mit einem Dionex IC S90 Ionenchromatograph für den Zeitraum August 2003 bis November 2003, sowie Juni 2004 bis September 2005 (ohne Phosphat) und der Probenstelle B für November 2004 bis September 2005 (ohne Phosphat) analysiert. Zwischen Februar 2005 und August 2005 konnten die Konzentrationen von Nitrat und Sulfat aufgrund eines Defektes am Messgerät nicht analysiert werden. Die Nachweisgrenze für  $\text{NO}_3^-$  liegt bei 0,1 mg/L, für  $\text{PO}_4^{3-}$  bei 0,5 mg/L und für  $\text{SO}_4^{2-}$  bei 0,5 mg/L. Darüber hinaus wurden Messwerte der  $\text{PO}_4^{3-}$  Konzentrationen vom Wasserwirtschaftsamt Traunstein für das gesamte Jahr 2003 eingeholt. Die Probennahmestelle für diese Wasserproben war das Chiemsee-Oberflächenwasser bei Seebruck. Seebruck ist die geografische Stelle, an der der Chiemsee in die Alz abfließt. Die Aufnahme dieser Daten in den Datensatz ist gerechtfertigt. Die Nachweisgrenze für die Messung der  $\text{PO}_4^{3-}$  Konzentrationen im Wasserwirtschaftsamt Traunstein liegt bei 0,005 mg/L. Weitere  $\text{PO}_4^{3-}$  Konzentrationen wurden im Zeitraum zwischen April 2005 und September 2005 von Probennahmestelle A und B fotometrisch mit dem Fotometer „Genesys 10uv“ von Thermo spectronics gemessen.

Die Konzentrationen von Kalziumkarbonat und die deutschen Karbonathärtegrade wurden aus der Alkalinität beider Flussarme rechnerisch ermittelt. Die Analyse der Sauerstoffkonzentration und die Wassertemperatur wurden mit dem universalem Taschengerät „MultiLine P4“ für beide Flussarme vor Ort durchgeführt.

Die monatlichen Messwerte der Umweltparameter bestehen entweder aus Einzelwerten oder gemittelten Mehrfachmessungen.

## 2.3 Fließgeschwindigkeit

Die Fließgeschwindigkeit wurde im Zeitraum von September 2004 bis August 2005 gemessen. Für die Ermittlung der Werte wurde ein schwimmfähiges Naturobjekt (Stock, Schilf, Blatt) ins Wasser geworfen und auf Höhe des Objektes am Ufer entlang gelaufen. Auf einer Strecke von ca. 100 m wurden 10 Werte der Geschwindigkeitsanzeige des GPS-Gerät *GPSmap 76S* von GARMIN notiert und gemittelt. Dieser Vorgang wurde an beiden Flussarmen zehnmal wiederholt. Jeder monatlich gemittelte Wert für die Fließgeschwindigkeit setzt sich damit aus 100 Einzelwerten zusammen.

## 2.4 Lichtmessungen

Von November 2004 bis November 2005 wurden an beiden Probennahmestellen aquatische und terrestrische Lichtmessungen durchgeführt.

Die Messungen der Lichtintensitäten wurden in beiden Flussarmen immer in 1,10 m Tiefe und außerhalb des Wassers durchgeführt. Im April 2005, Juni 2005 und Oktober 2005 wurden die Lichtintensität in 0,3 m, 0,6 m, 1,10 m, 2,40 m gemessen. Im April 2005 wurden Lichtmessungen in 0,3 m, 0,6 m, 1,10 m, 2,40 m und 3,30 m Tiefe durchgeführt. Verwendet wurden sowohl die absoluten Messwerte als auch die prozentualen Anteile bezogen auf die außerhalb des Wassers gemessene Lichtintensität. Die Lichtintensität wurde mit dem Lichtmesser LI 250A von LICOR Radiation Sensors bestimmt.

## 2.5 Bestimmung der Schwebstoff-Konzentration

Die Menge der im Wasser suspendierten Schwebstoffe wurde an beiden Probennahmestellen für den Zeitraum Juni 2004 bis Juni 2005 ermittelt. Jeweils eine Plastikflasche wurde mit einem Fassungsvermögen von 1L in die Strömung gehalten und gefüllt. Anschließend wurden die Wasserproben mit einer Vakuum-Filtrationsanlage unter der Verwendung der Glasfaser Mikrofilter von Whatman GF/F filtriert. Die Differenz zwischen dem blanken Filter vor der Filtration und dem getrockneten, mit Sediment bedeckten Filter nach der Filtration ergab die Menge an suspendierten Partikeln pro Liter (Schwebstoffe in mg/L). Die Gewichtsmessungen wurden mit der Präzisionswaage erstellt.

## 2.6 Bestimmung der Korngröße

Um die Korngrößenverteilung des Flussbettsedimentes vornehmen zu können, wurden jeweils zwei Proben des Flussbettsedimentes an den Probennahmestellen A und B des Bifüßes einer Korngrößenanalyse unterzogen. Die Sedimentproben des Flussarmes A wurden direkt unter den Onkoiden (Flussmitte) entnommen. In Flussarm B fehlen Onkoide. Die Sedimentproben stammen aus der Mitte des Flussarmes B. Die Untersuchungen an den Sedimenten wurden in Anlehnung an DIN 18123 durchgeführt. Das Sediment wurde bei 105 °C getrocknet und anschließend in einer Sieblinie (4 mm-2,8 mm-2 mm-1,4 mm-1,0 mm-710 µm-500 µm-355 µm-250 µm) trocken gesiebt. Die Massen der Sedimentproben wurden sowohl vor dem Trockensiebverfahren als auch danach in Form der einzelnen Korngrößenfraktionen bestimmt. Daraus wurde der Anteil der Korngrößenfraktionen am Gesamtsediment errechnet.

## 2.7 Probennahme und Bearbeitung der Onkoide

28 Onkoide wurden in der Flussmitte der Probennahmestelle A gesammelt. Die Onkoide wurden in eine herkömmlichen Plastik-Box gesetzt, ohne dabei gedreht zu werden. Um den

Bestand der photoautotrophen Organismen feststellen zu können, wurde die Onkoid-„rinde“, an verschiedenen Stellen mittels Skalpell entfernt und untersucht. Das Karbonat dieser abgelösten „Rinden“-Teile wurde mit Zitronensäure in übersättigter Konzentration entfernt. Zurück blieb der Bestand der Organismen. Die Identifizierung, Analyse und Dokumentation der photoautotrophen Onkoid-Bewohner wurde mit einem Lichtmikroskop (*LEICA DM LB*) und ein Binokular (*LEICA MZ APO*) durchgeführt. Beide Mikroskope waren mit einer Kamera verbunden. REM-Aufnahmen wurden mit Hilfe des Rasterelektronen-Mikroskops LEITZ AMR-1200 durchgeführt. Um die Stratifizierung der Photoautotrophen nachweisen zu können, wurden in vertikaler Richtung Unterproben innerhalb der Onkoid-Rinde (bis zu 8mm mächtig) genommen und der Bestand mikroskopisch untersucht. Es wurden die Arten identifiziert, die jede Unterprobe dominierten. Ihre Bestimmung basierte auf morphologischen Charakteristika (GEITLER & PASCHER 1925, DESIKACHARY 1959, BOURRELLY 1970, ROTT 1991, 1994). Nach der Identifizierung der häufigsten Photoautotrophen erforderte die Analyse der Invertebraten mehrere Arbeitsschritte. Erstens, die makroskopisch sichtbaren Tiere auf allen Onkoid-Oberflächen wurden mit einer Federstahlpinzette abgesammelt und in Probengläsern mit 99,7% Alkohol vereinzelt. Im zweiten Arbeitsschritt wurde die Onkoid-Rinde (äußersten 8 mm) entfernt und vorsichtig zerkleinert, um sich versteckende Tiere aufzuscheuchen und einzusammeln. In einem dritten Arbeitsschritt wurde der übrige „abgeschälte“ Teil des Onkoids in eine Schüssel mit Leitungswasser gelegt, um die Tiere aus den tieferen Schichten dazu zu bewegen, aufgrund der drastisch veränderten Wasserverhältnisse an die Oberfläche zu fliehen, um dort abgesammelt zu werden. Im letzten Schritt wurden die Onkoide mit einer WOKO-50 Diamantblattsäge medial und vertikal zu ihrer ursprünglichen Position getrennt.

Die Querschnitte der Onkoide wurden mit Hilfe eines Flachbrettscanners EPSON GT-12000 bildhaft dargestellt. Da vorhergehende Studien das „Abrinden“ der Onkoide erforderten, bilden die dargestellten Onkoid-Querschnitte das reine Massenkarbonat inklusive Nukleus, jedoch ohne Biofilm ab. Die 43 Dünnschliffe wurden professionellerweise von der Präparatorin Cathleen Helbig angefertigt.

Das umfassende Studium der Morphogenese der Alz-Onkoide setzt eine Einteilung der Strukturen in definierte Größenskalen voraus. Die Mikrostruktur bezieht sich auf strukturelle Bereiche in Mikrometer bis Milimeter ( $\mu\text{m}$  bis  $\text{mm}$ ). Auf die Mesostrukturen wird im Milimeter- oder Zentimeter-Bereich ( $\text{mm}$  bis  $\text{cm}$ ) Bezug genommen. Als Makrostruktur wird die äußere Gestalt der Onkoide definiert.

Für die Bestimmung der Menge an säureunlöslichen Rückständen wurden am Onkoid-Querschnitt 10 Kratzproben sowohl aus dem dichten als auch aus dem porösen Massenkarbonat gewonnen. Die Kratzproben wurden homogenisiert und bei  $105\text{ }^{\circ}\text{C}$  getrocknet. Nach Einwaage des Trockenfeststoffes wurden die Proben in 30 ml konzentrierter Salzsäure gekocht. Die nicht gelösten Bestandteile (Silikate) im Karbonat wurden filtriert und gewogen.

## 2.8 Untersuchung der stabilen Sauerstoff-Isotope

An der Querschnittsoberfläche wurden mit Hilfe eines Zahnarzt-Bohrers (Bohrkopf 1 mm im Durchmesser) Karbonatportionen gebohrt und in Eppendorf-Gefäßen aufgefangen. Jeweils 3 bis 10 Karbonatportionen wurden aus verschiedenen Laminae eines Onkoids gebohrt. Auf diese Weise ergaben sich insgesamt 88 Karbonatportionen, die der Sauerstoff-Isotopen-Analyse unterzogen wurden. Die Sauerstoff-Isotopen Analyse wurde im GeoBio-Center<sup>LMU</sup> München von Dr. U. Struck durchgeführt.

### 2.8.1 $\delta^{18}\text{O}_{\text{Onkoid}}$

Für die Messung der Sauerstoffisotope-Zusammensetzung der Karbonatproben wurden ~100-400  $\mu\text{g}$  des **Probenmaterials in einen sauberen 10 ml Exetainer (Glasröhrchen) gefüllt**. Nach Verschließen des Exetainers mit einem Deckel, der ein Septum enthält (Deckel und Septum für LABCO Exetainer 438b), wurde die eingeschlossene Luft entfernt, in dem der Exetainer für 6 Minuten mit Helium (4.6) in einer Flussrate von 100 ml pro Minute „gespült“ wurde. Nach diesem Spülvorgang wurden mit einer Einwegspritze 30  $\mu\text{l}$  **Phosphorsäure durch das Septum** in den abgedichteten Exetainer injiziert. Nach Ablauf der 1,5 stündigen Reaktionszeit ist die Probe für die Analyse der Sauerstoff-Isotopen-Zusammensetzung fertig. Die Sauerstoff-Isotopen-Zusammensetzung des  $\text{CO}_2$  im Gasraum des Exetainers wurde mit einem Thermo Finnigan GASBENCH II gemessen, der mit einem Thermo Finnigan DELTA *plus* Isotopenverhältnis Massenspektrometer verbunden ist. Als Referenz Gas diente reines  $\text{CO}_2$  (4.5) aus einem Zylinder, das gegen den V-PDB Standard durch Verwendung von IAEA Referenz Material (NBS 18, NBS 19) kalibriert wurde. Die Isotopenwerte sind in der gebräuchlichen Delta-Schreibweise ( $\delta^{18}\text{O}$ ) in Promille (‰) vs. V-PDB dargestellt. Die Reproduzierbarkeit von wiederholten Messungen des Laborstandards (Kalkstein) ist generell besser als 0.10‰ (eine Standardabweichung).

### 2.8.2 $\delta^{18}\text{O}_{\text{Wasser}}$

Von Juni 2004 bis Juni 2005 wurden 22 Wasserproben aus der Alz genommen, mit Ausnahme vom Mai 2005. Die 250 ml braun gefärbten Kautex Flaschen wurden luftfrei gefüllt und im Kühlschrank gekühlt bis zum Zeitpunkt der Sauerstoff-Isotopen Messungen. Für die Messungen der Sauerstoff-Isotopen-Zusammensetzungen der Wasserproben wurden 0,5 ml Alzwasser in einen sauberen 10 ml Exetainer pipettiert. Nach dem Verschließen des Exetainers mit einem Septumdeckel (Septumdeckel für LABCO Exetainer 438b) wurde die eingeschlossene Luft durch 15 Minuten langes Einleiten eines He- $\text{CO}_2$ -Gemisches (0,3%  $\text{CO}_2$  in He 4,6) mit einer Flussrate von 50 ml/min entfernt. Vor dem Messungsvorgang wurden die Proben bei einer konstanten Temperatur von 32° C für eine angemessene Äquilibration gehalten. Das Sauerstoff-Isotopen Verhältnis im Gasraum des Exetainers wurde mit Hilfe eines Thermo Finnigan GASBENCH II gemessen, das mit einem Thermo Finnigan DELTA *plus* Isotopenverhältnis Massenspektrometer gekoppelt war. Als Referenzgas diente reines  $\text{CO}_2$  (4.5) aus einem Zylinder, das gegen den V-SMOW Standard unter Verwendung von IAEA Referenz Wasserproben (SMOW, GISP, SLAP) kalibriert wurde. Die Isotopenverhältnisse sind in der gebräuchlichen Delta-Schreibweise ( $\delta^{18}\text{O}$ ) in Promille (‰) vs. V-SMOW dargestellt. Die Reproduzierbarkeit von wiederholten Messungen des Laborstandards ist generell besser als 0.10‰ (eine Standardabweichung).

## 2.9 Temperatur-Rekonstruktionen

In Anlehnung an die Arbeit von ANDREWS et al. (1997) wurde für die Rekonstruktion der Temperaturen die Gleichung (1) von HAYS & GROSSMAN (1991) verwendet, die eine überarbeitete Version der Gleichung von O'NEIL et al. (1969) darstellt.

$$T (^{\circ}\text{C}) = 15.7 - 4.36 (\delta^{18}\text{O}_{\text{Karbonat}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{Wasser}}) - 0.12 (\delta^{18}\text{O}_{\text{Karbonat}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{Wasser}})^2 \quad (1)$$

Um die Temperaturen zu rekonstruieren, gibt es mehrere Möglichkeiten, Gleichung (1) zu erfüllen. Ansatz A enthält die monatlich gemittelten  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Alzwasser}}$  Werte und den Durchschnittswert aller  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Onkoid}}$  Werte aus dem Karbonat der Alz-Onkoide. In Ansatz B wurden der Jahresmittelwert der  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Alzwasser}}$  Werte und die einzelnen  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Onkoid}}$  Werte aus dem Onkoid-Karbonat in verwendet.

Für eine verlässliche Interpretation der Paläotemperaturen ist eine Korrektur der Sauerstoff-Isotopen-Zusammensetzung ( $\delta^{18}\text{O}$ ) aufgrund des Magnesium-Gehaltes im Onkoid-Karbonat nötig, denn der  $\delta^{18}\text{O}$ -Wert nimmt mit zunehmendem Magnesium-Gehalt mit einer Rate von  $0,17 \pm 0,02\%$  pro Mol%  $\text{MgCO}_3$  im Onkoid-Karbonat zu (JIMENEZ-LOPEZ et al. 2004). Der Magnesium-Gehalt des Onkoid-Karbonates schwankt zwischen 2,69 und 5,02 Mol%  $\text{MgCO}_3$  (Mittelwert: 3,412 mol%  $\text{MgCO}_3$ ). Angesichts des Durchschnittsgehaltes von 3,412 mol%  $\text{MgCO}_3$  im Onkoid-Karbonat und der empfohlenen Rate von JIMENEZ-LOPEZ et al. (2004) wurden alle  $\delta^{18}\text{O}$  Werte vor der Temperatur-Rekonstruktion mit 0,58 ‰ korrigiert ( $\delta^{18}\text{O}_{\text{Onkoid}}$ ).

Um Magnesium korrigierte  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Onkoid}}$ -Werte nach der Methode von JIMÉNEZ-LÓPEZ et al. 2004 zu erhalten, wurde der  $\text{Mg}^{2+}$ -Gehalt aus dem festen Onkoid-Karbonat mit der Perkin Elmer AAS 3300 im Institut für Wasserchemie und Chemische Balneologie München analysiert. Vor der Analyse des Karbonates wurden aus 10 verschiedenen Onkoiden 10 Karbonatproben gewonnen (siehe oben), homogenisiert, bei einer Temperatur von  $105^\circ\text{C}$  getrocknet und anschließend in 37% HCl in Lösung gebracht.

Um den Zeitraum der Monate abschätzen zu können, in welchem die rekonstruierten Temperaturen mit den aktuellen Temperaturen übereinstimmen, wurde die Temperaturspanne aus den Ansätzen A und B mit tatsächlich gemessenen Wassertemperaturen verglichen.

Das Wasserwirtschaftsamt Traunstein hat freundlicherweise die Langzeit-Wassertemperatur-Daten vom 1.1.1981 bis 31.12.2004 zur Verfügung gestellt. Diese Messungen wurden an einem dauerhaften Messpunkt in Seebruck stündlich vom Oberflächenwasser vorgenommen. Für diese Studie wurden die Tagesmittelwerte der Wassertemperaturen verwendet.

## 2.10 Röntgen-Diffraktometrie

Das XRD-Muster des onkoidalen Massenkarbonates wurde an 20 Karbonatproben aus 8 verschiedenen Onkoiden mit Hilfe eines Philips PW 1800 Diffraktometer unter Verwendung von  $\text{CuK}_\alpha$ -Strahlung erstellt. Das Gerät arbeitet mit 40 kV und 40 mA.

Die Röntgen Diffraktometrie wurde am Institut für Geologie, Geotechnik und Baubetrieb der TU München unter Hilfestellung von Dr. Albert Gilg durchgeführt.

## 2.11 Durchführung des Wachstumsexperimentes

Das Experiment wurde zu jeder Zeit von Scuba-Tauchern betreut. In den Monaten April 2005, September 2005, Oktober 2005, Dezember 2005, März 2006 und April 2006 wurden nicht nur neue Quarzit-Nuklei ausgelegt, sondern bereits ausgelegte für 30 Minuten wieder eingeholt, um den Allgemeinzustand fotografisch festzuhalten und den Stand von Besiedlung und Kalzifizierung zu dokumentieren. Nach den 30 Minuten wurden diese wieder in die Alz gelegt. Im Juni 2006 wurden alle Nukei aus der Alz entfernt und der Zustand abschließend fotografisch dokumentiert. Pro Datum wurden drei Nuklei ausgelegt. Vor dem Auslegen wurden die Quarzit-Nuklei mit 3%iger Wasserstoffperoxid-Lösung behandelt, um vorhandene organische Substanzen zu eliminieren. Verstreut über die gesamte Oberfläche wurde jeder Quarzit-Nukleus mit dem Datum des Auslegens versehen (Abb.2).



**Abbildung 2.** Dargestellt sind drei typische Nuklei, die für das Wachstumsexperiment ausgelegt wurden (beschriftetes Datum = Auslegedatum). Die vorwiegend abgeflachte Form der Quarzit-Nuklei verhindert Rollbewegungen und gewährleistet die Simulation eines *in-situ* Wachstums. Sie sind stellvertretend für alle 15 Nuklei abgebildet, die während des Experimentes ausgelegt worden sind. Die Länge des Maßstabes (weißer Balken) beträgt 1cm.

An den drei Kernen, die den gesamten Zeitraum der Experimentdauer auf dem Flussbett der Alz verbrachten, wurden auf der Nukleus-Oberseite die Kalzifizierungsraten anhand einer Abstandsmessung zwischen Nukleus-Oberfläche und der Oberfläche der entstandenen Kalzit-Schicht bestimmt. Für die Bestimmung der cyanobakteriellen Kalzifizierungsrate wurden an den drei Nuklei, die mit einer Dauer von 12 Monaten kalzifizierten, die Kalzifizierungsrate an zwei definierten Stellen bestimmt: (1) auf der zentraler Oberseite und (2) am strömungsexponierten Rand. An diesen definierten Stellen wurden je 20 Messwerte pro Nukleus ermittelt (Tab.3) und daraus der Durchschnitt der jährlichen Kalzifizierungsrate an den jeweils definierten Stellen (1) und (2) sowie eine gesamt-durchschnittliche jährliche Kalzifizierungsrate bestimmt.

Die Abstandsmessung wurde unter Zuhilfenahme einer digitalen Schieblehre ELECTRONIC DIGITAL CALIPER® mit einer Skalenreichweite von 0-150 mm durchgeführt. Die Messgenauigkeit kann um 0,1 mm vom angezeigten Wert abweichen. Die für diese Bestimmung verwendeten Nuklei verweilten 14 Monate in der Alz (April 2005 bis Juni 2006). Die Abweichung von 2 Monaten entspricht der Zeitdauer zwischen Auslegen der Nuklei und Beginn der Kalzifizierung. Dementsprechend reicht die für die jährliche Kalzifizierungsrate zugrunde gelegte Phase der Kalzifizierung von Juni 2005 bis Juni 2006. Grundlage für die Altersbestimmung der Alz-Onkoide sind jene Onkoid-Querschnitte (Kapitel 3), die mit einem Nukleus ausgestattet sind (Tafel 35, Tafel 36). Es wurden zwei verschiedene Abstände (Dicke) zwischen Kern und äußerer Onkoid-Oberfläche gemessen (Tafel 35, Tafel 36): (1) zwischen Nukleus und zentraler Onkoide-Oberseite und (2) zwischen Nukleus und strömungsexponierter Oberseite (Tafel 35, Tafel 36). Die erhaltenen Abstände wurden mit 0,5 mm korrigiert, da vorhergehende Untersuchungen die onkoidale „Entrindung“ der Onkoide erforderten (Kapitel 4.2). Der Substanzverlust der äußeren ca. 0,5 mm muss nachträglich addiert werden (Dicke korrigiert), um den ursprünglichen Abstand (Dicke korrigiert) zu erhalten. Die korrigierten Abstände (Dicke korrigiert) wurden durch die experimentell ermittelte, jährliche Kalzifizierungsrate dividiert (Tab.3), um das Alter zu erhalten (Tab. 4). An 6 Onkoiden mit einer Größe zwischen 100 und 114 mm wurde das absolute Alter als Durchschnitt aus beiden errechneten Alterswerten angegeben.

### 3. ERGEBNISSE

#### 3.1 Onkoid-Struktur

Basierend auf subjektiven Beobachtungen wachsen die größtenteils elliptischen Alz-Onkoide (Tafel 11A, 11B) *in situ*, ohne regelmäßig gedreht zu werden. Ist eine konzentrische Laminierung in den Onkoiden ausgeprägt, muss sie nicht gleichmäßig entwickelt sein. Es existieren Bereiche stärkerer und schwächerer Karbonatfällung, die Schwankungen in der Mächtigkeit innerhalb der Lamina verursachen und so zu einer Asymmetrie führen. Im Allgemeinen sind die konzentrischen Laminae der Onkoid-Oberseite massiver als die der Bodenseite.

Am Querschnitt eines Alz-Onkoids können prinzipiell drei Zonen unterschieden werden:

(1) die innerste Zone, die stark kalzifiziert ist und aus verschiedenen Karbonatlagen zusammengesetzt ist, bildet die Hauptmasse eines Onkoids. Mikroskopisch betrachtet sind die Karbonat-Laminae dicht oder besitzen Löcher (Tafel 11B). Die Laminae sind aus radial orientierten länglichen Elementen (Tafel 11D) zusammengesetzt. Innerhalb des gesamten Massenkarbonates dieser innersten Zone können vier verschiedene Verkalkungsmuster unterschieden werden. Drei sind von radialer Natur und können den Cyanobakterien Arten *Calothrix gypsophila* (Tafel 12A, 12B, 13B, 13D), *Schizothrix calcicola* (Tafel 12E, 12F) bzw. *Rivularia haematites* (Tafel 12C, 12D, 13A, 13C) zugeordnet werden. Die radialen Kalzitbereiche können parallel (Tafel 12A) oder fächerförmig (Tafel 12C, 12D, 12F) arrangiert sein. Das vierte Verkalkungsmuster ist auch häufig, kann aber zurzeit nicht mit einem spezifischen Organismus verbunden werden (Tafel 12G, 12H). Die beiden anderen Zonen bilden die Onkoid-Rinde.

(2) Auf die innerste Zone des Hauptkarbonates folgt nach außen hin der kalzifizierte Biofilm. Diese zweite Zone ist bis zu 8 mm dick und setzt sich aus gefällten Karbonatpartikeln und zentrifugal angeordneten lebenden filamentösen Cyanobakterien (Tafel 13B) zusammen, die in der innersten Zone völlig fehlen. Der kalzifizierte Biofilm umgibt das ganze Onkoid und ist auf der Oberseite viel stärker ausgeprägt als auf der Unterseite. Schließlich sind alle Onkoide mit einem

(3) weichen, bräunlich-grünen, aktiven Biofilm umhüllt (Tafel 11C), in dem Kalzitkristalle nur vereinzelt vorkommen. Der weiche aktive Biofilm bildet die äußerste Zone eines Onkoids und fehlt auf der Unterseite der Onkoide, wo sie auf dem Flussbett aufliegen. Aufgrund der rundlichen Gestalt der Onkoide ist diese Kontaktfläche jedoch klein. Obwohl die Onkoide im Allgemeinen die gleiche interne Stratifizierung ((1)-(3)) sowohl an der Ober- als auch an der Unterseite zeigen, gibt es doch deutliche Unterschiede. An der Unterseite sind die einzelnen Straten weniger mächtig ausgeprägt. Außerdem sind die überwiegend einstöckige Anordnung des *Calothrix*-Horizontes (siehe Kapitel 3.2), das Fehlen des weichen Biofilmes an der Kontaktfläche zum Flussbett und die relativ geringere Dichte der cyanobakteriellen Besiedlung zusätzliche Merkmale, die die Unterseite charakterisieren und sie von der Oberseite unterscheiden. Die filamentösen Cyanobakterien im gesamten kalzifizierten Biofilm (Ober- und Unterseite) zeigen ein zentrifugales Wachstum. Diese zentrifugale Orientierung kommt auch im Hinblick auf das Kalzifizierungsmuster im Massenkarbonatkörper vor (innerste Zone (1)). Die Cyanobakterien im weichen Biofilm zeigen keine bevorzugte Orientierung. Dort sind sie eher ineinander verwoben. Die Dichte der kalzifizierenden Cyanobakterien auf der Unterseite scheint für die Karbonatfällung an der Unterseite zu genügen.

Partielle Sedimentbedeckung (Tafel 1A, 1G) und ein Überwachsen der Onkoide im Sommer mit Süßwasser-Schwämmen (Tafel 1C) ist nicht selten. Die Makrostruktur der Mehrzahl der Alz-Onkoide reicht von kugelrund bis abgeflacht und elliptisch (Tafel 2-4). Manchmal ist die

Makrostruktur konkav-konvex gestaltet. Ob Mikro- oder Mesostruktur, der interne Aufbau der Alz-Onkoide ist komplex, variabel und individuell (Tafel 2-10). Kein Onkoid-Querschnitt gleicht dem eines anderen (Tafel 2-4), selbst wenn ihre Bildung einst in direkter Nachbarschaft stattgefunden hat (Tafel 1H). Ein Kern kann vorhanden sein (Tafel 2D, 2E, 2G, 3A, 3C, 3E, 4H, 4I), ist aber makroskopisch nicht unbedingt sichtbar oder petrographisch deutlich differenzierbar vom umgebenden Massenkarbonat (Tafel 2B, 2F, 3B, 3F, 3G, 3H, 4A, 4B, 4C, 4D, 4E, 4F, 4G). Die Onkoide des Untersuchungsgebietes (Abb. 1) sind verschieden groß (Tafel 1H). Gestalt und Größe des Nukleus bestimmen in einigen Fällen die Gestalt und Größe des Onkoids (Tafel 4H). Die dezentrale Lage des Nukleus gibt ein *in-situ* Wachstum zu erkennen (Tafel 3E, 3G). Die komplexe Gestaltung der Struktur beruht auf der individuellen Zusammensetzung des onkoidalen Massenkarbonates aus drei mesoskopisch (mm-cm) differenzierbaren Mustern.

(1) Das Massenkarbonat der Alz-Onkoide ist stromatolithisch laminiert und dicht (Tafel 2B, 2C, 2E, 3C, 3F, 3H, 4C, 4F, 4G). (2) Viele Bereiche der Onkoide sind unlaminiert und stark porös (Tafel 2A, 2H, 3C, 3D, 3G, 3H, 4A, 4B, 4D, 4E, 4F). (3) Es existieren auch Bereiche im onkoidalen Massenkarbonat, die weder laminiert noch porös, sondern mesoskopisch unstrukturiert (unlaminiert) und dicht sind (Tafel 2F, 2H, 2I, 4A, 4D). Der Anteil dieser drei Muster an der Zusammensetzung des Massenkarbonates variiert individuell von Onkoid zu Onkoid (Tafel 2-4). Die Struktur der stromatolithischen Laminae zeigt selten eine Porosität im Millimeter- oder Zentimeter-Bereich. Die Ausdehnung der stromatolithischen Bereiche der Alz-Onkoide unterliegt der mengenmäßigen Abfolge der Stromatoide (einzelne Lage).

Die Stromatoide können vereinzelt in kurzer lateraler Ausdehnung (Tafel 10E) bis hin zu einer mehrstöckigen, aufeinanderfolgenden, konzentrischen Laminierung (Tafel 7A, 8A, 8B, 8H) organisiert sein. Deutliche Stromatoide setzen sich ausschließlich aus einem palisadenartigen Kalkmuster zusammen (Tafel 7B, 7C, 7E, 7F, 8H). Das Palisaden-Karbonat wird von radial orientierten Cyanobakterien-Filamenten verursacht (Tafel 13B). Das palisadenartige Verkalkungsmuster (Tafel 7A, 7B, 7E, 7F, 8A, 8B, 8H) wird auf die Kalzifizierungstätigkeit von *Calothrix gypsophila* (Tafel 5C, 6B, 6C, 10E), *Homoeothrix crustacea* (Tafel 7C, 7E, 8F, 10A, 10F), *Schizothrix calcicola* (Tafel 7C, 10G) und *Leptochaete crustacea* (Tafel 5A, 7E, 7F, 8D, 9F, 10G) zurückgeführt. *Rivularia haematites* (Tafel 5C, 10A, 10D, 10C) ist zwar filamentös, verursacht aber kein Palisaden-Karbonat. *Phormidium incrustatum* besiedelt den weichen Biofilm, ist jedoch im kalzifizierten Biofilm nicht gefunden worden. *Phormidium incrustatum* ist zwar bekannt für die Fähigkeit, zu kalzifizieren, ein spezifisches Verkalkungsmuster der onkoidalen Mikrostruktur kann ihr jedoch nicht eindeutig zugeordnet werden.

Prinzipiell dominieren die filamentösen Muster (Tafel 7-10). Das Verkalkungsmuster der kokkalen Cyanobakterien-Art *Pleurocapsa minor* (Tafel 6A) ist im Dünnschliff nicht zu erkennen.

Die mikrostrukturellen Kalzifizierungsmuster der dichten, unlaminierten Bereiche des Massenkarbonates sind divers (Tafel 8E). Je diverser die Verkalkungsmuster, desto weniger laminiert wird die Mesostruktur wahrgenommen. Die Dichte der Verkalkungsmuster variiert (Tafel 8B, 8G). Befinden sich die cyanobakteriellen Zellen in akkumuliertem Zustand, sind die Verkalkungen dichter gepackt als im dispergierten Zustand (Tafel 7E). Verschiedene Kalzifizierungsmuster können direkt aneinander anschließen (Tafel 7E) oder Zwischenräume ausbilden (Tafel 7D).

Einerseits setzt sich das Karbonat der porösen Bereiche aus verschiedenen Kalzifizierungsmustern zusammen, kann andererseits auch von einem einzigen Kalzifizierungsmuster beherrscht werden.

Jedes Verkalkungsmuster kann partiell vereinzelt oder gehäuft auftreten (Tafel 10D, 10F). In vielen Bereichen ist eine Zerstörung des Kalzifizierungsmusters in Form von Bruchstücken zu sehen (Tafel 9E, 9F, 9G). Ein wesentlicher Bestandteil der onkoidalen Mikrostruktur sind Lücken und Löcher (Tafel 9A, 9B). Die Kalzifizierungsmuster selbst sind ebenfalls lückenhaft (Tafel 5, 6B, 6C, 6E). In manchen Onkoidbereichen beteiligen sich die Löcher mit bis zu 50% am Raumanteil (Tafel 9A) und sind teilweise verfüllt mit Quarzkörnern (Tafel 9C, 9D) oder selten Zementen (Tafel 10H).

In der Mesostruktur existieren runde Poren, die zwischen 1 mm bis 3mm im Durchmesser sind, und in einigen Onkoiden sind größere Hohlräume bzw. Bohrspuren im Zentimeter-Bereich angelegt (Tafel 2-4). In der Mesostruktur ist keinerlei Zyklizität oder saisonale Rhythmik zu erkennen.

Eine Struktur, bezeichnet als „cryptalgal clots“ sensu AITKEN (1967), „mesoclots“ sensu KENNARD & JAMES (1986) oder „Thromboide“ sensu KENNARD (1994), kann nur an einem Onkoid identifiziert werden (Tafel 4G).

### 3.2 Organismen

Ein Ergebnis dieser Studie ist die Unterteilung der Onkoid-Rinde in einen äußeren, weichen Biofilm und einen inneren, teilweise bis meistens kalzifizierten Biofilm (Tafel 11C).

Der weiche Biofilm (äußerste Zone (3)) und der kalzifizierte Biofilm darunter (Zone (2)) sind mit einer Vielfalt von Organismen besiedelt.

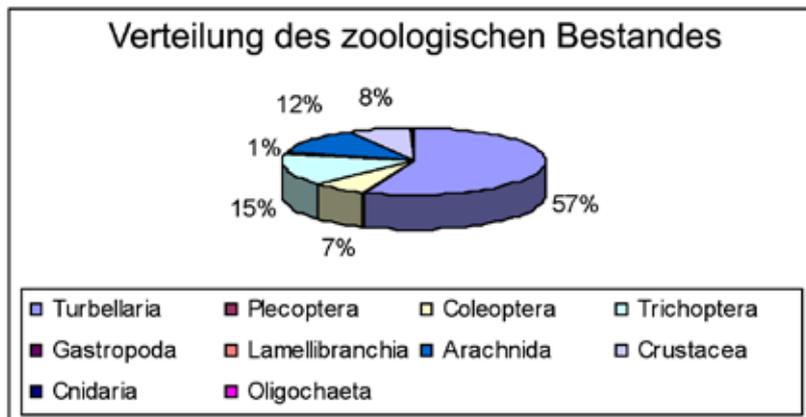
Der weiche Biofilm besteht im Wesentlichen aus diversen filamentösen Cyanobakterien einschließlich *Schizothrix calcicola*, *Calothrix gypsophila*, *Rivularia haematites*, *Phormidium incrustatum*, aber auch *Pleurocapsa minor*, *Aphanothece saxicola* und *Hyella* sp. (Tafel 14B-14G). Zusätzlich kommen auch Cyanobakterien ohne Gallertscheide, eine Vielfalt von Diatomeen (Tafel 6A, 6D, 6F, Tafel 14H) und verschiedene Metazoa (Tab. 1, Tafel 15) vor. Eine direkte Kalzifizierung der Diatomeen ist nicht nachweisbar (Tafel 6A). In den meisten Fällen war der weiche Biofilm braun gefärbt, was auf die hohe Abundanz der Diatomeen zurückzuführen ist. Einzelne Diatomeen-Arten wurden in dieser Studie nicht näher bestimmt. Die Onkoide sind divers mit Metazoa besiedelt. Viele Gruppen sind vertreten und schließen eine Reihe von Larven verschiedenster Insektengruppen, Würmer, Wassermilben, Ostracoden, Gastropoden und Bivalven ein (Tab. 1; Tafel 15). Insbesondere die Zebrauschel, *Dreissena polymorpha* (Tafel 1B, 1E) und die Chironomiden (Zuckmücken) (Tafel 1D, 1F) üben einen strukturierenden Einfluss auf das onkoidale Karbonat aus (Tafel 1B, 1D). Der zoologische Bestand der 28 Onkoide ist in Abbildung 3 dargestellt. Die Häufigkeit der Metazoa korreliert positiv mit der Onkoid-Größe (Abb. 4).

Der kalzifizierte Biofilm wird von *Calothrix gypsophila* und *Schizothrix calcicola* dominiert. *Hyella* sp. kommt genau an der Schnittstelle zwischen weichem und kalzifiziertem Biofilm vor.

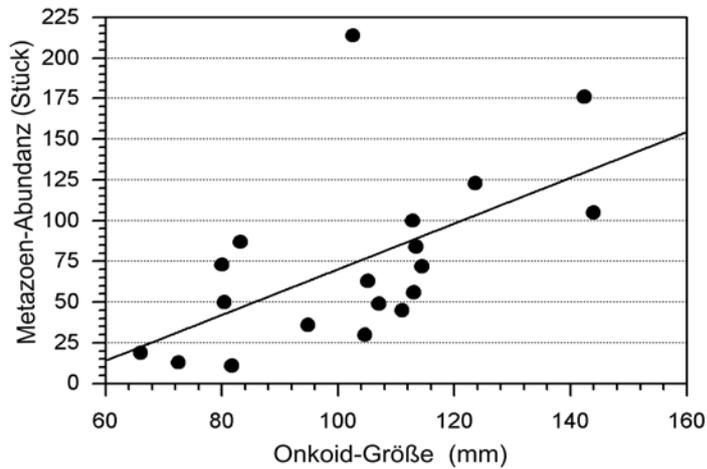
Ergebnisse

Gruppe	Gattung/Art
Plecoptera	Leuctra sp.
Coleoptera	Limnius sp. Oulimnius sp. Elmis sp. Oulimnius tuberculosis Limnius volckmari Orectochilus villosus
Turbellaria	Dugesia gonocephala
Oligochaeta	Tubificidae
Diptera	Chironomidae Ephydriidae Psychodidae Limoniidae Ceralopogonidae
Trichoptera	Oecetis sp. Ceraclea sp. Micrasema minimum Micrasema setiferum Lepidostoma hirtum Leptoceridae Psychomya pupilla Cheumatopsyche lepida Setodes orgerlipunctilus
Gastropoda	Bithynia tentaculata
Lamellibranchia	Dreissena polymorpha Sphaerium corneum
Arachnida	Acari
Crustacea	Ostracoda
Cnidaria	Hydra sp.

**Tabelle 1.** Aufgelistet sind die Metazoa-Gruppen, die auf den Alz-Onkoiden siedeln.



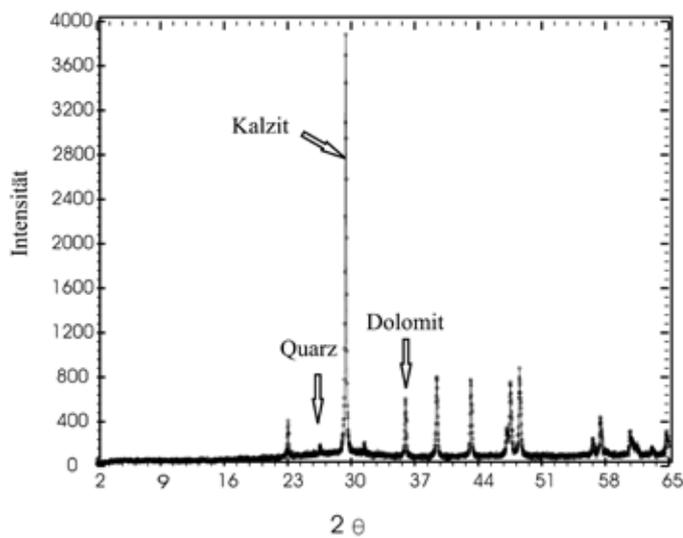
**Abbildung 3.** Kuchendiagramm des zoologischen Bestandes. Die Daten basieren auf Zählungen der einzelnen Tiere einer Gruppe von 28 Alz-Onkoiden. Mehr als die Hälfte der Arten gehören zu der Gruppe der Turbellaria, die durch *Dugesia gonocephala* repräsentiert wird.



**Abbildung 4.** Der Anzahl der Onkoid-bewohnenden Metazoa ist gegen die Onkoid-Größe aufgetragen. Mit einer statistischen Wahrscheinlichkeit von 98 % liegt eine positive Korrelation in Form der Regressionsgeraden  $y = 1,4x - 70,12$  vor.

### 3.3 Röntgen-Diffraktometrie (XRD)

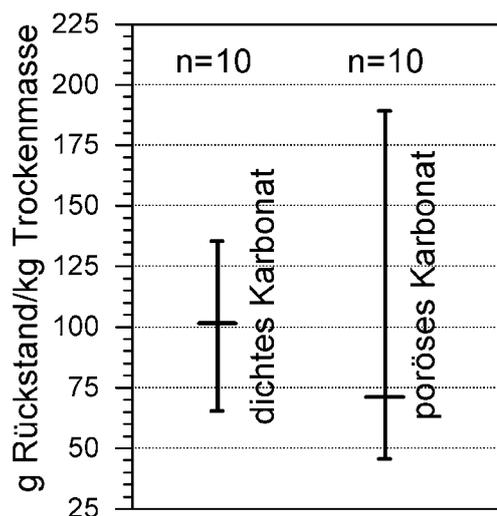
Die mineralische Zusammensetzung des Onkoid-Karbonates besteht vorwiegend aus Kalzit (dominierend), Dolomit und Quarz (Abb. 5)



**Abbildung 5.** Die XRD-Grafik zeigt die mineralische Zusammensetzung des onkoidalen Massenkarbonates, das hauptsächlich von Kalzit dominiert wird, aber auch Anteile von Quarz und Dolomit enthält.

### 3.4 Säureunlöslicher Rückstand

Die Mengen der säureunlöslichen Rückstände schwanken in den dichten Bereichen von 64,12 g bis 137,65 g pro kg Trockenmasse und in den porösen Bereichen von 44,10 g bis 188,95 g pro kg Trockenmasse (Abb. 6).



**Abbildung 6.** Vergleichende Darstellung der Menge an säureunlöslichen Rückständen aus dem dichten und porösen Massenkarbonat der Alz-Onkoide.

### 3.5 Wasserbedingungen

Parameter	Flussarm A		Flussarm B	
	Spannweite	Mittelwert	Spannweite	Mittelwert
Alkalinität (mmol/L)	2,337-2,858	2,625	2,383-2,909	2,694
CaCO <sub>3</sub> (mg/L)	116,9-142,9	139,9	119,2-143	134,7
°d KH	6,5-8,0	7,4	6,7-8,0	7,5
pH	8,2-8,8	8,5	8,2-8,7	8,4
Kalzium (mg/L)	28-57,8	45,2	40,7-56,8	48
Magnesium (mg/L)	12,2-17,1	15,8	13,8-17,4	16,3
Nitrat (mg/L)	0-2,95	2,27	2,2-3,42	2,83
Sulfat (mg/L)	17,6-21,9	20,3	17,1-21,0	19,9
Phosphat (mG/L)	0,12-0,15	0,14	0,26-0,45	0,32
Sauerstoff (mg/L)	7,92-13,12	11	7,87-14,02	11,3
Licht außen (µE s-1m-2)	126-3380	1863	90-3346	1351
Schwebstoffe (mg/L)	1,2-2,9	2,2	1,2-10,2	3,6
Fließgeschwindigkeit (ms-1)	0,52-0,95	0,68	0,06-0,6	0,21
Temperatur (°C)	2,7-19,5	11,4	2,5-19,3	10,5

**Tabelle 2.** Aufgelistet sind die Spannweiten und Mittelwerte der analysierten Umweltparameter für die Flussarme A und B.

#### 3.5.1 Nitrat-Konzentrationen

Die Nitrat-Konzentration (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) der Wasserproben an der Probennahmestelle A variierte im Zeitraum August 2003 bis November 2003 zwischen 0,93 mg NO<sub>3</sub><sup>-</sup>/L und 2,7 mg NO<sub>3</sub><sup>-</sup>/L (Abb. 7).

Die Nitrat-Konzentrationen, die im Zeitraum zwischen Juni 2004 und September 2005 in beiden Flussarmen bestimmt wurden, schwankten in Flussarm A zwischen 0 und 2,95 mg NO<sub>3</sub><sup>-</sup>/L (Mittelwert: 2,27 mg NO<sub>3</sub><sup>-</sup>/L) und in Flussarm B zwischen 2,2 mg NO<sub>3</sub><sup>-</sup>/L und 3,42 mg NO<sub>3</sub><sup>-</sup>/L (Mittelwert: 2,83 mg NO<sub>3</sub><sup>-</sup>/L (Abb. 8).

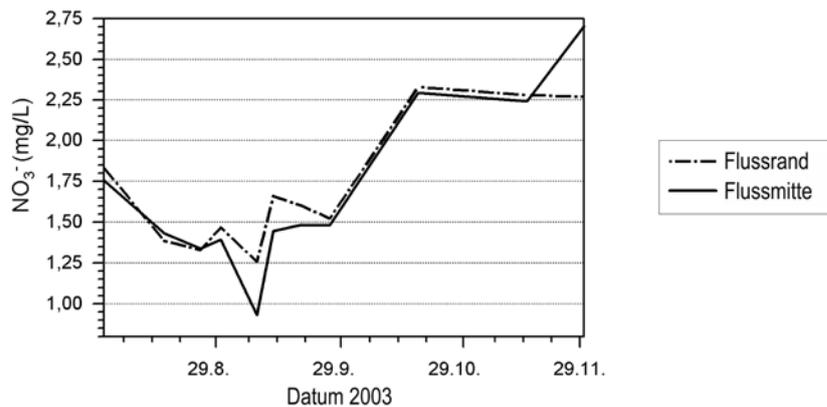


Abbildung 7. Verlauf der Nitrat-Konzentration für den Zeitraum August 2003 bis November 2003 an der Probennahmestelle A.

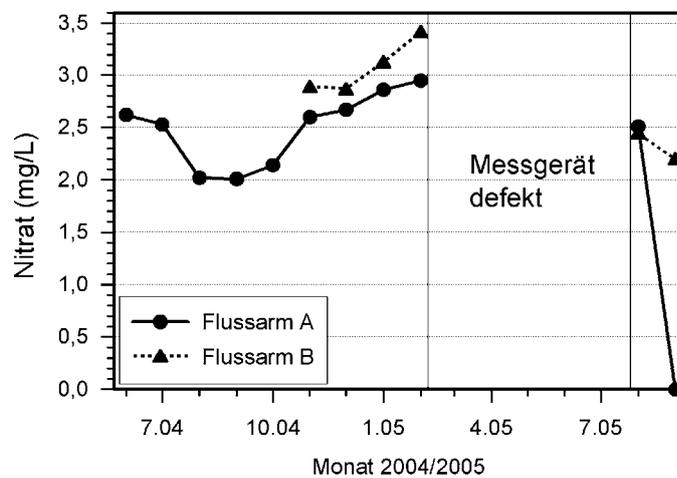


Abbildung 8. Verlauf der Nitrat-Konzentration (mg/L) für den Flussarm A (Juni 2004-September 2005) und den Flussarm B (November 2004-September 2005).

### 3.5.2 Phosphat-Konzentrationen

Die Messwerte von Phosphat ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) lagen für den Zeitraum von August 2003 bis November 2003 unterhalb der Nachweisgrenze des Ionenchromatographen des GeoBio-Center ( $0,5 \text{ mg PO}_4^{3-}/\text{L}$ ). Deshalb wurden zusätzliche  $\text{PO}_4^{3-}$  Messwerte vom Wasserwirtschaftsamt Traunstein integriert, die monatlich zwischen Januar 2003 und November 2003 bestimmt wurden. Jedoch lagen die vom Wasserwirtschaftsamt Traunstein gemessenen  $\text{PO}_4^{3-}$  Konzentrationen auch unterhalb deren Nachweisgrenze ( $<0,054 \text{ } \mu\text{mol P/L}$ ), mit einer Ausnahme von Januar 2003 mit einem  $\text{PO}_4^{3-}$  Wert von  $0,006 \text{ mg PO}_4^{3-}/\text{L}$ .

Im Zeitraum zwischen April 2005 und September 2005 wurden die Phosphat-Konzentrationen fotometrisch gemessen und schwankten im Flussarm A zwischen  $0,12 \text{ mg/L}$  und  $0,15 \text{ mg/L}$  (Mittelwert:  $0,14 \text{ mg/L}$ ), während sie in Flussarm B zwischen  $0,26 \text{ mg/L}$  und  $0,45 \text{ mg/L}$  (Mittelwert:  $0,32 \text{ mg/L}$ ) variierten (Abb. 9).

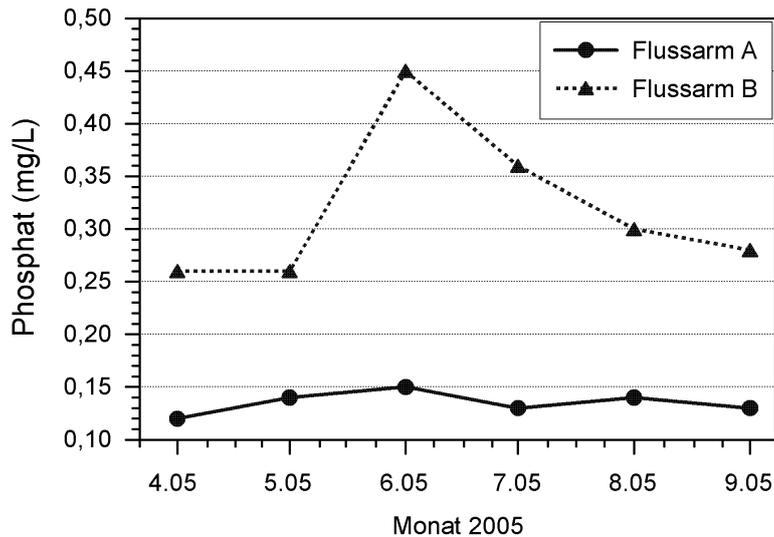


Abbildung 9. Die Konzentration an Phosphat (mg/L) für den Flussarm A (April 2005-September 2005) und den Flussarm B (April 2005-September 2005).

### 3.5.3 N:P-Verhältnis

Für die Berechnung des N:P-Verhältnisses wurde die mittlere Stickstoff-Konzentration von 6,2  $\mu\text{mol N/L}$  und die Phosphor-Konzentration von 0,054  $\mu\text{mol P/L}$  (Nachweisgrenzwert) benutzt. Daraus ergibt sich ein N:P Verhältnis über die Probennahmezeit (August bis November 2003) von  $> 115$ .

Mit Hilfe der im Zeitraum zwischen Juni 2004 bis September 2005 ermittelten Konzentrationen von Nitrat und Phosphat konnten für Flussarm A ein N:P-Verhältnis von N:P=18 und für den Flussarm B von N:P=10 ermittelt werden.

### 3.5.4 Sulfat-Konzentrationen

Die Sulfat-Konzentrationen in Flussarm A schwanken zwischen 17,6 mg/L und 21,9 mg/L (Mittelwert: 20,3 mg/L) und in Flussarm B zwischen 17,1 mg/L und 21,0 mg/L (Mittelwert: 19,9 mg/L) (Abb. 10).

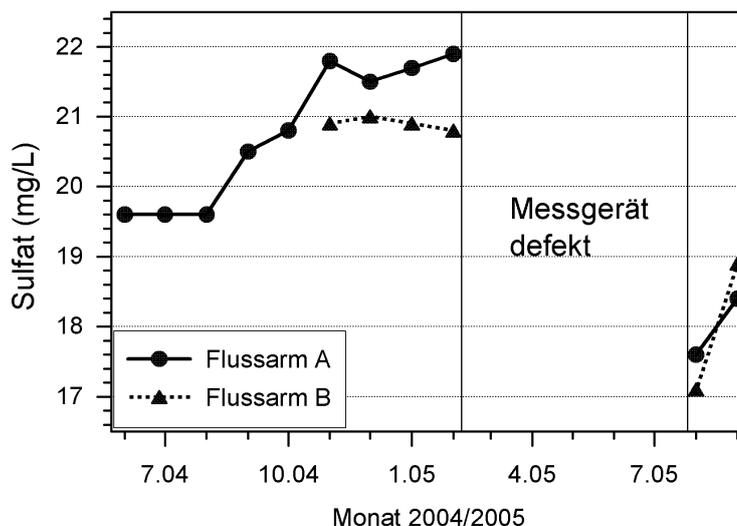
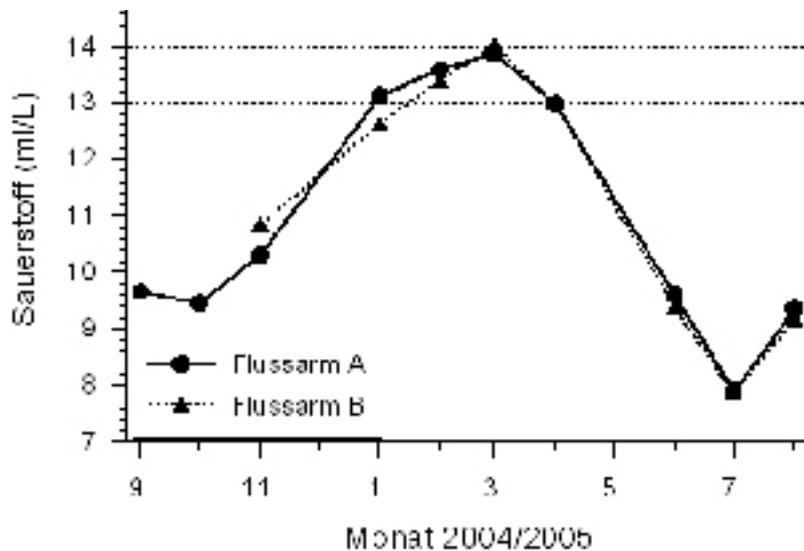


Abbildung 10. Verlauf der Sulfat-Konzentration (mg/L) für den Flussarm A (Juni 2004-September 2005) und den Flussarm B (November 2004-September 2005).

### 3.5.5 Sauerstoff-Konzentrationen

Die Sauerstoff-Konzentration schwankt in Flussarm A zwischen 7,92 und 13,12 ml/L (Mittelwert: 11 ml/L) und in Flussarm B zwischen 7,87-14,02 ml/L (Mittelwert: 11,3 ml/L) (Abb. 11).

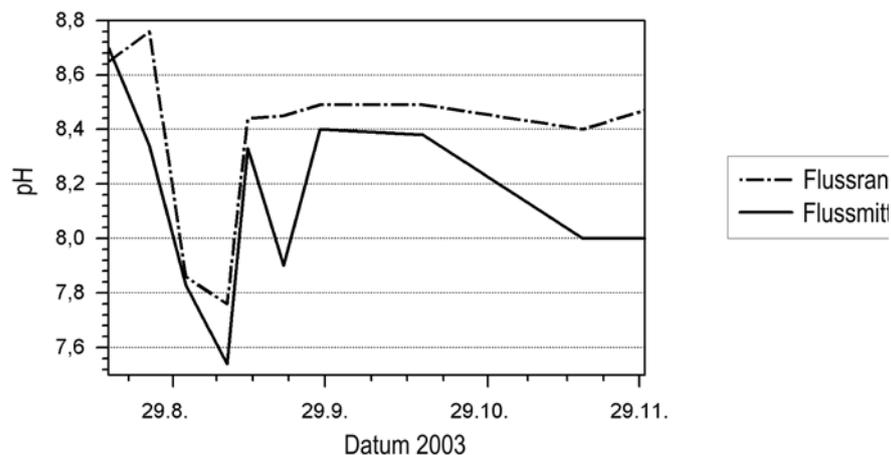


**Abbildung 11.** Der Verlauf der Sauerstoff-Konzentration (ml/L) für den Flussarm A (September 2004-August 2005) und den Flussarm B (November 2004-August 2005)

### 3.5.6 pH-Wert

Während der Probennahmeperiode zwischen August 2003 und November 2003 schwankte der pH-Wert an der Probennahmestelle A zwischen 7,65 und 8,68 (Abb. 12). Der durchschnittliche pH-Wert beträgt 8,26.

Der pH-Wert des Alz-Wassers an der Probennahmestelle A schwankte im Zeitraum von Juni 2004 bis Oktober 2005 zwischen 8,2 und 8,8 (Mittelwert: 8,5) (Abb. 13). Der pH-Werte der Probennahmestelle B wurde im Zeitraum von November 2004 bis Oktober 2005 mit einer Schwankung zwischen 8,2 und 8,7 (Mittelwert: 8,4) ermittelt.



**Abbildung 12.** Verlauf des pH-Wertes an der Probennahmestelle A für den Zeitraum zwischen August 2003 und November 2003. Der durchschnittliche pH-Wert beträgt 8,26.

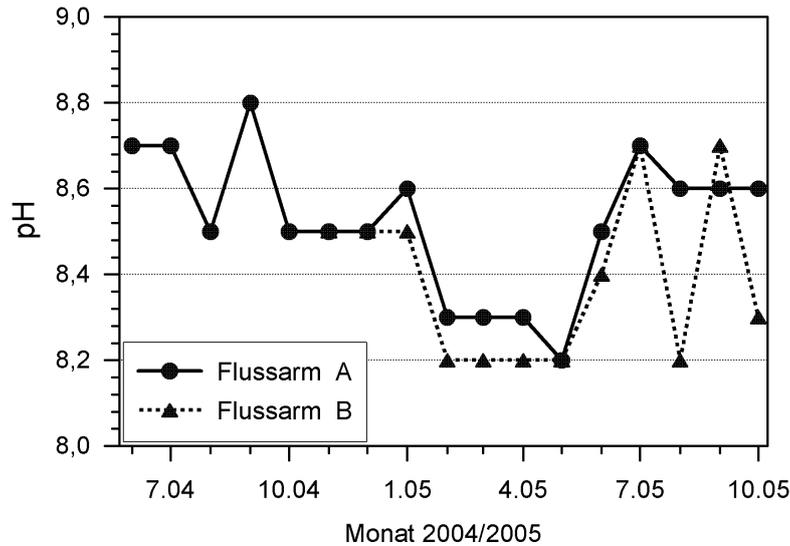


Abbildung 13. Verlauf des pH-Wertes für den Flussarm A (Juni 2004-Oktober 2005) und den Flussarm B (November 2004-Oktober 2005)

### 3.5.7 Magnesium-Konzentrationen

Die Magnesium-Konzentrationen ( $Mg^{2+}$ ) des Alz-Wassers schwankten an der Probennahmestelle A zwischen 12,2 mg/L und 17,4 mg/L (Mittelwert: 15,8) (Abb. 14). Für die Probennahmestelle B schwankte die Magnesium-Konzentration zwischen 13,8 mg/L und 17,4 mg/L (Mittelwert: 16,3).

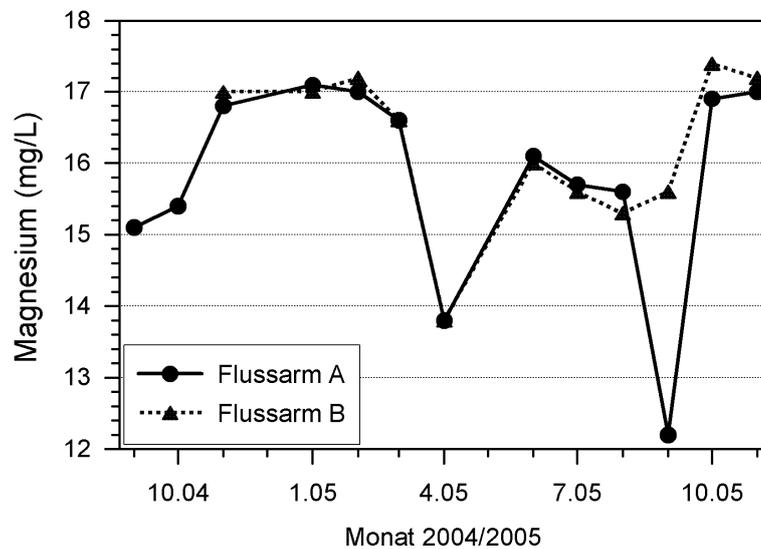
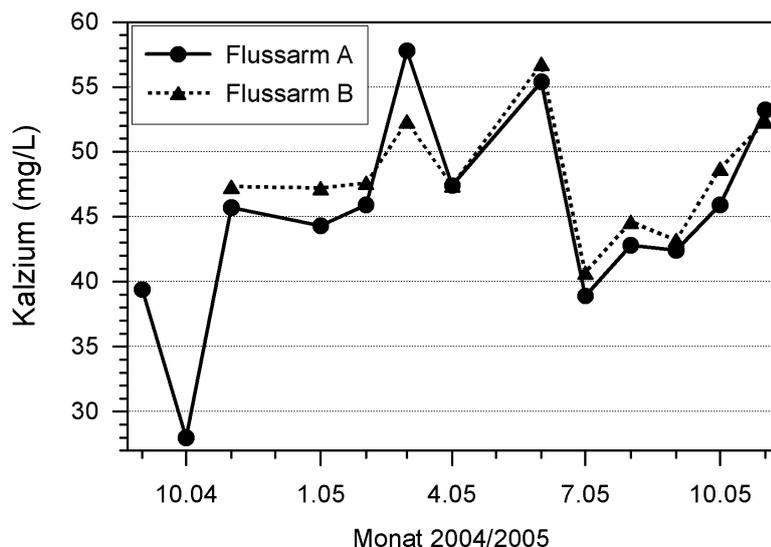


Abbildung 14. Verlauf der Konzentration von Magnesium (mg/L) für den Flussarm A (September 2004-November 2005) und den Flussarm B (November 2004-November 2005).

### 3.5.8 Kalzium-Konzentrationen

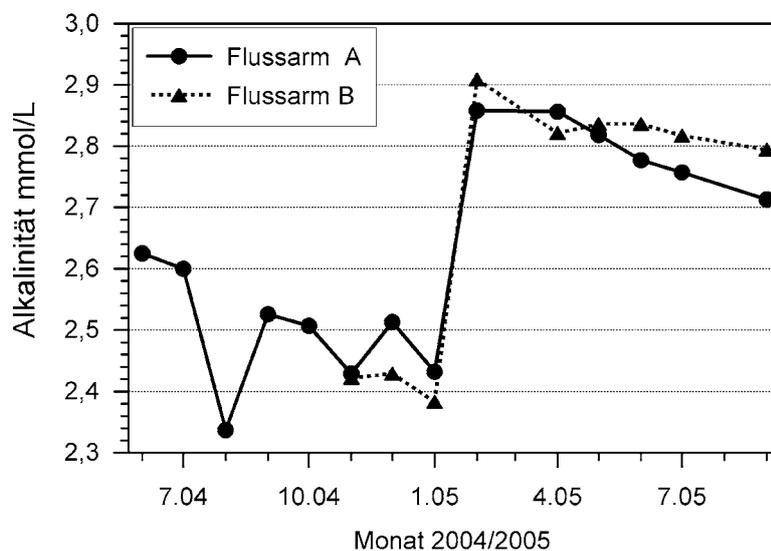
Die Kalzium-Konzentrationen ( $Ca^{2+}$ ) des Alz-Wasser für diesen Zeitraum schwankten zwischen 28,0 und 57,8 mg/L (Abb. 15).



**Abbildung 15.** Verlauf der Konzentration an Kalzium (mg/L) für den Flussarm A (September 2004-November 2005) und den Flussarm B (November 2004-November 2005).

### 3.5.9 Alkalinität

Die Alkalinität in Flussarm A schwankte zwischen 2,337 mmol/L und 2,858 mmol/L (Mittelwert: 2,625 mmol/L) und in Flussarm B zwischen 2,383 mmol/L und 2,909 mmol/L (Mittelwert: 2,694 mmol/L) (Abb. 16).



**Abbildung 16.** Verlauf der Alkalinität (mmol/L) für den Flussarm A (Juni 2004-September 2005) und für den Flussarm B (November 2004-September 2005).

### 3.5.10 Konzentrationen von Kalziumkarbonat

In Flussarm A schwankte die Konzentration von Kalziumkarbonat zwischen 116,9 mg/L und 142,9 mg/L (Mittelwert: 139,9 mg/L). In Flussarm B variierte sie zwischen 119,2 mg/L und 143 mg/L (Mittelwert: 134,7 mg/L) (Abb. 17).

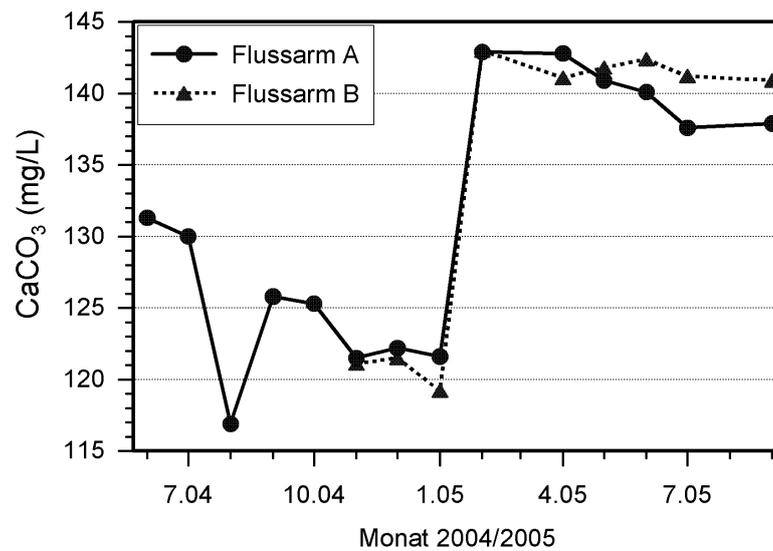


Abbildung 17. Verlauf der Konzentration an Kalziumkarbonat (mg/L) für den Flussarm A (Juni 2004-September 2005) und für den Flussarm B (November 2004-September 2005).

### 3.5.11 Deutsche Karbonathärtegrade

Die Grade deutscher Karbonathärte (°d KH) schwankten im Flussarm A zwischen 6,6 °d KH und 8,0 °d KH (Mittelwert: 7,4 °d KH) und im Flussarm B zwischen 6,7 °d KH und 8,0 °d KH (Mittelwert: 7,5 °d KH) (Abb. 18).

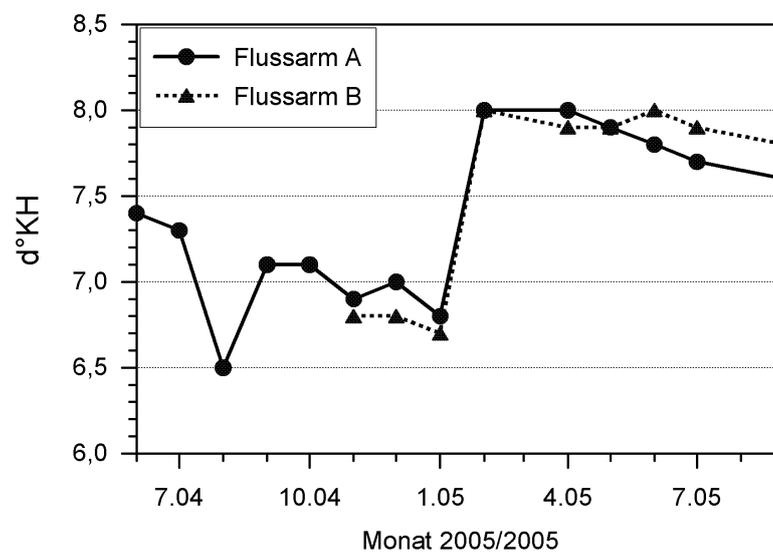


Abbildung 18. Verlauf der deutschen Karbonathärtegrade (°d KH) für den Flussarm A (Juni 2004-September 2005) und den Flussarm B (November 2004-September 2005).

### 3.5.12 Lichtmessung-Attenuation

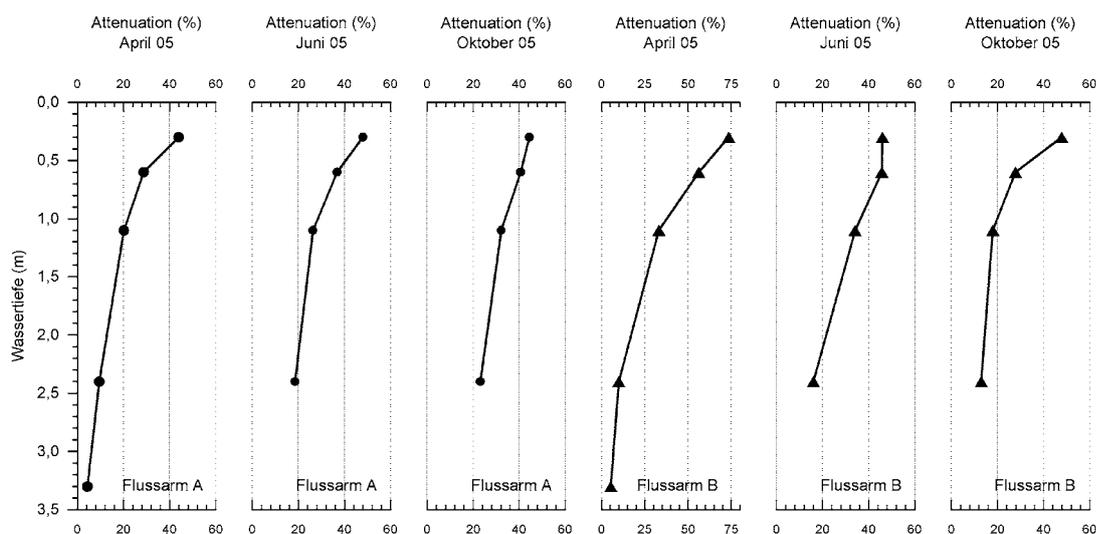


Abbildung 19 Darstellung der Attenuation (%) für April, Juni und Oktober 2005 für die Flussarme A und B.

### 3.5.13 Fließgeschwindigkeit

Die Werte der Strömungsgeschwindigkeit schwanken für den Flussarm A zwischen 0,52 m/s und 0,95 m/s (Mittelwert: 0,68 m/s) und für den Flussarm B zwischen 0,06 m/s und 0,6 m/s (Mittelwert: 0,21 m/s) (Abb. 20).

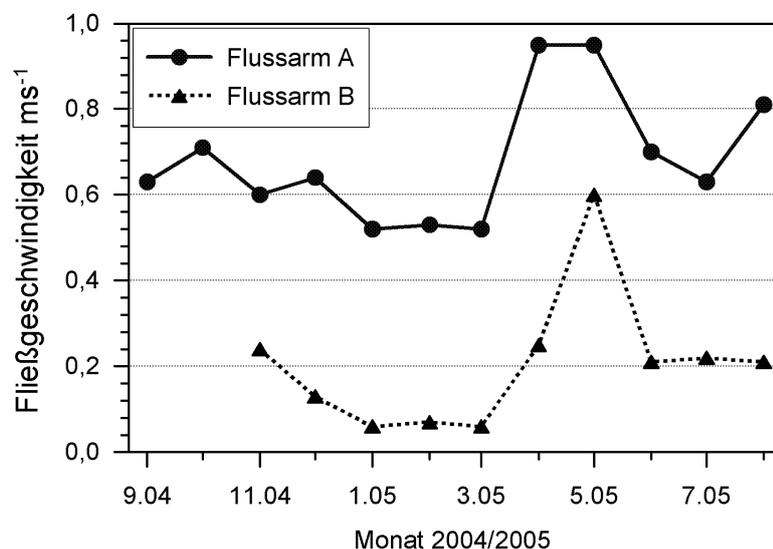


Abbildung 20. Verlauf der Fließgeschwindigkeit ( $\text{ms}^{-1}$ ) für den Flussarm A (September 2004-August 2005) und den Flussarm B (November 2004-September 2005).

### 3.5.14 Schwebstoff-Konzentrationen

In Flussarm A schwankte die Konzentration an im Wasser suspendierten Schwebstoffen zwischen 1,2 mg/L und 2,9 mg/L (Mittelwert: 2,2 mg/L). In Flussarm B variierte sie zwischen 1,2 mg/L und 10,2 mg/L (Mittelwert: 3,6 mg/L) (Abb. 21).

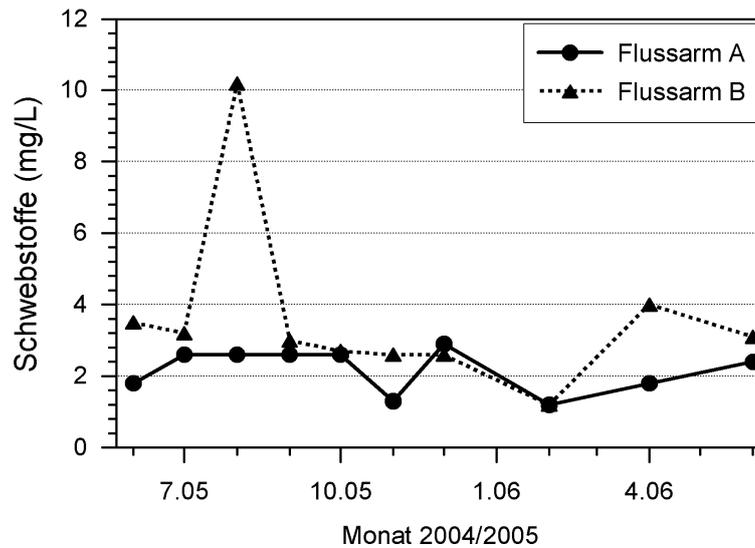


Abbildung 21. Darstellung der Konzentrationen an im Alz-Wasser suspendierter Schwebstoffe (mg/L) für den Flussarm A (Juni 2005-Juni 2006) und den Flussarm B (Juni 2005-Juni 2006).

### 3.5.15 Temperatur

Die Wassertemperatur des Flussarmes A schwankte zwischen 2,7°C und 19,5°C (Mittelwert: 11,4°C) und des Flussarmes B zwischen 2,5°C und 19,3°C (Mittelwert: 10,5°C) (Abb. 22).

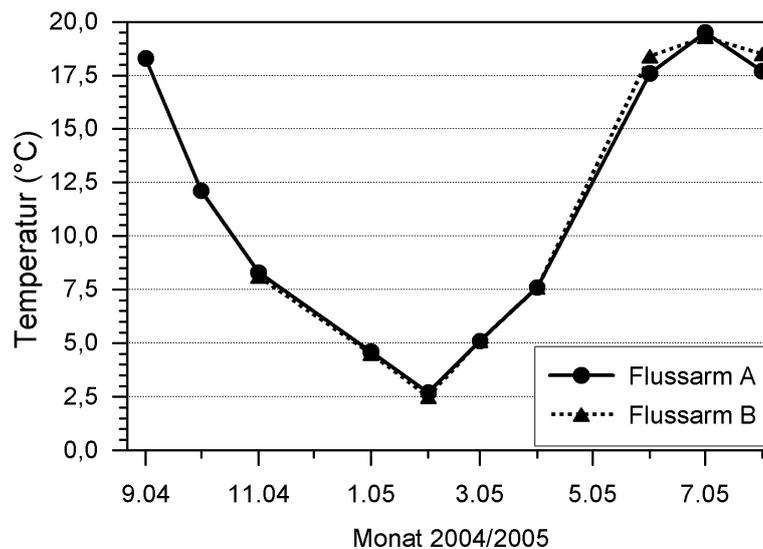
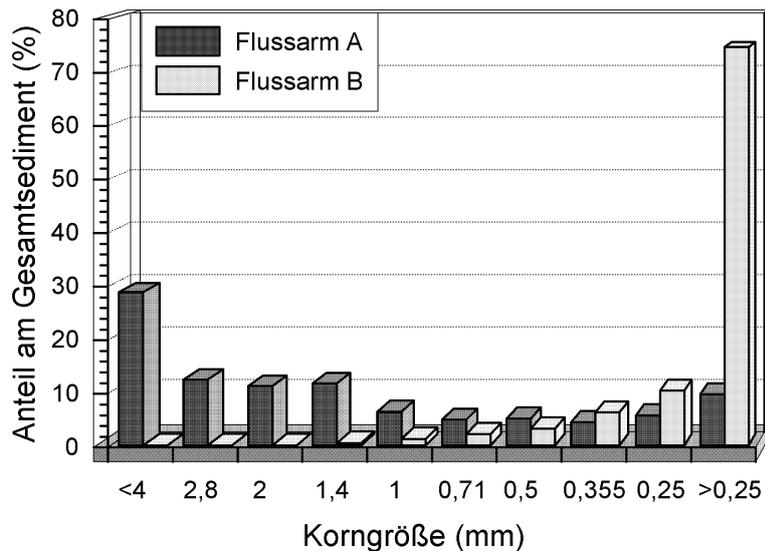


Abbildung 22. Temperaturverlauf (°C) für den Flussarm A (September 2004-August 2005) und den Flussarm B (November 2004-September 2005).

### 3.6 Korngrößenverteilung

Die Korngrößenverteilung des Flussbett-Sedimentes A unterscheidet sich von der des Flussbett-Sedimentes B (Abb. 23). Das Flussbett-Sediment in Flussarm A ist grobkörniger als in Flussarm B.



**Abbildung 23.** Dargestellt ist die Korngrößenverteilung des Flussbett-Sedimentes für den Flussarm A (dunkelgrau) und den Flussarm B (hellgrau). Die Sedimente des Flussarmes A dominieren in den Korngrößen von < 4 mm bis 0,355 mm. Die Sedimente des Flussarmes B verteilen sich vorwiegend zwischen den Korngrößen 0,355 mm und > 0,25 mm.

### 3.7 Stabile Sauerstoff-Isotopen und Temperatur-Rekonstruktion

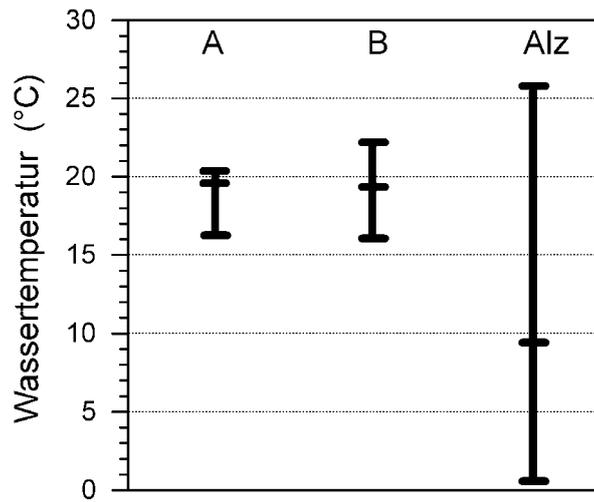
Die korrigierten  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Onkoid}}$  Werte ( $n=88$ ) aus dem Onkoid-Karbonat schwanken zwischen  $-10,42\text{‰}$  und  $-11,82\text{‰}$  (Mittelwert:  $-11,1\text{‰}$ ).

Monatlich gemittelte  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Alzwasser}}$  Werte basieren auf den einzelnen Werten, die jeden Monat gemessen wurden und zwischen  $-10,02\text{‰}$  und  $-11,77\text{‰}$  schwanken. Im Jahresverlauf sind die  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Alzwasser}}$  Werte in den Monaten März bis Juni leicht abgereichert (Mittelwert:  $-10,81\text{‰}$ ) im Vergleich zum Rest des Jahres (Mittelwert:  $-10,16\text{‰}$ ).

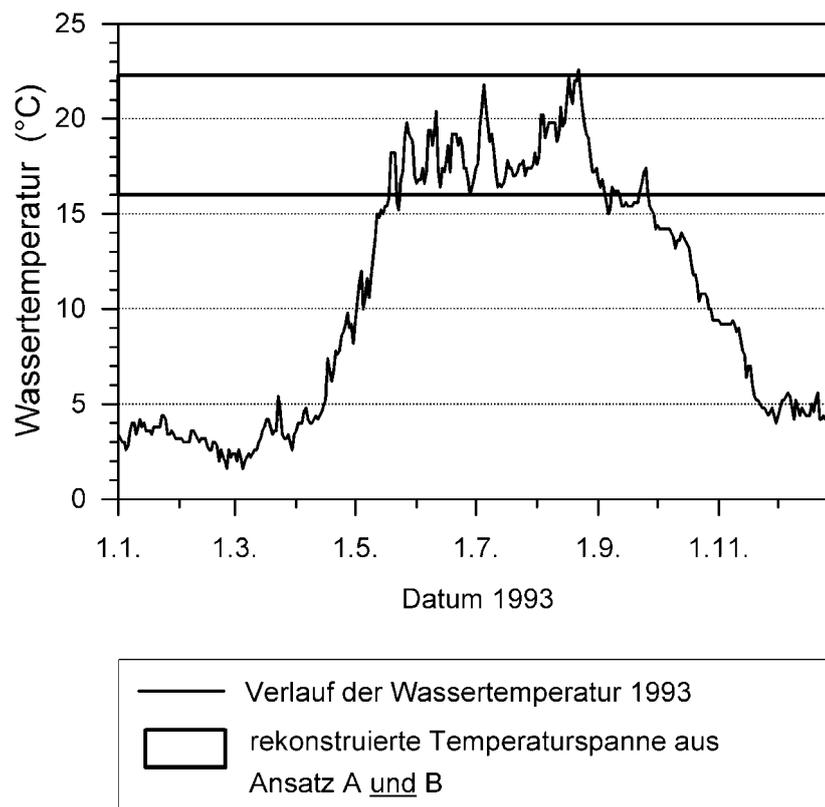
Die rekonstruierte Temperaturspanne aus Ansatz A schwankt zwischen  $16,2\text{ °C}$  und  $20,4\text{ °C}$  (Abb. 24A) und aus Ansatz B zwischen  $16,0\text{ °C}$  und  $22,3\text{ °C}$  (Abb. 24B). Die Verbindung von Ansatz A und B resultiert in einer rekonstruierten Temperaturspanne zwischen  $16,0\text{ °C}$  und  $22,3\text{ °C}$ .

Die maximale Temperaturspanne, die in der Alz zwischen 1981 und 2004 gemessen wurde, liegt zwischen  $0,4\text{ °C}$  und  $25,2\text{ °C}$  (Abb. 24Alz). 1993 stimmte die rekonstruierte Temperaturspanne aus den Ansätzen A und B mit den tatsächlich gemessenen Wassertemperaturen für Mai bis Oktober überein (Abb. 25). 1983 stimmten die rekonstruierte Temperaturspanne aus den Ansätzen A und B und die tatsächlich gemessenen Wassertemperaturen für Juni bis September überein, allerdings mit einer 4-wöchigen Unterbrechung im Juli (Abb. 26).

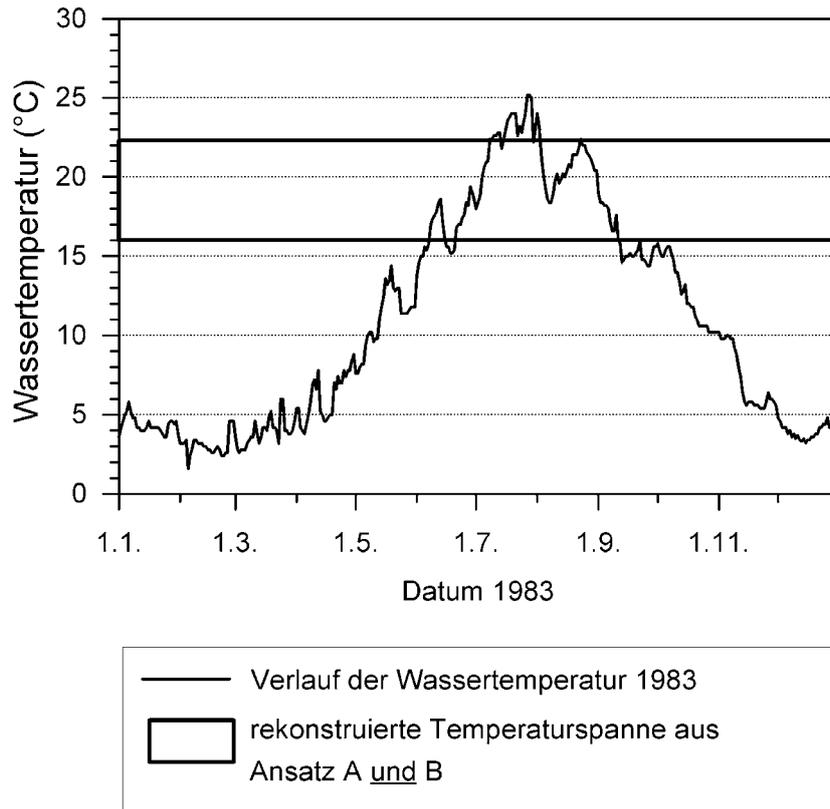
Werden die Übereinstimmungen von rekonstruierter Temperaturspanne aus den Ansätzen A und B und tatsächlich gemessenen Wassertemperaturen für alle Jahre zwischen 1981 und 2004 summiert, resultiert daraus ein Bildungszeitraum der Alz-Onkoide zwischen Anfang Mai und Anfang Oktober (Abb. 27).



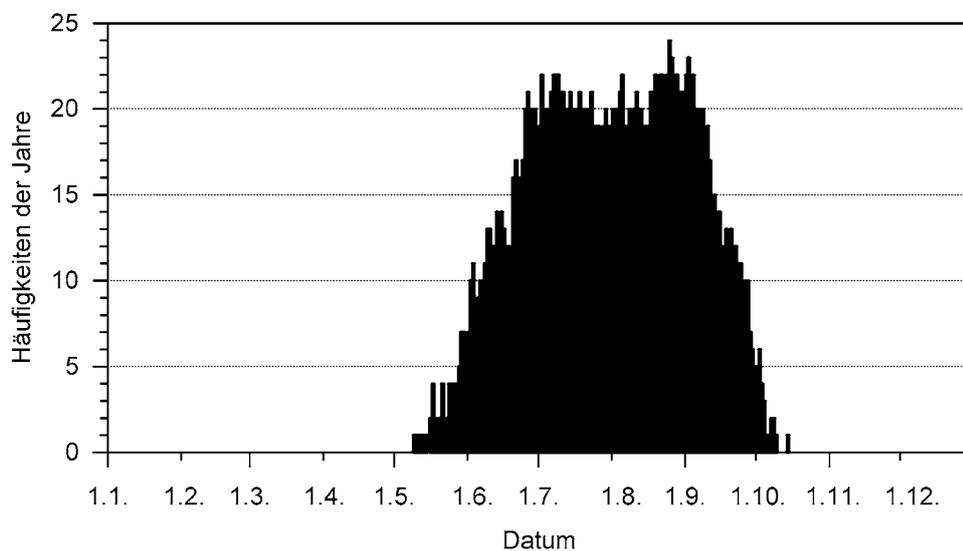
**Abbildung 24.** Dargestellt ist der Bereich der rekonstruierten (A, B) und der tatsächlich gemessenen Wassertemperatur (Alz). **A:** Der Bereich der rekonstruierten Temperatur liegt zwischen 16,2 °C und 20,4 °C (Ansatz A). **B:** Der Bereich der rekonstruierten Temperatur liegt zwischen 16,0°C und 22,3°C (Ansatz B). **Alz:** Die tatsächlich gemessene Wassertemperatur in der Alz liegt in den Jahren 1981-2004 zwischen 0,4°C und 25,2°C.



**Abbildung 25.** Abgleich der rekonstruierten Temperaturspanne aus Ansatz A und B mit der tatsächlich gemessenen Wassertemperatur von 1993. Das Wachstum der Alz-Onkoide scheint 1993 zwischen Mai und Oktober stattzufinden.



**Abbildung 26.** Die rekonstruierte Temperaturspanne aus den Ansätzen A und B stimmt mit der tatsächlich gemessenen Wassertemperatur im Juni bis September 1983 mit einer Unterbrechung von 4 Wochen im Juli überein. Demnach war das Wachstum der Alz-Onkoide im Juli 1983 unterbrochen.



**Abbildung 27.** Die Rekonstruktion der Wachstumsperiode der Alz-Onkoide basiert auf der Rekonstruktion der Temperatur (Ansätze A und B) nach HAYS & GROSSMAN (1991). Die rekonstruierte Wachstumsperiode zwischen Anfang Mai und Anfang Oktober resultiert aus der Übereinstimmung zwischen rekonstruierter Temperaturspanne (16.0° C - 22.3° C) und gemessener Wassertemperatur von 1981 bis 2004. Abgebildet als schwarze Säulen sind die Häufigkeiten der Jahre, in denen die rekonstruierte Temperaturspanne zu einem bestimmten Datum in der Alz realisiert war.

## 3.8 Ergebnisse des Wachstumsexperimentes

### 3.8.1 Zustand der im April 2005 ausgelegten Nuklei im Verlauf des Experimentes

Nach dem Auslegen der Kerne im April 2005 ist im Juni 2005 die beginnende Kalzifizierung zu beobachten (keine Abbildung). Im September 2005 sind Besiedlung und Kalzifizierung dichter. Die Oberfläche der Nuklei ist nicht gleichmäßig besiedelt bzw. kalzifiziert (Tafel 16A). Die Ränder sind dichter besiedelt als die zentrale Oberseite und die Unterseite (Tafel 16A). Unkalzifizierte und kalzifizierte Cyanobakterien-Kolonien kommen nebeneinander vor (Tafel 16B). Im Oktober 2005, sechs Monate nach dem Auslegen, ist die Oberseite dichter besiedelt bzw. kalzifiziert als im September 2005 (vgl. Tafel 16B mit Tafel 17B, Tafel 17C). Allerdings ist die Besiedlungsdichte des Nukleus mit cyanobakteriellen Kolonien (kalzifiziert oder unkalzifiziert) noch nicht so weit fortgeschritten, dass die Oberfläche vollständig lückenlos besiedelt ist (Tafel 17C). Besiedlung und Kalzifizierung beschränkt sich nur auf die Oberseite (Tafel 17A). Die Nuklei sind über die Ränder hinaus (Richtung Unterseite) besiedelt und kalzifiziert (Tafel 17C).

Die Unterseite der Nuklei ist unbesiedelt, unkalzifiziert und weist sehr oft Schwarzfärbungen auf (Tafel 17A). Im Dezember 2005 sind alle Nuklei von einer bis mehrere Zentimeter mächtigen Sedimentschicht bedeckt. Die Sedimentbedeckung schließt die Oberseite und die Ränder ein, während sie auf der Unterseite fehlt (Tafel 18A). Diese Sedimentschicht ist divers besiedelt (Tafel 18B). *Ophridium versatile* (gallertige hellgrüne Gebilde), *Rivularia haematites* (dunkelgrüne halbkugelige Kolonien) und fädig bis buschig wachsenden Diatomeen-Kolonien sind neben anderen unbestimmten Organismen die Hauptbesiedler dieser lückenlosen Sedimentbedeckung.

Im März 2005 ist diese Sedimentschicht weitgehend erodiert und die Oberfläche der Nuklei wird wieder sichtbar. Nachdem die Unterseite bis dato unbesiedelt und unkalzifiziert ist, zeigt die Unterseite von einem Nukleus im März 2006 schwarz gefärbte, punktförmige Kalzifizierungen (Tafel 19A), deren Schwarzfärbung im Juni 2006 nicht mehr vorhanden ist. Dieselben punktförmigen Kalzifizierungen sind im Juni 2006 weiß und ihre Anzahl hat deutlich zugenommen (Tafel 19B).

Die winterliche Sedimentbedeckung ist im März noch nicht vollständig erodiert (Tafel 20A). Eine dünne Schicht aus feinem Sediment bedeckt die Oberfläche der Oberseite und die Ränder. Das feine Sediment akkumuliert sich um die Cyanobakterien-Kolonien herum (Tafel 20B). Wird das feine Sediment vorsichtig entfernt, kommen lebende und aktive unkalzifizierte und kalzifizierte Cyanobakterien-Kolonien zum Vorschein (Tafel 20B). Die winterliche Sedimentbedeckung muss nicht in jedem Fall bis März abgetragen sein (Tafel 21). Die Unterseite bleibt unbesiedelt und unkalzifiziert (Tafel 21A).

Es ist zu erkennen, dass sich die Besiedlung der cyanobakteriellen Kolonien von der Oberseite über die Ränder in Richtung Unterseite ausbreiten (Tafel 21A, Tafel 23A). Ein Jahr nach dem Beginn der Kalzifizierung ist die Oberfläche der Oberseite und der Ränder so dicht besiedelt und kalzifiziert, dass die Oberfläche des Nukleus fast nicht mehr zu sehen ist (Tafel 22A, Tafel 23B). Die Ränder, die zur Oberseite zählen, zeigen blaugrüne, lebende, aktive Cyanobakterien-Kolonien (kalzifiziert bzw. unkalzifiziert), während die Ränder, die zur Unterseite gehören, beige gefärbte, punktförmige Kalzifizierungen aufweisen (Tafel 22A). Die Grenze ist scharf (Tafel 22B). Auf Tafel 22C ist der Zustand des Nukleus im März 2006 dargestellt. Zu dieser Zeit

sind die Ränder, die zur Unterseite gehören, mit Eisensulfid schwarz gefärbt und die Grenze zwischen der beigen und der schwarzen Färbung entspricht nicht dem Grenzverlauf, der den Zustand im Juni 2006 (Tafel 22A) charakterisiert.

### **3.8.2 Zustand der im September 2005 ausgelegten Nuklei im Verlauf des Experimentes**

Nach dem Auslegen der Nuklei im September 2005 findet bis Oktober 2005 keinerlei cyanobakterielle Besiedlung statt (Tafel 24A). Es kommt an den „leewärtigen“ Stellen der Nukleus-Oberseite zur Ablagerung von Feinsand (Tafel 24B).

Im Dezember 2005 überzieht die winterliche Sedimentschicht alle Nuklei (Tafel 25A) auf die gleiche Weise wie oben beschrieben. Bei manipulativer Entfernung dieser winterlichen Sedimentschicht wird deutlich, dass darunter keinerlei Besiedlung oder Kalzifizierung stattfindet (Tafel 25B).

Im März 2006 ist die Sedimentschicht auf natürliche Weise weitestgehend abgetragen (Tafel 26A). Zurück bleibt feines Sediment, das von Chironomiden zum Bau von Wohnröhren genutzt wird (Tafel 26A). Obwohl keine Cyanobakterien sichtbar sind, fällt die Akkumulation des feinen Sedimentes an den Rändern der Oberseite auf (Tafel 26A). Der zentrale Teil der Oberseite ist weitgehend sedimentfrei (Tafel 26B).

Im Juni 2006, neun Monate nach Auslegen, sind die Nuklei dicht mit kalzifizierten und unkalzifizierten Cyanobakterien-Kolonien besiedelt. Allerdings nicht in der Intensität, dass die Oberfläche der Nuklei vollständig bedeckt ist (Tafel 27A). Die dichteste Besiedlung mit cyanobakteriellen Kolonien erfährt der strömungsexponierte Rand („luvwärtig“) (Tafel 27C). Die Kalzifizierungen des zentralen Teils der Nukleus-Oberseite setzen sich aus punktförmigen und flächigen Kalzifizierungsprodukten zusammen (Tafel 27B).

### **3.8.3 Zustand der im Oktober 2005 ausgelegten Nuklei im Verlauf des Experimentes**

Die im Oktober 2005 ausgelegten Nuklei sind im Dezember 2005 vollständig mit der dicken Sedimentschicht bedeckt (Tafel 28A), die der weiter oben beschriebenen entspricht. Im März 2006 ist diese Sedimentbedeckung weitestgehend auf natürliche Weise erodiert (Tafel 29A). Auch bei diesen Nuklei bleibt im März eine geringe Menge an feinem Sediment zurück, das von den Chironomiden als Baumaterial für Wohnröhren genutzt wird. Inmitten des feinen Sedimentes fehlt eine makroskopisch sichtbare Besiedlung von Cyanobakterien ebenso wie Kalzifizierungsprodukte (Tafel 29B).

Erst im Juni 2006 ist eine deutliche Besiedlung der Nuklei mit Cyanobakterien-Kolonien sichtbar (Tafel 30A). Auch in diesem Fall (Tafel 30A) ist eine dichtere Besiedlung von Cyanobakterien an den Rändern des Nukleus zu erkennen, die im Fall einer Mineralisierung punktförmig kalzifizieren. Im zentralen Teil der Nukleus-Oberseite akkumuliert sich um die cyanobakteriellen Kolonien herum feines Sediment und sorgt für eine flächige Ausbreitung von Sedimenten auf dem Nukleus (Tafel 30B).

### **3.8.4 Zustand der im Dezember 2005 ausgelegten Nuklei im Verlauf des Experimentes**

Der Zustand der im Dezember 2005 ausgelegten Nuklei entspricht im März 2006 (Tafel 31A) dem der im September 2005 und Oktober 2005 ausgelegten Nuklei. Die winterliche Sedimentschicht ist weitgehend erodiert und zurück bleiben Reste von feinem Sediment (Tafel 31A). Eine cyanobakterielle Besiedlung bzw. Kalzifizierung ist im März 2006 nicht feststellbar (Tafel 31B). Im Juni 2006 sind die Nuklei mit Cyanobakterien besiedelt (Tafel 32B). Die Ränder sind stärker besiedelt als der zentrale Teil der Nukleus-Oberseite (Tafel 32A).

### **3.8.5 Zustand der im März 2006 ausgelegten Nuklei im Verlauf des Experimentes**

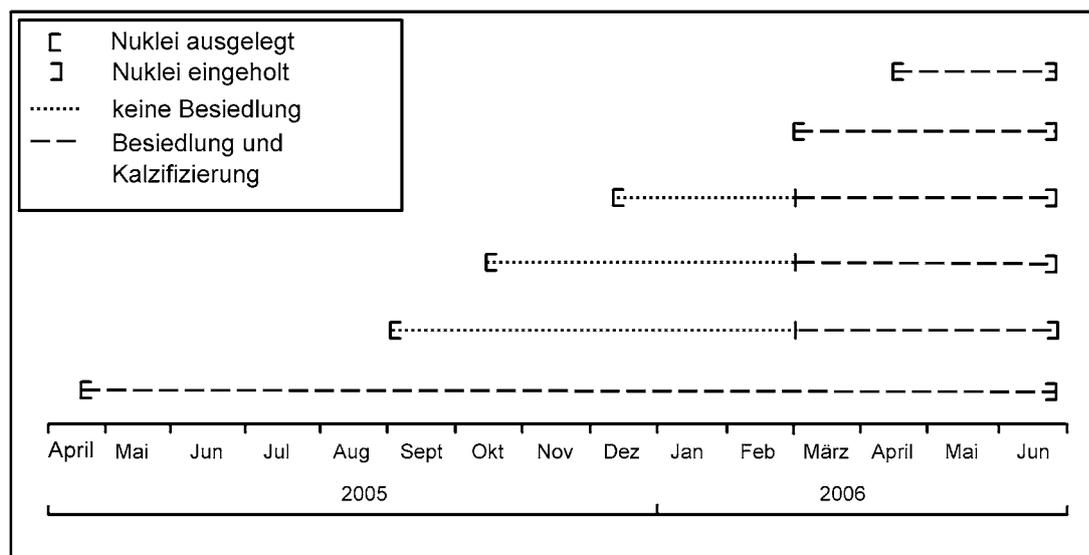
Die im März 2006 ausgelegten Nuklei zeigen im Juni 2006 eine deutliche Besiedlung mit cyanobakteriellen Kolonien (Tafel 33A), die aufgrund der geringen Besiedlungsdichte die Nukleus-Oberfläche nicht verdecken. Die cyanobakterielle Besiedlung erfolgt nicht gleichmäßig, sondern kann mehr (Tafel 33B) oder weniger dicht (Tafel 33C) sein.

### **3.8.6 Zustand der im April 2006 ausgelegten Nuklei im Verlauf des Experimentes**

Die im April 2006 ausgelegten Nuklei verweilten insgesamt nur 2 Monate in der Alz. Bis Juni 2006 findet eine cyanobakterielle Besiedlung statt, die makroskopisch nicht leicht zu erkennen ist (Tafel 34A). Diese cyanobakteriellen Kolonien sind im Durchmesser kaum mit bloßem Auge zu erkennen (Tafel 34B) und kleiner als die von Cyanobakterien-Kolonien, die sich seit März 2006 auf früher ausgelegten Nuklei etabliert haben (vgl. Tafel 34B mit Tafel 33B).

### **3.8.7 Zusammenfassende Hauptergebnisse des Wachstumsexperimentes**

Alle Nuklei, die zwischen April und September ausgelegt wurden, waren im September von einer cyanobakteriellen Gemeinschaft besiedelt (Abb. 28), im Gegensatz zu den Nuklei, die zwischen September und März ausgelegt wurden. Eine cyanobakterielle Neubesiedlung findet zwischen September und März nicht statt (Abb.28). Zwischen Oktober und Dezember werden alle Nuklei mit einer dicken Sedimentschicht bedeckt, die bis März weitestgehend abgetragen ist. Ab März nehmen Besiedlungsdichte und Kalzifizierung der cyanobakteriellen Kolonien auf allen ausgelegten Nuklei zu (Abb. 28). Nuklei, die vor dem Zeitpunkt der winterlichen Sedimentbedeckung mit einer cyanobakteriellen Gemeinschaft besiedelt waren, erhalten diese Gemeinschaft unter der winterlichen Sedimentbedeckung und erhöhen in dieser Zeit die Besiedlungsdichte. Nuklei, die zum Zeitpunkt der winterlichen Bedeckung unbesiedelt waren, blieben es auch, bis im März die winterliche Sedimentbedeckung weitestgehend erodiert war.



**Abbildung 28.** Übersicht über den Zustand der ausgelegten Nuklei hinsichtlich cyanobakterieller Besiedlung und Kalzifizierung. Ein Graph spiegelt den Zustand der 3 ausgelegten Nuklei pro Auslegedatum im Verlauf der Experimentdauer wider.

### 3.8.8 Kalzifizierungsrate

Die durchschnittliche jährliche Kalzifizierungsrate der Oberseite beträgt 0,52 mm/Jahr (Durchschnittswert der 3 Nuklei, oben gemessen) und am strömungsexponierten Rand 0,63 mm/Jahr (Durchschnittswert der 3 Nuklei, seitlich gemessen). Der Durchschnitt aller Messwerte ergibt eine jährliche Kalzifizierungsrate von 0,58 mm/Jahr (Tab. 3).

Messwert	Nukleus 1 oben (mm)	Nukleus 1 seitlich (mm)	Nukleus 2 oben (mm)	Nukleus 2 seitlich (mm)	Nukleus 3 oben (mm)	Nukleus 3 seitlich (mm)
1	0,79	0,77	0,57	0,73	0,43	0,45
2	0,46	0,82	0,64	0,67	0,38	0,43
3	0,48	0,65	1,14	0,81	0,41	0,38
4	0,51	0,62	0,71	0,64	0,25	0,51
5	0,53	0,71	0,83	0,79	0,28	0,49
6	0,58	0,67	0,54	0,72	0,1	0,67
7	0,41	0,71	0,56	0,54	0,46	0,47
8	0,50	0,63	0,6	0,67	0,48	0,53
9	0,61	0,64	0,71	0,86	0,38	0,54
10	0,56	0,81	0,49	0,88	0,58	0,61
11	0,51	0,79	0,46	0,74	0,19	0,43
12	0,86	0,34	0,62	0,65	0,39	0,48
13	0,36	0,46	0,56	0,68	0,70	0,52
14	0,42	0,68	1,03	0,91	0,35	0,46
15	0,43	0,82	0,53	0,73	0,25	0,66
16	0,64	0,73	0,64	0,61	0,33	0,45
17	1,01	0,49	0,63	0,78	0,29	0,48
18	0,32	0,56	0,51	0,68	0,16	0,54
19	0,42	0,73	0,65	0,72	0,27	0,67
20	0,53	0,45	0,50	0,68	0,30	0,69
Durchschnitt	0,55	0,65	0,67	0,73	0,35	0,52

**Tabelle 3.** Während des Experimentes kalzifizierten drei Nuklei zwölf Monate lang. Jeder Messwert gibt die kalzifizierte Schichtmächtigkeit auf dem Nukleus an. Die Messwerte unter der Bezeichnung „Nukleus oben“ wurden auf der Oberseite des Nukleus, die Messwerte unter der Bezeichnung „Nukleus seitlich“ wurden an der strömungsexponierten Seite des Nukleus ermittelt.

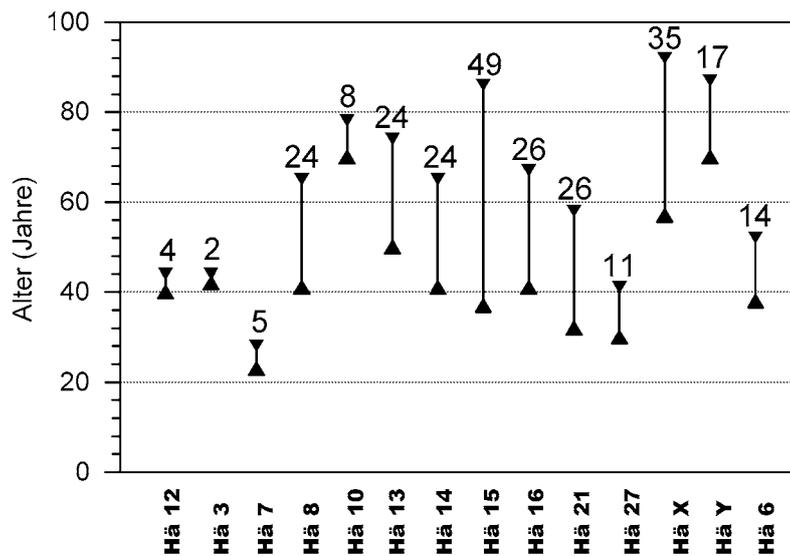
### 3.8.9 Alter

Zur Berechnung des Onkoid-Alters sind die Dickenmessungen (mm) der Kalzitfällungen um einen Kern nötig. Die Altersberechnung ist der Quotient aus der onkoidalen Dickenmessung (korrigiert) und der experimentell ermittelten, durchschnittlichen Zuwachsrate von 0,52mm/Jahr (Tab. 4).

Bezeichnung	Abb. (Tafel)	Dicke Seite (mm)	Zuwachsrate (mm/Jahr)	Alter (Jahre)	Dicke oben (mm)	Zuwachsrate (mm/Jahr)	Alter (Jahre)	Größe (mm)
Hä 12	35B	27,48	0,63	44	20,72	0,52	40	112
Hä 3	35A	27,8	0,63	44	21,59	0,52	42	83
Hä 7	35D	17,76	0,63	28	11,98	0,52	23	83
Hä 8	35E	41,03	0,63	65	21,32	0,52	41	100
Hä 10	35G	49,03	0,63	78	36,39	0,52	70	105
Hä 13	35F	46,62	0,63	74	25,72	0,52	50	113
Hä 14	36A	40,73	0,63	65	21,21	0,52	41	142
Hä 15	36C	54,64	0,63	86	19,36	0,52	37	113
Hä 16	36D	42,17	0,63	67	21,48	0,52	41	107
Hä 21	36F	36,22	0,63	58	16,80	0,52	32	114
Hä 27	36G	25,81	0,63	41	15,69	0,52	30	81
Hä X	36E	57,78	0,63	92	29,50	0,52	57	97
Hä Y	36B	54,54	0,63	87	36,48	0,52	70	88
Hä 6	35C	33,04	0,63	52	19,97	0,52	38	81

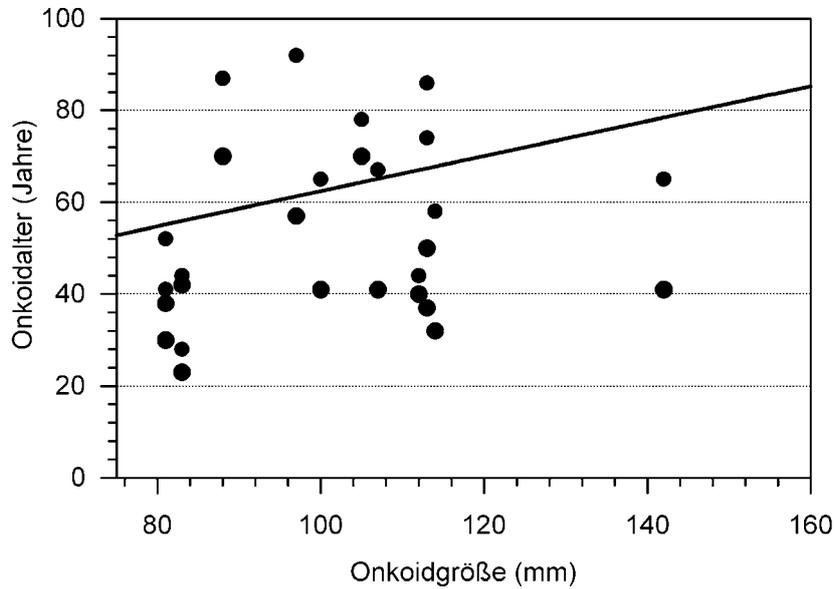
**Tabelle 4.** Anhand von 14 Onkoiden wurde das Alter der Onkoide berechnet. Der Dividend ist die Dickenmessung (Abstand zwischen Kern-Oberfläche und Onkoid-Oberfläche) (Tafel 35, Tafel 36). Divisor ist die experimentell ermittelte, durchschnittliche, jährliche Zuwachsrate.

Das Alter der Alz-Onkoide, das auf den Abstandsmessungen zwischen Kern und zentraler Oberseite basiert, schwankt zwischen 23 und 70 Jahren. Das Alter derselben Alz-Onkoide, das auf den Abstandsmessungen zwischen Kern und strömungsexponierter Oberseite ermittelt wurde, schwankt zwischen 28 und 92 Jahren. An ein und demselben Onkoid entstehen Altersdifferenzen (Abb. 29).



**Abbildung 29.** Die zweifache Altersbestimmung an ein und demselben Alz-Onkoiden (Hä) ergibt eine Differenz des Alters in Jahren, die als Zahl über dem Graphen erscheint.

Das durchschnittliche Alter von Onkoiden, die 100-111 mm groß sind, beträgt 55 Jahre. Das individuelle Alter der einzelnen Onkoide in dieser Größe schwankt zwischen 42 und 74 Jahren (Durchschnitt aus beiden Alterswerten pro Onkoid). **Alter und Größe der Alz Onkoide korrelieren positiv** (Abb. 30) mit einer statistischen Wahrscheinlichkeit von 77%.



**Abbildung 30.** Mit einer statistischen Wahrscheinlichkeit von 77% korrelieren Alter und Größe der Alz-Onkoide positiv miteinander. Die Regressionsgerade folgt der Gleichung  $y = 0,381x + 24,3$ .

## **4.DISKUSSION**

### **4.1 Die Morphogenese der modernen Süßwasser-Onkoide aus der Alz**

Alle Steine und Gesteinstypen, die offensichtlich unter dem Einfluss eines Biofilms oder einer mikrobiellen Matte erzeugt wurden, sind Mikrobialithe (KRUMBEIN et al. 2003). Die modernen Süßwasser-Onkoide der Alz gehören eindeutig zu den Mikrobialithen (sensu BURNE & MOORE 1987), denn ihre Strukturen sind organosedimentären Ursprungs und gehen aus der mikrobiell dominierten Interaktion einer sehr diversen benthischen Gemeinschaft mit den umgebenden Umweltbedingungen hervor (Kapitel 4.2, HÄGELE et al. 2006). Mikrobialithe schließen bisher biogene Stromatolithe, Thrombolithe, Dendrolithe, Oolithe, BIFs (banded iron formation) und Erze ein. Ihre Bildung erfolgt entweder durch das Fangen und Binden von allochthonen Sedimenten oder durch die Fällung autochthoner Sedimente innerhalb des Biofilms bzw. der mikrobiellen Matte (KRUMBEIN et al. 2003, SHEEHAN & HARRIS 2004). NEU (1994) behauptet, dass mikrobielle Matten typische Biofilm-Systeme sind und vereinheitlicht beide Zustandsformen. KRUMBEIN et al. (2003) trennen mikrobielle Matten strikt von Biofilmen. Demnach ist ein Biofilm sensu strictu eine einzelne Lage von Organismen, eingebettet in eine EPS-Matrix. Der Mattencharakter entsteht erst nach dem Etablieren von mehreren aufeinanderfolgenden Lagen, in denen jeweils verschiedene Organismen dominieren. Die Alz-Onkoide verfügen in jedem Fall mindestens über einen Biofilm, jedoch ist eine Zonierung, die aus der vertikalen Anordnung verschiedener Arten resultiert, keine Seltenheit (siehe Kapitel 4.2).

Sowohl die morphologische Komplexität der Architektur im Bereich der Mikro- und Mesoskala (Tafel 2-10) als auch die strukturelle Individualität der Mesostruktur der Alz-Onkoide (Tafel 2-4) zeigen, dass die Faktoren, die zum Wachstum der Onkoide führen, auf kleinstem Raum in der Art und Weise variieren können, dass sich daraus die heterogene Struktur ergibt. Diese Strukturierung der Alz-Onkoide entsteht während des Ablaufs der grundlegenden 6 Hauptprozesse, die generell zur Bildung der Alz-Onkoide führen: (1) Ein divers besiedelter Biofilm etabliert sich um einen Nukleus. (2) Eine biologisch beeinflusste Mineralisierung in einem dafür geeigneten aquatischen Milieu sorgt für die Kalzifizierung des Biofilms. (3) Neubesiedlung und Neuetablierung eines nachfolgenden Biofilms auf der kalzifizierten Oberfläche sowie dessen Kalzifizierung führen zu einer progressiven Ablagerung von Kalziumkarbonat, das in seiner Gesamtheit das onkoidale Massenkarbonat darstellt. Die kalzifizierenden Cyanobakterien ordnen sich dabei in Straten an, die sich im Zuge der progressiven Karbonat-Akkretion in Richtung Oberfläche ineinander verschieben, ähnlich einem Teleskop, solange bis jede Art den für sie optimalen Platz besiedelt (vgl. Abb. 31). (4) Die gallertigen Eigenschaften der Biofilm-Matrix fangen gleichzeitig detritische Partikel ein und binden sie. (5) Zu jeder Zeit beeinflussen die Biofilm-Bewohner mit ihren Lebensprozessen (Metabolismus, Bioturbation) die Biofilm-Eigenschaften und tragen zum Wachstum oder zur Bioerosion der Onkoide bei. (6) Eine Zementierung verfestigt die Partikel und ermöglicht die Langzeiterhaltung.

#### **4.1.1 Mikrostruktur**

Die Mikrostruktur eines Biofilms ist nicht einheitlich in Raum und Zeit. Zur Strukturierung des Alz-Onkoid-Biofilms tragen Cyanobakterien, Algen, Metazoen und mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit heterotrophe Bakterien bei (HÄGELE 2004, HÄGELE et al. 2006). Heterotrophe Bakterien, Cyanobakterien und Diatomeen produzieren extrazelluläre polymere Substanzen (EPS), die neben den geeigneten abiotischen Bedingungen (CASTANIER et al. 1999, GARCIA-PICHEL et al. 2004, KILE et al. 2000) und den physiologischen Prozessen (MERZ 1992,

MERZ-PREISS 2000, MERZ-PREISS & RIDING 1999) der Onkoid-Bewohner einen entscheidenden Beitrag zur Kalzifizierung des Biofilms liefern (ARP et al. 2003). Während die mikrobielle Tätigkeit geeignete geochemische Bedingungen für die Kalzifizierung entwickelt (HÄGELE 2004), übernimmt die EPS der Mikroorganismengemeinschaft die Regulierung der Kalzifizierung (DECHO & KAWAGUCHI 2003). Die EPS reguliert folglich auch die Mikrostruktur des gefälltten Kalkes. Die Mikrostruktur der Alz-Onkoide wird unter anderem von den Eigenschaften, Prozessen und Strukturen der EPS-Matrix vorgegeben. Die EPS-Matrix ist auf molekularer, nanoskopischer und mikroskopischer Ebene heterogen. Diese Eigenschaft der EPS läßt sich mit Hilfe einer Toluidin-Blau-Färbung lichtmikroskopisch veranschaulichen (REITNER et al. 2006). Die Mikrostruktur des onkoidalen Massenkarbonates ist ebenfalls heterogen und aus verschiedenen Kalzifizierungsmustern und Lücken aufgebaut (Tafel 5-10). Eindeutige Kalzifizierungsmuster hinterlassen die Cyanobakterien-Arten *Schizothrix calcicola* (Tafel 7C, Tafel 10G), *Calothrix gypsophila* (Tafel 10E), *Rivularia haematites* (Tafel 5C, Tafel 10A, 10B, 10C, 10D), *Pleurocapsa minor* (Tafel 6A), *Homoeothrix crustacea* (Tafel 7C, 7E, Tafel 8F, Tafel 10A, 10F), *Leptochaete crustacea* (Tafel 5A, Tafel 7E, 7F, Tafel 8D, Tafel 9F, Tafel 10G).

Die Kalzifizierung betrifft nie die cyanobakteriellen Zellen direkt, sondern beschränkt sich nur auf die EPS, die die Zellen umhüllt. Die Kalzifizierung der EPS zu einem Zeitpunkt, in dem die Zellen des Cyanobakteriums intakt sind, konserviert nach Tod und Zerfall dieses Cyanobakteriums einen Hohlraum innerhalb der Verkalkung. Der Hohlraum entspricht der Form und den Ausmaßen des einst darin vorhandenen Cyanobakteriums (Tafel 5C, Tafel 6B, 6C, Tafel 10E). Die Bedeutung solcher „Geisterstrukturen“ liegt in dem Hinweis, dass die Kalzifizierung im lebenden Zustand oder sehr kurz nach dem Tod, d.h. kurz vor jedweder Zersetzung stattgefunden hat. Anderenfalls würde dieser Hohlraum kollabieren oder gar nicht erst entstehen, um solche „Geisterstrukturen“ (Tafel 6B, 6C) hinterlassen zu können.

Neben den gut zuordnungsfähigen Strukturen existieren unspezifische Verkalkungsmuster. Ursächlich für die unspezifischen Verkalkungsmuster kann eine Organomineralisierung sein (DEFARGE et al. 1996), die eine Mineralisierung von nicht lebendem, organischem Material und ohne offensichtlichen direkten Einfluss von lebenden Zellen bedeutet. REID et al. (2000) haben geschlussfolgert, dass Mikrobialithe durch die Lithifizierung einer amorphen EPS gebildet werden können und das offensichtliche Fehlen von bakteriellen Mikrofossilien in präkambrischen Stromatolithen auf die Organomineralisierung zurückgeführt werden kann (REID et al. 2000).

Prinzipiell wird organisches Material von heterotrophen Bakterien abgebaut. Heterotrophe Bakterien sind bekannt für ihre Fähigkeit, die Fällung von Kalziumkarbonat zu induzieren (CHAFETZ & BUCZYNSKI 1992). HAMMES & VERSTRAETE (2002) haben verschiedene kalzifizierende Bakterienarten aufgelistet. BOQUET et al. (1973) gehen davon aus, dass unter geeigneten Umweltbedingungen alle Bakterien zur Karbonatfällung fähig sind und diese letztendlich nichts anderes als ein unerwünschtes Nebenprodukt des bakteriellen Stoffwechsels darstellt. Jedoch sind die Fällungsprodukte nicht von jenen zu unterscheiden, die Cyanobakterien bilden (CHAFETZ 1994). Darüberhinaus berichtet CHAFETZ (1994), dass die Kalzifizierung in Folge der destruktiven Tätigkeit heterotropher Bakterien an toten Cyanobakterien schneller und in größerem Ausmaß stattfindet als an lebenden Cyanobakterien. Dieses Phänomen kann die sehr sporadische Verteilung von  $\text{CaCO}_3$ -Kristallen im äußeren, weichen Biofilm erklären, in dem die meisten cyanobakteriellen Zellen lebend anzutreffen sind. Abgesehen von *Rivularia haematites* (Tafel 13A), kalzifiziert die frisch sezernierte EPS von *Schizothrix calcicola*, *Phormidium incrustatum*, *Calothrix gypsophila*, *Homoeothrix crustacea*, *Lepidochaete crustacea* und *Pleurocapsa minor* nicht. Dieses Nichtkalzifizieren der frischen EPS wurde auch von DECHO & KAWAGUCHI (2003) beobachtet. Sollte, wie von CHAFETZ (1994) dargestellt, der Schwerpunkt

der cyanobakteriellen Kalzifizierung auf der Aktivität der vergesellschafteten heterotrophen Bakterien liegen, scheinen einige Cyanobakterien-Arten im lebenden Zustand in der Lage zu sein, sich gegen die bakterielle Zersetzung der eigenen Substanz zu schützen und damit einer Kalzifizierung im lebenden Zustand vorzubeugen. Das Vorkommen von Kalzifizierungen heterotropher Bakterien ist auch bei den Alz-Onkoiden nicht auszuschließen (Tafel 5C). Der unter dem weichen Biofilm gelegene kalzifizierte Biofilm der Alz-Onkoide (Tafel 11C) enthält neben dem noch locker angelegten Kalzit endolithische Cyanobakterien, die dort *in-situ* Kalzifizierungsprozesse herbeiführen können (HÄGELE 2004, HÄGELE et al. 2006). Nach CHAFETZ (1994) ist es aber ebenfalls denkbar, dass in diesem kalzifizierten Biofilm heterotrophe Bakterien die Kalzifizierung im Zuge der Abbauprozesse der Biofilmüberreste übernehmen und auf den Kalzifizierungsprodukten von Cyanobakterien ihr eigenes Karbonat fällen (Tafel 5C). Heterotrophe Bakterien sind sehr wahrscheinlich als große Fraktion an der Zusammensetzung der Mikroorganismengemeinschaft der Alz-Onkoide beteiligt. Ein anschaulicher Nachweis über die Häufigkeit und die räumliche Verteilung von Bakterien im Onkoid-Biofilm gelingt mit Hilfe der Widefield Dekonvolutions-Epifluoreszenz Mikroskopie (WDEM) verbunden mit der Fluoreszenz In Situ Hybridisierung (FISH) (MANZ et al. 2000). Mit Hilfe der 16 rRNA Sequenzierung können Bakterien identifiziert werden (HAMMES et al. 2003). Beide Methoden konnten im Rahmen dieser Studie nicht zum Einsatz kommen.

Neben den Cyanobakterien und heterotrophen Bakterien sind auch Diatomeen an der EPS-Produktion des onkoidalen Biofilms beteiligt. Jedoch ist eine direkte Kalzifizierungstätigkeit von Diatomeen, wie sie von WINSBOROUGH et al. (1994) und RIDING (1990) gezeigt wird, für die Alz-Onkoide weder mit dem Lichtmikroskop (siehe Kapitel 4.2) noch mit dem REM (Tafel 6A, 6F) nachweisbar. Wenn auch eine Kalzifizierung in unmittelbarer Nähe der Onkoid-besiedelnden Diatomeen nicht nachzuweisen ist, kann die Diatomeen-EPS trotzdem an der Organomineralisation beteiligt sein. Diatomeen sezernieren EPS, um zu migrieren. Während des Vollziehens der Ortsveränderung bleibt EPS auf dem Migrationspfad zurück, akkumuliert dort und bietet die substantielle Grundlage für eine Organomineralisierung. Auf diese Weise können Kalzifizierungsprodukte unterhalb und zwischen den Diatomeen vorkommen, müssen jedoch nicht direkt an den Frusteln gefällt werden (Tafel 6D).

Die Mikrostruktur des Massenkarbonates setzt sich aber nicht nur aus Bereichen zusammen, in denen offensichtlich eine Kalkfällung stattfinden konnte, sondern auch aus lückenhaften Bereichen, in denen eine Kalkfällung ausgeblieben ist. Diese Lücken sind primär oder sekundär entstanden. Die sekundären Lücken können bis zu 50% der Mikrostruktur einnehmen (Tafel 9A, 9B) und für eine hohe Porosität sorgen. Bei der Entstehung sekundärer Lücken spielt die Bioturbation die entscheidende Rolle. Folgen der Bioturbation sind die Auflösung der onkoidalen Mikrostruktur (Tafel 9A), die bruchstückhafte Abspaltung von Teilen des Massenkarbonates (Tafel 9F, 9G), die Unterbrechung von ablaufenden Kalzifizierungsprozessen (Tafel 9H), die Verschleppung von Karbonatpartikeln und der Eintrag von siliziklastischem Material (Tafel 9C, 9D) bis hin zur Resedimentation von autochthonem, detritischem Material, das keinerlei Verkalkungsmuster aufweist. All das hat ebenfalls Auswirkungen auf die Gestaltung der Mikrostruktur. Primär angelegte Lücken sind der deutlichste Hinweis darauf, dass die Kalzifizierungsprozesse im Biofilm der Alz-Onkoide weder uniform noch ubiquitär ablaufen. Primäre Lücken ergeben sich einerseits aus den oben erwähnten „Geisterstrukturen“ (Tafel 5C, Tafel 6B, 6C, Tafel 10E), da der Zellinhalt von der Kalzifizierung ausgeschlossen bleibt. Andererseits existieren offensichtlich Faktoren, die innerhalb der EPS-Matrix des Biofilms zum Ausbleiben der Kalzifizierung führen.

Von entscheidender Bedeutung kann dabei die Architektur des weichen Biofilms sein. Die Architektur des weichen Biofilms der Alz-Onkoide stellt sich auf Änderungen in der umgebenden Umwelt ein (NEU et al. 2003). Der Biofilm der Alz-Onkoide entwickelt sich unter dem Einfluss einer turbulenten Strömung. NEU & LAWRENCE (1997) und LAWRENCE et al. (2000) haben den Einfluss der Hydrodynamik auf die Architektur von Biofilmen in Fließgewässern untersucht und fanden heraus, dass sich die Mikrokolonien unter dem Effekt von turbulenten Bedingungen als dreidimensionale Biofilm-Strukturen ausbilden, die sich in Form von Bergen und Tälern in Fließrichtung ausrichten (NEU et al. 2003). Kalzifizieren die so angeordneten Mikrokolonien, kann die Strömung als regulierender Faktor in der Mikrostrukturierung der Alz-Onkoide angesehen werden. Ein regelmäßiges Berg-und-Tal-Verkalkungsmuster ist nicht zu erkennen. Dennoch könnte die Strömung den Biofilm so gestalten, dass sich damit die undulierende Anordnung des palisadenartigen Verkalkungsmusters (Tafel 7A) erklären lässt. Andererseits spricht die zufällige Verteilung diverser Verkalkungsmuster in unlaminieren Karbonat-Bereichen (Tafel 8C) dafür, dass sich der Biofilm immer wieder neu in der Strömung ausrichtet.

Aber nicht nur die Strömung kann die EPS-Matrix der Alz-Onkoide strukturieren, sondern auch die Auswirkungen der Lebensaktivitäten Höherer Organismen (Kapitel 4.2, COSTERTON & STOODLEY 2003; NEU et al. 2003). Grazing reduziert die autotrophen und polymerischen Bestandteile des onkoidalen Biofilmes (NEU et al. 2003). Die Biomasse der heterotrophen Bakterien in der beweideten Region wird hingegen erhöht (LAWRENCE et al. 2002). Prinzipiell ist ein cyanobakteriell dominierter Biofilm gegen die totale Abweidung aufgrund der cyanobakteriellen Toxine geschützt (DOWELL KEARNS & HUNTER 2000; HEYDUCK-SÖLLER & FISCHER 2001; KAEBERNICK & NEILAN 2001; NEU et al. 2003). Diese cyanobakteriellen Toxine sichern einen gewissen Bestand an EPS (NEU et al. 2003), der bei Kalzifizierung zum Wachstum der Alz-Onkoide beiträgt. Darüberhinaus entscheiden die molekularen Eigenschaften der onkoidalen EPS über die Fällung oder die Hemmung der Fällung von Kalziumkarbonat. Diese molekularen Eigenschaften der EPS-Matrix basieren auf der Interaktion seiner chemischen Bestandteile untereinander und deren Interaktion mit dem umgebenden aquatischen Medium. Diese Interaktionen sind so komplex und divers, dass über die genauen molekularen Zusammenhänge und Abläufe der EPS-Kalzifizierung bisher kein allgemein gültiges Schema entwickelt werden konnte. Dennoch bringen zahlreiche Studien die molekularen Eigenschaften der EPS in Verbindung mit der Kalzifizierung (ARP et al. 2003; DECHO & KAWAGUCHI 2003; DEFARGE et al. 1994; PENTECOST & RIDING 1986; REITNER et al. 2000).

Mikrobielle exopolymere Substanzen bestehen im Wesentlichen aus 2 Komponenten: sauren Polysacchariden und Proteinen (KAWAGUCHI & DECHO 2002). Es gibt aber auch einige wenige Anteile anderer organischer und anorganischer Bestandteile (SELLERS et al. 1988; SUTHERLAND 1990). Frühere Arbeiten haben spekuliert, dass die Bestandteile der EPS die Karbonatfällung in Stromatolithen hemmen können (ARP et al. 1999). Das ist ein unumgänglicher Aspekt, weil die Mikrostruktur der Alz-Onkoide neben den  $\text{CaCO}_3$ -Strukturen ein hohes Maß an primären Lücken aufweist (Tafel 5-10). Ein ubiquitäres und uniformes  $\text{CaCO}_3$ -Fällungspotential der EPS würde die Entstehung solcher primärer Lücken nicht zulassen, weil das Karbonat einheitlich strukturiert wäre. Der Biofilm der Alz-Onkoide erlaubt offensichtlich eine Koexistenz von Räumen, in denen die  $\text{CaCO}_3$ -Fällung stattfindet, direkt neben solchen, in der keine Fällung stattfindet. Die Ursache dieser Koexistenz liegt unter anderem auch in den molekularen Eigenschaften der EPS-Komponenten, die sich unterschiedlich in Bezug auf eine Kalzifizierung verhalten.

Viele Polysaccharide der EPS sind sauer aufgrund von Uronsäuren, wie D-Glucuronsäure, D-Galacturonsäure und D-Mannuronsäure (DECHO 1994). In frisch gebildeter EPS bindet die negativ geladene Uronsäure die positiv geladenen  $\text{Ca}^{2+}$ -Ionen und bildet mit ihnen Komplexe. Die

Komplexbildung verringert die Konzentration an freiem Kalzium, so dass eine Fällung erschwert oder verhindert wird. Auch die IC-Hypothese (IC = immobilized-matrix/crystal nucleation) erklärt, dass die Bausteine der EPS die Kalzifizierung beeinflussen können (DECHO & KAWAGUCHI 2003). In diesem Zusammenhang durchgeführte Labor-Studien zeigen, dass gelöste EPS die Fällung hemmt (WHEELER et al. 1981), während dieselbe EPS, an einem Substrat anhaftend, die Fällung von  $\text{CaCO}_3$  begünstigt (CAMPBELL et al. 1989; LINDE et al. 1989; WHEELER et al. 1981). Das ist ein Hinweis auf den Einfluss der Tertiärstruktur der EPS (Tertiärstruktur = Begriff aus der Biochemie, der eine molekulare Strukturierung definiert) auf das Kalzifizierungspotential des onkoidalen Biofilms. Die Tertiärstruktur eines Polymers wird von den zusammensetzenden Molekülen festgelegt. DECHO (1994) unterteilt die Tertiärstruktur der Expolymere aus Gründen der Anschaulichkeit in 3 physikalische Zustände, die sich in ihrem Wassergehalt voneinander unterscheiden:

1. als kondensiertes Gel
2. als loser Schleim
3. als kolloidale Lösung

Allerdings existieren in der Natur auch alle Übergänge.

Gele werden gebildet, wenn die geordneten Bereiche der Tertiärstruktur, die stärker strukturiert und weniger hydratisiert sind, dominieren. Lösungen liegen vor, wenn die ungeordneten Bereiche der Tertiärstruktur stärker hydratisiert, weniger strukturiert und weniger stabil sind. Grund dafür sind die Polysaccharide, die teils hydrophil und teils hydrophob sind (CHRISTENSEN et al. 1985). Die relative Menge der hydrophilen und hydrophoben Polysaccharide zueinander entscheidet also darüber, wie hoch der Wassergehalt der Tertiärstruktur ist.

Befindet sich die EPS in Lösung, kann eine erhöhte Verfügbarkeit der funktionellen Gruppen verantwortlich dafür sein, dass die  $\text{CaCO}_3$ -Fällung behindert wird, weil die funktionellen Gruppen mit den  $\text{Ca}^{2+}$  Ionen Komplexe bilden. Angeheftet an ein Substrat können die funktionellen Gruppen räumlich blockiert sein und die  $\text{Ca}^{2+}$ -Ionen bleiben frei, um sich bei entsprechendem Mikromilieu mit den Karbonationen zu  $\text{CaCO}_3$  zu verbinden (DECHO 1994). Enzymatische Reaktionen, hervorgerufen durch heterotrophe Bakterien, können ebenfalls eine Zustandsänderung der Tertiärstruktur herbeiführen und damit die Kalzifizierung beeinflussen, denn aufgrund der enzymatischen Abbauvorgänge wird die räumliche Konstellation der EPS-Komponenten (Tertiärstruktur) verändert. Das kann bis zur Verflüssigung führen, aber wenigstens eine Unordnung der EPS-Komponenten verursachen. Die ungeordneten Bereiche sind schneller für die enzymatische Hydrolyse angreifbar als die geordneten Bereiche (DECHO 1994). Nehmen die ungeordneten Bereiche zu, wird die Kalzifizierung vermindert und Lücken können entstehen. Andererseits führt die Zersetzung der EPS zum Anstieg des  $p\text{CO}_2$  und zur Mobilisierung der einst an der EPS gebundenen  $\text{Ca}^{2+}$  Ionen (VISSCHER et al. 2000). Eine Karbonatfällung ist die Folge. Allein an diesen gegensätzlichen Auswirkungen ist zu erkennen, dass Fragen in Bezug auf die molekularen Prozesse der Kalzifizierung von EPS allgemein und folglich auch von Onkoiden bis dato unbeantwortet bleiben müssen.

Der physikalische Zustand der Tertiärstruktur wirkt auch auf die Fähigkeit der im Onkoid-Biofilm suspendierten Zellen, zu akkumulieren oder zu dispergieren (DECHO 2000a). Kalzifizieren die suspendierten Zellen in akkumuliertem Zustand, sind die Verkalkungen dichter gepackt als in dispergiertem Zustand (Tafel 7E). Folglich führt der dispergierte Zustand zu einem lockeren Verkalkungsmuster bis hin zu Lücken in der Mikrostruktur. Das erklärt, warum einige onkoidale Verkalkungsmuster aneinander anschließen (Tafel 7E) oder Zwischenräume ausbilden (Tafel 7D).

Der physikalische Zustand der Tertiärstruktur der EPS und folglich auch die Fähigkeit der EPS zu kalzifizieren ist temperaturabhängig. REES (1976) fand heraus, dass eine ansteigende Temperatur für den Übergang der geordneten Tertiärstruktur (Gel) in eine ungeordnetere Tertiärstruktur (Lösung) verantwortlich ist. Die Temperaturschwankungen der Alz im Verlauf eines Jahres sind enorm. Die maximale Amplitude der Wassertemperatur zwischen den Jahren 1981-2004 beträgt  $24,8^{\circ}\text{C}$  (Abb. 24 Alz). Da die Alz-Onkoide während des gesamten Jahres mit einem lebenden Biofilm ausgestattet sind, kann der Temperatureffekt sowohl die räumliche Verteilung der suspendierten Organismen und deren Kalzifizierungsmuster beeinflussen als auch auf die Kohäsionskraft der onkoidalen Sedimente einwirken. Nach REES (1976) entstünden im Sommer locker gepackte Verkalkungsmuster und mehr Lücken als im Winter. In einige Arbeiten über saisonal zyklische Karbonat-Laminae wird jedoch die Bildung von locker gepackten Verkalkungsmustern mit Lücken der kalten Saison zugeschrieben (ARP et al. 2001; KANO et al. 2003; SZULC & SMYK 1994).

In Kapitel 4.4 räumen das  $\delta^{18}\text{O}$ -Signal ein Wachstum der Alz-Onkoide während der Sommermonate ein. Demnach würden die locker kalzifizierten Bereiche des Palisaden-Musters im Winter entstehen, da es im Winter nur zu einer Verhärtung der bereits bestehenden Karbonate und nicht zu einer fortschreitenden Ausfällung kommt, während die dichter kalzifizierten Bereiche die ausgedehnte Ausfällung im Sommer unterstreichen (Tafel 8B, 8G). Die Abhängigkeit der Dichte der onkoidalen Verkalkungsmuster von der Temperatur ist nur schwer nachzuweisen, weil saisonal-zyklische Laminae fehlen und damit keine praktikable Identifikationsmöglichkeit von onkoidalen Winter-oder Sommerkarbonate existieren. Da ein und dasselbe Kalzifizierungsmuster Variationen in der Dichte zeigt (Tafel 8B, 8G), darf die Möglichkeit einer Temperaturabhängigkeit nicht außer Acht gelassen werden. Andererseits kann diese Variation in dem variierenden Wachstum und der abweichenden Gestalt der  $\text{CaCO}_3$  Kristalle begründet liegen. Beides wird von der EPS reguliert (WADA et al. 1993). Die Vorstellung von sommerlich ablaufenden Kalzifizierungsprozessen dürfte in Anbetracht der geochemischen Parameter der Alz (Abb. 13, 16, 17, 18) und der Wassertemperatur (Abb. 22) kaum Schwierigkeiten verursachen. Es muss jedoch erwähnt werden, dass die Arbeiten von ARP et al. (2001); KANO et al. (2003), SZULC & SMYK (1994) eine Karbonatfällung im Winter beschreiben.

Primär angelegte Lücken im Karbonat der Alz-Onkoide können sekundär geschlossen werden. WINSBOROUGH et al. (1994) beschreiben aus modernen Süßwasser-Stromatolithen in Mexiko, dass die Interstices, die bei der Zersetzung von cyanobakteriellen Material entstehen, sekundär mit anderen Cyanobakterien-Arten aufgefüllt werden oder offen bleiben können. Die endolithischen Cyanobakterien und die enge Verknüpfung der bakteriellen Stoffwechsel-Aktivitäten werden in den Exuma Stromatolithen als Voraussetzung zur Lithifizierung der Oberflächenmatte angesehen (DECHO & KAWAGUCHI 2003).

Abgesehen von den geschilderten autochthonen Sedimentationsvorgängen in der EPS-Matrix bindet die EPS des onkoidalen Biofilms eine signifikante Fraktion von allochthonen anorganischen und abiotischen Substanzen und Sedimenten (CHARACKLIS & MARSHALL 1990). Die Mineralogie der Alz-Onkoide zeigt neben der Dominanz von Kalzit auch die Inkorporation von allochthonem detritischen Material (Abb. 5). Die cyanobakterielle EPS spielt aufgrund ihrer klebrigen Eigenschaften beim Einfangen von allochthonen Sedimenten zwar eine Rolle, aber das Netzwerk aus filamentösen Cyanobakterien fängt die allochthonen Partikel eher ein als die klebrige EPS (REID et al. 2000; STAL 1994). Um in den Bestand des Onkoidmaterials einzugehen, werden die allochthonen Sedimente nicht nur eingefangen, sondern auch fixiert. Die Fixierung der Sedimente im Biofilm durch Mikroorganismen wurde von PATERSON (1994) mit dem Begriff „Biostabilisierung“ belegt. Die Biostabilisierung erhöht die Resistenz von

mikrobiell verflochtenen Sedimentoberflächen vor Erosion, reduziert aber auch den Stoffaustausch zwischen Onkoid-Sediment und Wasser (GERDES et al. 2000; NOFFKE et al. 2001). Besonders die stratifizierte Besiedlungsstrategie der onkoidalen Cyanobakterien (HÄGELE 2004, HÄGELE et al. 2006) minimiert die zerstörerische Wirkung der Erosion der Onkoid-Oberfläche. Bei reduzierter Erosionswirkung bleibt die primäre Struktur erhalten und in den porösen Onkoiden können sich endolithische Organismen ansiedeln. Diese Cryptohabitate werden von anderen Cyanobakterien und Bakterien besiedelt, die dort zur weiteren Sedimentstabilisierung oder zur Bioerosion beitragen können.

Eine Sedimentstabilisierung in den Alz-Onkoiden ist für die Erhaltung der Alz-Onkoide in dem erosiven Milieu von großer Bedeutung. Verliert die Sedimentstabilisierung an Effektivität, sorgen die Prozesse der Bioerosion solange für den onkoidalen Substanzabbau, bis das Onkoid vollständig erodiert ist. Nach NOFFKE (2003) begründet sich der Stabilisierungseffekt von filamentösen Cyanobakterien, die am Wachstum der Alz-Onkoide großen Anteil haben (Tafel 7-10), auf verschiedene Weise. (1) Die EPS versiegelt die Onkoid-Oberfläche und verringert den Reibungseffekt zwischen der Wasserströmung und der abgelagerten Oberfläche. (2) Die Filamente bilden ein dichtes Netzwerk um die Mineralpartikel. (3) Die EPS verklebt die in ihr enthaltenen Partikel und fixiert sie. Bei Ausbleiben der Sedimentstabilität durch Biostabilisierung kann sich die Bilanz von Onkoid-Aufbau in Richtung Onkoid-Erosion verschieben. Die Alz-Onkoide würden zunehmend erodiert. Die frühe Kalzifizierung und Lithifizierung der Alz-Onkoide begünstigt das Erreichen ihrer imposanten Größe in einer turbulenten Umgebung mit Fließgeschwindigkeiten bis 0,95 m/s (Abb. 20).

Auch der bereits oben erwähnte physikalische Zustand der Tertiärstruktur der EPS beeinflusst die kohäsive Stabilität von Sedimenten, die innerhalb der Matrix gefällt und/oder eingefangen und gebunden werden (DECHO 1994). Wird die EPS-Matrix hydrolysiert, verursacht das den Verlust der Kohäsionskraft der Zellen und der eingebetteten Sedimente untereinander (TAGO & AIDA 1977). Das bedeutet, die Viscoelastizität (COSTERTON & STOODLEY 2003) eines onkoidalen Biofilms entscheidet nicht nur über die Orte der onkoidale Fällung von  $\text{CaCO}_3$  und der Fällungshemmung, sondern ist auch für die Stabilisierung der authochthon gefällten und eingefangenen allochthonen Sedimente verantwortlich.

Doch die ultimativste Form der Sedimentstabilisierung durch Biofilme ist wahrscheinlich ihre Kalzifizierung (STAL 1994a). Die Fällung von Kalziumkarbonat führt zur Lithifizierung des Biofilms, die biogen (siehe oben) oder anorganisch in Form von Zementen (Tafel 10H) erreicht werden kann. Der pH-Wert (Abb. 13), die relativ konstanten Konzentrationen von Kalzium und Magnesium im Wasser (Abb. 14, 15) und die in der EPS zahlreich vorhandenen Kristallisationskeime sind geochemische Voraussetzungen für eine Kalkfällung, die selbst bei optimalen Werten nicht stattfinden muss. Paradebeispiel dafür sind die modernen Stromatolithe der Shark Bay, in denen trotz der hohen pH-, Kalzium- und Magnesium-Werte eine biogene  $\text{CaCO}_3$  Fällung in den Hintergrund tritt und diese Stromatolithe hauptsächlich aufgrund von Fangen und Binden von Sedimenten wachsen (RIDING 1994). In Süßwassermilieus ist ein Sättigungsindex von 1 für Kalzit ( $\text{SI}_{\text{Cc}} = 1.0$ ) grundlegende Voraussetzung für die Kalzifizierung des Biofilms (ARP et al. 2003). Die Bestimmung des Sättigungsindex kann mit dem Computerprogramm PHREEQC (PARKHURST 1995) durchgeführt werden, konnte aber im Rahmen der vorliegenden Studie nicht eingesetzt werden. Mit Hilfe dieser Methode hätte geklärt werden können, ob die geochemischen Bedingungen ein Onkoid-Wachstum während des gesamten Jahres zulassen.

Zusammenfassend können folgende Aussagen getroffen werden. Die Entstehung der Mikrostruktur basiert auf: (1) abiotischen Umweltbedingungen, (2) der Struktur der EPS mit den suspendierten Organismen, den molekularen Eigenschaften, der Architektur des Biofilms, den physikalischen Eigenschaften der Tertiärstruktur, (3) spezifischen und unspezifischen biogenen Verkalkungsmustern, Organomineralisation, Fangen und Binden von Sedimenten, (4) Abweidung, Bioturbation und Metabolismus der Metazoa und (4) Sedimentstabilität durch Biostabilisierung.

### 4.1.2 Mesostruktur

Mesostrukturelle Eigenschaften von Onkoiden wurden oft studiert und ihre Interpretationen als Indikatoren für fossile Sedimentationsprozesse herangezogen. PERYT (1977) verband das Auftreten der *Girvanella*-dominierten Onkoide in den Raibler Schichten mit einem generellen Sedimentationsstopp in der umgebenden Landschaft. Klassifiziert wurden fossile Onkoide auf der Grundlage ihrer Morphologie und Struktur von WOLF (1965), DRAGASTAN (1969) und DAHANAYAKE (1977). Eine morphologische Klassifikation von rezenten Onkoiden schlugen LOGAN et al. (1964) vor.

Die Untersuchung der Mesostruktur des onkoidalen Massenkarbonates betrifft alle bereits mit bloßem Auge sichtbaren Strukturen im Millimeter bis Zentimeter-Bereich. In dieser Skala trennt sich das onkoidale Massenkarbonat in dichte Karbonatbereiche, die keine Löcher enthalten (Tafel 2-4) von porösen Karbonatbereichen mit Löchern, Lücken, Hohlräumen und Organismenresten entsprechender Größe (Tafel 2-4). Während die dichten Karbonatbereiche laminiert sein können, zeigen die porösen Bereiche mesoskopisch keinerlei Laminierung. SZULC & SMYK (1994) haben moderne Süßwasser-Stromatolithe untersucht und das Alternieren von dichten und porösen Laminae einer ökologischen Sukzession der Stromatolith-bildenden Organismen im saisonalen Verlauf eines Jahres zugeschrieben. Dabei spielen das saisonal gehäufte Vorkommen von *Schizothrix* sp. im Sommer (dichte Laminae) bzw. das verminderte Vorkommen von *Schizothrix* sp. im Herbst/Winter (poröse Laminae) eine entscheidende Rolle. *Schizothrix calcicola* gehört mit ihren gut zu identifizierendem Verkalkungsmustern (Tafel 7C, Tafel 10G) zwar zu den Hauptkalzifizierern der Alz-Onkoide, die porösen Bereiche der Alz-Onkoide lassen sich nicht auf eine saisonabhängige Abundanzvariation von *Schizothrix* sp. zurückführen, weil rhythmische, Saison-kontrollierte Zyklen von dichten und porösen Laminae im Massenkarbonat der Alz-Onkoide generell fehlen und diese zur Rekonstruktion und Interpretation von saisonalen Sedimentationsbedingungen unabdingbar sind (DECHO 1994). Die Abundanz von *Schizothrix calcicola* ist im dichten onkoidalen Massenkarbonat genauso häufig oder vermindert wie im porösen onkoidalen Massenkarbonat.

Eine Dynamik in der mikrobiellen Population sorgt zwar für die sukzessive Kalzifizierung und zum Onkoid-Wachstum, führt aber bei den Alz-Onkoiden nicht zur regelmäßigen Ausbildung von Laminae. Der Grund für das Ausbleiben der Zyklizität liegt im Ausbleiben einer regelmäßigen sukzessiven Etablierung von 2 oder mehreren verschiedenen Gemeinschaften über einen definierten Zeitraum, die nacheinander gut voneinander abgesetzte Verkalkungsmuster produzieren und auf diese Weise zyklisch laminieren (KENNARD 1994). Die mesoskopische Porosität der Alz-Onkoide ist vielmehr eine Folge der Bioturbation von Chironomiden verschiedener Größe (Tafel 1D, 1F).

Aufgrund zahlreicher schlauchförmiger, von Chironomiden gebildeter Röhren hat STIRN (1964) deutlich geschichtete, mürbe Kalktuffe als „Chironomiden-Tuffe“ bezeichnet. Da sich Chironomiden von Cyanobakterien ernähren können (WALLNER 1935), erklärt sich ihre zahlreiche

Abundanz mit der Dominanz der Cyanobakterien im onkoidalen Biofilm. Die Chironomidengänge in den Alz-Onkoiden sind extrem häufig (Tafel 1D, Tafel 2-4), haben einen großen Anteil an der Mesostruktur (Tafel 9A), zeigen aber keine bevorzugte Verlaufsrichtung. Aus diesen Gründen sind sie nicht vergleichbar mit den meistens vertikal verlaufenden „channels“, die WINSBOROUGH et al. (1994) von mexikanischen Onkoiden beschrieben haben. Einige Löcher im onkoidalen Massenkarbonat sind mit Quarzkörnern verfüllt (Tafel 9C, 9D). Sie sind auf Köcherfliegenlarven zurückzuführen, die den aquatischen Teil ihres Lebenszyklus in schützenden Köchern verbringen, die mit Material wie Quarzkörnern beschwert werden. Verläßt die Larve den Köcher, wird dieser von Cyanobakterien überwachsen und kalzifiziert. Zerfällt der Köcher, bleibt ein Hohlraum, in dem die nicht abbaubaren Quarzkörner des Köchers zur Ablagerung kommen. Größere Höhlen und Löcher in den Alz-Onkoiden entstehen aus der sessilen Lebensweise der Zebrauschel, *Dreissena polymorpha* (Tafel 1B, 1E). An Stellen, die von *Dreissena polymorpha* stark besiedelt sind, kommt es zu großflächigen Lösungserscheinungen des onkoidalen Massenkarbonates (Tafel 1B). Betrifft dies die Onkoid-Unterseite, kann sich eine konkav-konvexe Makrostruktur ausbilden, die sich allerdings aufgrund der Genese und der internen Mesostruktur von den „Schwalbennest-Onkoiden“, beschrieben von LEINFELDER & HARTKOPF-FRÖDER (1990), unterscheidet.

Die hohe Porosität gestaltet die Mesostruktur einiger Alz-Onkoide auf eine chaotische Weise (Tafel 2-4), die sie von streng laminierten, stromatolithischen Onkoiden (CAROZZI et al. 1983; DAHANAYAKE 1983; HARTKOPF-FRÖDER et al. 1989; LEINFELDER 1985; NICKEL 1983) stark unterscheidet. Eine solche partiell nicht laminierte, poröse Mesostruktur und darin enthaltene „clots“ veranlasst FELDMANN & MACKENZIE (1998), diese Bereiche der säuligen Mikrobialithe von Lee Stocking Island als Thrombolithe zu bezeichnen. Das ist aus mehreren Gründen für die Alz-Onkoide nicht gerechtfertigt. Prinzipiell repräsentieren Stromatolithe und Thrombolithe zwei verschiedene Typen von mikrobiell produzierten Mesostrukturen (KENNARD & JAMES 1986). Während Stromatolithe laminiert sind (AWRAMIK 1984; GEBELEIN 1974; GERDES et al. 1991; GOLUBIC 1976), zeigen Thrombolithe eine klumpige Mesostruktur ohne Laminierung. Die Alz-Onkoide weisen in vielen Fällen zumindest in begrenzten Arealen laminierte Mesostrukturen auf, die eine Bezeichnung als stromatolithisch zulassen (Tafel 2B, 2C, 2E, Tafel 3C, 3F, 3H, Tafel 4C, 4F, 4G). Selbst bei Anerkennung des Begriffs „thrombolithisch“ für die porösen Bereiche der Alz-Onkoide ergibt sich mindestens eine Mischstruktur aus stromatolithischen und thrombolithischen Bereichen. Solche Mischstrukturen, die aus Mesoclots und Stromatoiden zusammengesetzt sein müssen, um als solche erkannt zu werden, sind zwar von fossilen Mikrobialithen bekannt (KENNARD & JAMES 1986; PRATT 1982; PRATT & JAMES 1982), allerdings nicht für Onkoide beschrieben. KENNARD & JAMES (1986) leiten die Ursache dieser Mischstrukturen aus der Koexistenz zweier mikrobieller Gemeinschaften ab: einer kalzifizierenden kokkal-dominierten Gemeinschaft für die Bildung thrombolithischer Bereiche aus Mesoclots und einer Sediment-bindenden und/oder kalzifizierenden Filament-dominierten Gemeinschaft für die Bildung stromatolithischer Bereiche aus einzelnen Stromatoiden. Die Mikrostruktur der stromatolithischen Mesostruktur der Alz-Onkoide bestätigt die Laminierung als Produkt einer Filament-dominierten, weitgehend durch Bioturbation ungestörten Gemeinschaft (Tafel 6, Tafel 7), die nicht nur kalzifiziert, sondern auch Sedimente einfängt und bindet. Abbildung 6 zeigt die Menge an eingefangenen und in das Karbonatgerüst gebundene siliziklastischem Material, das nach Auflösen des stromatolithischen Karbonates übrig bleibt. Die Abbildung zeigt auch, dass das poröse Karbonat ähnliche Mengen von siliziklastischem Material enthält. Damit wird ausgeschlossen, dass die porösen Onkoid-Bereiche in anderen Bedingungen der Hintergrundsedimentations gebildet werden als die stromatolithischen Bereiche.

Die Fähigkeit einer mikrobiellen Gemeinschaft, für die Bildung von laminierten Strukturen nicht nur autochthone Sedimente zu produzieren, sondern auch allochthone einzufangen und zu binden, wurde unter anderem von PATERSON (1994) und LEINFELDER & SCHMID (2000) erkannt. Die Struktur der Laminierung der Alz-Onkoide wird von einer „Monokultur“ filamentöser, parallel angeordneter Cyanobakterien (*Schizothrix calcicola*, *Calothrix gypsophila*, *Homoeothrix crustacea*, *Lepidochaete crustacea*) erzeugt. Das Ausbleiben der Bioturbation in diesen stromatolithischen Bereichen kann als Folge der cyanobakteriellen Toxin-Produktion, als Folge einer zufällig von Bioturbation verschonten Region oder als Folge der Kalzifizierung in einer Saison (Winter), in der keine aquatischen Stadien von Insektenlarven vorkommen, gedeutet werden. Die Ablagerung von laminierten Süßwasserkalken im Winter wird von ARP et al. (2001) aus Deutschland und von KANO et al. (2003) aus Japan berichtet.

Sobald sich eine gemischte Gemeinschaft kalzifizierender Cyanobakterien etabliert, wie das für die Entstehung der dichten, unlaminierten Bereiche der Alz-Onkoide der Fall ist (Tafel 8C, Tafel 10C) und/oder die Bioturbation/Porosität im Palisaden-Karbonat zunimmt (Tafel 8E), erscheint das onkoidale Massenkarbonat nicht mesoskopisch laminiert (Tafel 2F, 2I). Tafel 3H gibt einen Hinweis darauf, dass die Bioturbation bereits bestehende Mesostrukturen so modifizieren kann, dass die ursprünglich abgelagerte Laminierung nicht mehr zu erkennen ist. In Tafel 3H ist der stromatolithische Bereich auf der linken Seite nicht bioturbiert und deshalb als solcher zu erkennen. Dieser stromatolithische Bereich war ursprünglich konzentrisch angelegt, bis die Mesostruktur der rechten Seite von der Bioturbation verändert worden ist. Damit nimmt die bioerosive Metazoen-Aktivität, insbesondere die der Chironomiden und Köcherfliegen, eine Schlüsselrolle in der Gestaltung der onkoidalen Mesostruktur ein. GARCIA-PICHEL et al. (2004) haben an modernen Onkoiden gezeigt, dass sich eine empfindliche Balance zwischen der destruktiven Metazoen-Bioerosion und der konstruktiven mikrobiellen Kalzifizierung einstellt. Anthropogene Ökosystem-Veränderungen könnten diese Balance zugunsten der destruktiven Prozesse verschieben.

Das Fehlen einer Laminierung und die Präsenz eines durch Bioturbation chaotisch gestalteten onkoidalen Massenkarbonats sind nicht die Merkmale, die die Definition „thrombolithisch“ erfüllen. Das Hauptmerkmal „Mesoclots“, das für die Identifizierung von Thrombolithen nötig ist, kann nur in einem der Alz-Onkoide und das auch nur mit Vorbehalt vorgenommen werden (Tafel 4G). Insbesondere aus diesem Grund ist die Verwendung des Begriffes „thrombolithisch“ für die nicht laminierte, poröse Mesostruktur der Alz-Onkoide nicht gerechtfertigt.

Schließlich bleibt noch zu klären, welche Ursachen einerseits zur Etablierung einer „Monokultur“ aus filamentösen Cyanobakterien mit laminierten Verkalkungsmustern und andererseits zur Etablierung einer „Mischkultur“ aus diversen cyanobakteriellen Gemeinschaften mit ebenso diversen Verkalkungsmustern führten. Die Abwesenheit einer Laminierung muss nicht aufgrund von Bioturbation zustande kommen (DECHO 1994). Die Onkoid-Oberfläche setzt sich aus verschiedenen ökologischen Nischen zusammen, deren Umweltbedingungen variieren. Bieten sich Bedingungen, die für viele verschiedene Arten als optimal empfunden werden, kommt es zur Besiedlung und Kalzifizierung einer sehr diversen cyanobakteriellen Gemeinschaft und eine mesoskopische Laminierung bleibt aus. Schränken sich die optimalen Umweltbedingungen für die Arten ein, beispielsweise aufgrund einer temporären Bedeckung der Alz-Onkoide mit Sediment (Tafel 1A, 1G) oder ein Überwachsen der Onkoid-Oberfläche mit Süßwasser-Schwämmen (Tafel 1C), migrieren die für diese Bedingungen intoleranten Arten an Orte, die für sie optimal sind (FOGG 1973). Tolerante Arten bleiben zurück, etablieren sich und kalzifizieren. Ein Indiz dafür liefert das filamentöse Cyanobakterium *Calothrix gypsophila*. Überwiegend endolithisch lebend (Tafel 13B), kommt *Calothrix gypsophila* mit einem verminderten Lichteinfall zurecht

und produziert ein parallel senkrecht Verkalkungsmuster (Tafel 10E). Bei fehlender Konkurrenz kann sich solch ein Verkalkungsmuster lateral ausbreiten und dominieren.

Eine weiterführende Klassifizierung nach der Eingruppierung der Alz-Onkoide als SS-Typ nach LOGAN et al. (1964) kann nicht vorgenommen werden. Damit fehlt die Möglichkeit der Überprüfung, ob die Mesostruktur der Alz-Onkoide mit dem Schema der Umweltrekonstruktion nach LOGAN et al. (1964) übereinstimmt. Um auf der Basis der Mesostruktur der Alz-Onkoide allgemein gültige und anwendbare Interpretationen für die Rekonstruktion vergangener Umweltbedingungen herzuleiten, müssen in einer erweiterten Studie vergleichbare Mesostrukturen von Onkoiden verschiedener Lokalitäten unter Berücksichtigung der Umweltbedingungen gefunden und untersucht werden. Erst wenn der Nachweis gelungen ist, dass die für die Alz-Onkoide charakteristische Mesostruktur spezifische Umweltfaktoren anzeigt, ist ein Rückschluss von dieser Mesostruktur auf eine Paläoumwelt zulässig.

Zusammenfassend können über die Mesostruktur folgende Aussagen getroffen werden. Die Mesostruktur der Alz-Onkoide basiert auf der Entstehung von (1) dichtem, laminierten Karbonat, (2) dichten, unlaminierten Karbonatbereichen und (3) porösen, unlaminierten Karbonatbereichen. Sie werden verursacht durch die Migrations-Dynamik der mikrobiellen Population, der Bioturbation und Wohnstrategie der Metazoa, der Etablierung einer „Monokultur“ oder „Mischkultur“ von kalzifizierenden Cyanobakterien und durch saisonal schwankende Umweltbedingungen. Merkmale der Mesostruktur können unter Umständen als Indikatoren für die Rekonstruktion von Umweltbedingungen dienen.

### 4.1.3 Makrostruktur

Klassifiziert als SS-Typ (LOGAN et al. 1964), sind die Querschnitte der Alz-Onkoide von runder oder elliptischer Gestalt. Die Entstehung der Makrostruktur ist unabhängig von Mikro- und Mesostruktur und wird eher von den abiotischen als den biotischen Faktoren kontrolliert (KENNARD 1994).

Die Onkoide der Alz sind verschieden groß (Tafel 1H). Die Größe der Alz-Onkoide muss nicht mit dem Alter korrelieren, weil sich die Größe des Nukleus direkt auf die Größe des Onkoids auswirkt (Tafel 4H). Für eine Altersbestimmung ist das Ausmaß des gefälltten Karbonates um den Nukleus herum entscheidend. Die experimentelle Bestimmung der onkoidalen Kalzifizierungsrate gemessen als vertikaler Zuwachs von Kalziumkarbonat in einem Jahr kann als Grundlage für eine Altersbestimmung dienen (siehe Kapitel 4.5).

Während sich die Mesostrukturierung der Alz-Onkoide an der Gestalt des Nukleus orientieren kann (Tafel 4H), ist die Makrostruktur der untersuchten Exemplare meistens kugelig (Tafel 2E, 2F, Tafel 3A, 3B, 3F, 3G, Tafel 4A, 4G, 4E) bzw. leicht abgeflacht (Tafel 2A, 2B, 2C, 2H, 2I, Tafel 3H, Tafel 4B, 4C, 4D) und manchmal nahezu rechteckig (Tafel 1A), unabhängig von der Form des Nukleus. Die Menge an ausgefällttem Karbonat und die Effekte der Wasserströmung gleichen die durch den Kern vorgegebene Gestalt aus. Je größer der Kern und je geringer die Kalkmenge, desto dominanter wirkt sich die Gestalt des Kernes auf die Gesamtgestalt des Onkoids aus. Die Wasserströmung hat einen abrasiven Effekt auf die Onkoide. Die suspendierte Sedimentlast des strömenden Alz-Wassers „sandstrahlt“ die Onkoide. Die Menge suspendierter Partikel im Alz-Wasser variiert zwar, ist aber permanent. Ist der Substanzabbau durch Abrasion höher als der Substanzaufbau durch Kalkfällung und Einfangen allochthoner Partikel, verkleinert sich das Onkoid. Einen mechanischen Schutz vor Substanzverlust bietet der ganzjährige, weiche Biofilm. In welchem Ausmaß die Abrasion in Verbindung mit der kugeligen bzw. leicht

abgeflachten Makrostruktur steht, ist in Freilandexperimenten zu untersuchen und konnte in diesem Kapitel nicht geklärt werden, wurde aber in Kapitel 4.5 wieder aufgegriffen. In einer Milieu-erweiterten Studie kann der Makrostruktur-gestaltende Effekt der Strömung an den Mikrobialithen im Schwarzen Meer untersucht werden (REITNER et al. 2005). Die Mikrobialithe des Schwarzen Meeres sind zwar nicht freiliegend, sondern ragen am Substrat festhaftend aufrecht in die Wassersäule, zeigen aber an der Peripherie eine gerundete Makrostruktur. Da eine deutliche Advektionsströmung vorherrscht (freundliche mündliche Mitteilung von J. Reitner 2006), bieten diese Objekte die Möglichkeit herauszufinden, wie die Strömungseffekte an der Gestaltung der mikrobialithischen Makrostruktur, die auch in diesem Fall unter dem mechanischen Schutz eines Oberflächen-Biofilmes steht, mitwirken.

Eine andere Ursache für die sphärische Makrostruktur wird von vielen Autoren im regelmäßigen Rollen über den Gewässerboden gesehen (DAHANAYAKE 1977; LOGAN et al. 1964). Für die Alz-Onkoide kann solch ein Verhalten nicht bestätigt werden, da niemals ein Umstürzen oder Rollen beobachtet werden konnte. Aus diesem Grund und wegen der sehr deutlichen Polarität im Kortex wird angenommen, dass die Alz-Onkoide *in-situ* wachsen. Einige Onkoide lassen diesbezüglich keinen Zweifel offen (Tafel 3E, 3G). Auch WINSBOROUGH et al. (1994) beobachteten an den El Mojarral-Onkoiden (Mexiko) keine umstürzenden oder rollenden Bewegungen. Merkmale, die das *in-situ* Wachstum kennzeichnen, sind in Kapitel 4.2 beschrieben. Dennoch besteht die Möglichkeit, dass die Alz-Onkoide makroskopisch nicht unbedingt wahrnehmbar von der turbulenten Strömung an Ort und Stelle hin und her geschaukelt werden. Dieses Schaukeln kann aber schon wegen der inzwischen mehr und mehr elliptischen Form bei der Mehrheit der Onkoide nicht zur vollständigen Drehung führen. Doch den eindeutigen Nachweis des *in-situ*- Wachstums erbrachten die Freilandexperimente (siehe Kapitel 4.5). Hier konnte gezeigt werden, dass das Besiedlungsmuster der am Aufbau beteiligten Cyanobakterien für die Makrostruktur formgebend ist.

## **4.2 Onkoide aus der Alz: Kleine Ökosysteme in einer Phosphor-limierten Umwelt (übersetzte Zusammenfassung der Publikation, vollständige Publikation im Anhang)**

Onkoide sind seit dem Präkambrium häufige Erscheinungen in geologischen Abfolgen und können wichtige Daten über die Mikrofazies beinhalten (FLÜGEL 2004). Dieses Kapitel zielt auf Charakteristika, die normalerweise für das Onkoid-Wachstum nicht völlig berücksichtigt werden, wie zum Beispiel das ineinandergeschobene Besiedlungsmuster der Cyanobakterien und die auf ihre Tätigkeit zurückgeführte Mikrostruktur im Karbonat, die Bedeutung von anderen Organismen, die Rolle des Nährstoffangebotes und die *in-situ* Wachstumsmechanismen. Die Onkoide der Alz wachsen *in-situ*, weil es keine mechanischen Störungen gibt, die zum Umkippen der Onkoide führen, abgesehen von gelegentlichen Umdrehen durch Fische, Vögel oder Touristen. Das *in-situ* Wachstum resultiert in einem polaren, d.h. oben liegenden Bereich mit höherer Karbonat-Produktion und einem dem Flussbett zugewandten Bereich mit niedriger Karbonat-Produktion (Tafel 11B). Konzentrisches *in-situ* Wachstum wird als eine Anpassung des Biofilm-Wachstums (siehe unten) an leicht instabiles Substrat angesehen, zum Beispiel auf Kiesel-Oberflächen, auf welchen die Onkoide aufgrund der turbulenten Wasserbewegung zwar schwach aber kontinuierlich hin und her geschaukelt werden. Solche Interpretation findet ihre Bestätigung in der Existenz von Onkolithen in jurassischen Gezeiten-Kanälen. Diese jurassischen Onkolithe setzen sich aus exzentrischen, polar gewachsenen Onkoiden zusammen, die während späteren Wachstumsphasen eine geeignete Struktur entwickeln und sich dann vereinigen, um reine nach oben wachsende Stromatolithe zu bilden als Ausdruck einer vollständigen Stabilisierung (LEINFELDER 1994). Der Mittenversatz der konzentrischen Karbonat-Laminae

der Alz-Onkoide ist das Ergebnis von unterschiedlicher Lichteinstrahlung an der oberen und unteren Onkoid-Oberfläche. Die Karbonat-Laminae an der Oberseite sind stärker ausgebildet als jene an der Unterseite (Tafel 11B), weil die geringere Lichteintrahlung zur Ausbildung eines dünneren kalzifizierenden Biofilmes an der Unterseite führt. Daher sind die Alz-Onkoide ein anschauliches modernes Beispiel für die Relevanz von subpolarem Onkoid-Wachstum als ein Indikator für *in-situ* Wachstum. Solche Kriterien wurden von LEINFELDER & HARTKOPF (1988) und LEINFELDER (1994) für die Identifizierung von *in-situ* Wachstum fossiler Onkoide verwendet. Jedoch muss erwähnt werden, dass LEINFELDER & HARTKOPF (1988) und HARTKOPF-FRÖDER et al. (1989) gezeigt haben, dass *in-situ* Wachstum von Onkoiden sogar von konzentrischen Onkoiden mit ähnlicher Dicke der Karbonat-Laminae rund um den Onkoid-Nukleus anzunehmen ist, sofern das Substrat grobkörnig und der Fluss flach genug sind, damit ausreichend diffus reflektiertes Licht auch an der Unterseite das Wachstum der Cyanobakterien ermöglicht.

Einige Alz-Onkoide werden von Fischen, Vögeln oder Touristen umgedreht. Das muss erwähnt werden, weil einige Onkoide eine Verschiebung der Polarität zeigen. Drehungen scheinen häufiger in kleinen, kugelförmigen Onkoiden vorzukommen als in Onkoiden, die eine elliptische und größere Gestalt aufweisen. Letztere sind stabiler plaziert und besitzen dadurch ein geringeres Risiko, gedreht zu werden.

Das Onkoid-Innere ist unterschiedlichsten physikalisch-chemischen Bedingungen und biologischen Prozessen unterworfen, die zur Karbonatfällung führen (SOMMER 1998, CASTANIER et al. 1999, KILE et al. 2000). Abgesehen von der physikalischen und chemischen Ausfällung von Kalziumkarbonat, wird die Fällung auch ausgelöst und teilweise gesteuert durch die metabolische Aktivität von Organismen. Das kann in direkter Art und Weise über eine Matrix-vermittelte Biomineralisation geschehen oder durch nachfolgende Organomineralisation (chemische Veränderungen führen zu einer Ausfällung als Folge von diagenetischer Veränderung von organischem Material) (SOMMER 1998, CASTANIER et al. 1999, NEUWEILER et al. 2000, REITNER et al. 2000, ARP et al. 2001, 2003). Die Verbindung von physikalischen und chemischen Umweltfaktoren ist auch verantwortlich für Wachstum, Vermehrung, Vielfalt, Zusammensetzung und Häufigkeit von bestimmten Arten (BEGON et al. 1998, STOLZ 2000), die wiederum eine biologische Kontrolle über die Mikro-Umwelt ausüben, die schließlich zu einer Ausfällung oder Auflösung von Kalziumkarbonat führen können (HAMMES & VERSTRAETE 2002).

Ein EPS-Biofilm ist heterogen (WINGENDER et al. 1999), enthält zahlreiche Mikronischen und ist oft an der Bildung von Mineral-Ausfällungen beteiligt (KRUMBEIN et al. 1977, STOLZ 2000, REITNER et al. 2000). Der weiche gallertige und heterogene Biofilm, der die Alz-Onkoide umgibt (Tafel 11C, Tafel 14A), wird von einer Vielzahl verschiedener Organismen besiedelt. Mikroorganismen und ihre extrazellulären polymerischen Substanzen (EPS) besiedeln eine feste Oberfläche (Onkoid-Nukleus), auf der sie eine gallertige Oberfläche bilden. Diese Oberfläche schafft Mikronischen, in denen Kalziumkarbonat ausfällt und sich sukzessive aufeinander folgende Laminae bilden (MARSHALL 1984, 1992, NEU 1994, STOLZ 2000). Wie in anderen mikrobiellen Karbonaten, entwickelt sich die laminierte Karbonatstruktur der Alz-Onkoide eindeutig auf Vermittlung der Matrix des EPS-Biofilms.

### 4.2.1 Der Organismen-Bestand

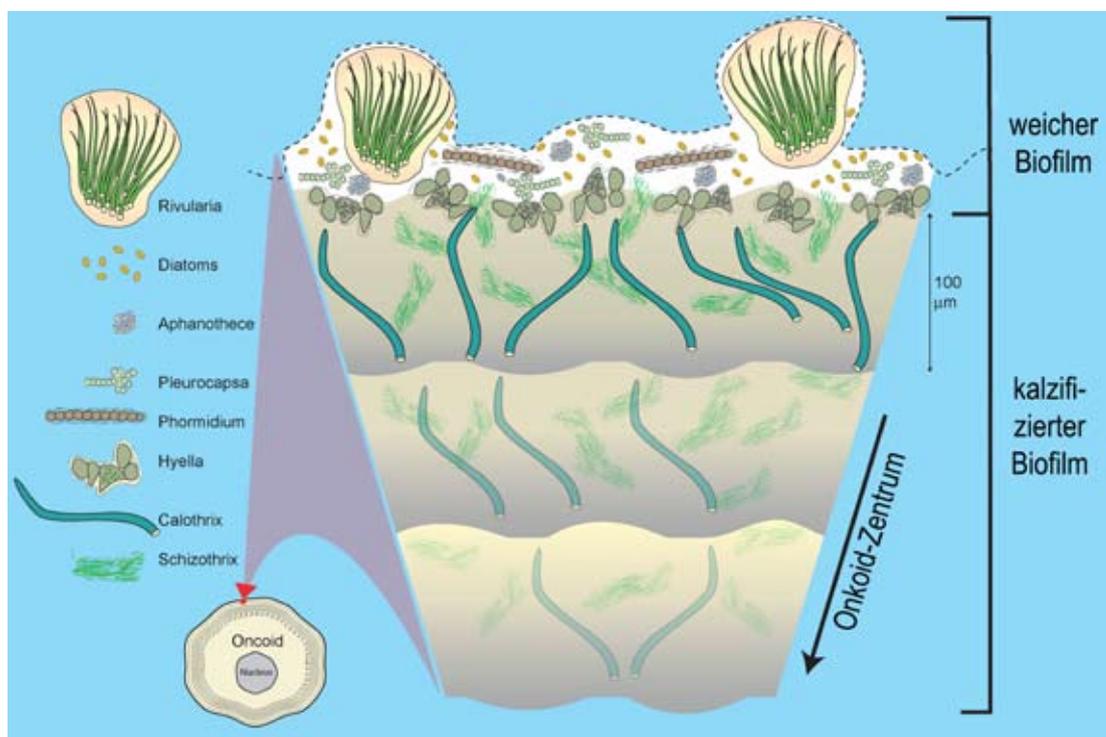
Die Cyanobakterien sind die dominierende Gruppe im Biofilm der Alz-Onkoide. Die häufigsten Cyanobakterien sind *Schizothrix calcicola*, *Calothrix gypsophila*, *Rivularia haematites*, *Phormidium incrustatum*, *Pleurocapsa minor*, *Aphanothece saxicola* und *Hyella* sp. (Tafel 14B-14G). ROTT (1991) hat zusätzlich *Chamaesiphon polymorphus*, mehrere Arten von *Ho-*

*moeothrix*, *Phormidium autumnale*, *Microcystis anodontae* und *Schizothrix fasciculata* auf der Oberfläche der Alz-Onkoide gefunden. PENTECOST & RIDING (1986a) haben festgestellt, dass die zu *Rivularia*, *Phormidium*, *Schizothrix*, *Homoeothrix* und *Scytonema* gehörenden Arten oft in die Süßwasser-Kalzifizierung involviert sind und deshalb auch Onkoide produzieren können. Obwohl auch andere photoautotrophe Organismen im Biofilm der Alz-Onkoide vorkommen, sind die Cyanobakterien bei weitem die meisten und bedeutendsten Produzenten von EPS (Tafel 14A). Die EPS setzt sich aus einer massenhaften Ansammlung von cyanobakteriellen Scheiden zusammen, die aus der erfolgreichen Biomasse-Produktion der Cyanobakterien aufgrund einer effizienten Photosynthese resultieren (BHAYA et al. 2000).

Neben anderen Faktoren, z.B. Freisetzung von cyanobakteriellen Toxinen, das bloße Zutreten mit der eigenen Verkalkung und dem Fraßdruck der Metazoa, erklären zwei physiologische Faktoren die Dominanz der Cyanobakterien im Biofilm der Alz-Onkoide. Erstens haben Cyanobakterien gegenüber anderen Photoautotrophen einen Vorteil in einem Hydrogenkarbonat-reichen, Kohlendioxid-armen Milieu, wie es in der Alz der Fall ist, weil die Cyanobakterien mit einer activen DIC-Pumpe ausgestattet sind, die es ihnen ermöglicht, im Zellinneren anorganischen Kohlenstoff in höheren Konzentrationen zu akkumulieren, als im aquatischen Medium außerhalb der cyanobakteriellen Zelle (KARAGOUNI et al. 1990, KAPLAN et al. 1991, 1994). Zweitens verfügen Cyanobakterien offenbar über ein Karboanhydrase-ähnliches Enzym in der Zellwand. Dieses Enzym nutzt sowohl Hydrogenkarbonat ( $\text{HCO}_3^-$ ) als auch Kohlendioxid (MILLER & COLMAN 1980, BADGER et al. 1985, ESPIE et al. 1989, MERZ 1992). Diese physiologischen Merkmale verschaffen den Cyanobakterien einen Vorteil gegenüber anderen photoautotrophen Organismen, die ausschließlich  $\text{CO}_2$  als Kohlenstoffquelle nutzen können. Die höhere Biomasseproduktion der Cyanobakterien gegenüber der Biomasseproduktion der anderen photoautotrophen Organismen ist entscheidend im Hinblick auf das Onkoid-Wachstum. Jedoch kalzifizieren nicht alle Cyanobakterien (MERZ 1992). Die cyanobakterielle Kalzifizierung ist in erster Linie mit der Polysaccharid-Scheide und geeigneten Umweltbedingungen verbunden (PENTECOST & RIDING 1986). Verschiedene Mechanismen führen zu einer Kalzifizierung der Cyanobakterien-Scheide (PENTECOST & RIDING 1986, MERZ & ZANKL 1993, MERZ-PREISS 2000). Erstens bildet die gallertige Cyanobakterien-Scheide einen diffusionslimitierten Raum, in dem ein steiler chemischer Gradient aufgebaut werden kann (BOROWITZKA 1989, MERZ 1992, MERZ-PREISS 2000). Zweitens besitzen die Polysaccharide der cyanobakteriellen Scheide ihre höchste  $\text{Ca}^{2+}$ -Bindungsfähigkeit bei einem pH-Wert um 8 (DECHO 1990).  $\text{CO}_3^{2-}$ -Ionen gehen dann mit den  $\text{Ca}^{2+}$ -Ionen, die an den Polysacchariden der cyanobakteriellen Scheiden fixiert sind, eine chemische Bindung ein. Jedoch gibt es im Organismen-Bestand der Alz-Onkoide auch Cyanobakterien, die keine Scheide besitzen. Ihre Rolle bei der Onkoid-Bildung bleibt bis auf Weiteres ungelöst.

Die Karbonat-Fällung filamentöser Cyanobakterien hinterlässt charakteristische Muster (Tafel 12, Tafel 13C, 13D). Das wurde auch von LEINFELDER & HARTKOPF (1988) an *Phormidium*-Onkoiden und von ROTT (1991) an den Alz-Onkoiden festgestellt. Die Verkalkungsmuster von *Schizothrix calcicola* (Tafel 12E, 12F), *Calothrix gypsophila* (Tafel 12A, 12B, Tafel 13B, 13D) und *Rivularia haematites* (Tafel 12C, 12D, Tafel 13A, 13C) sind über die gesamte Onkoid-Querschnittsfläche verteilt. Auch in jurassischen Süßwasser-Onkoiden weisen verschiedene Mikrostrukturen deutlich auf die Tätigkeit kalzifizierender Cyanobakterien hin (LEINFELDER 1985). In den Alz-Onkoiden gibt es jedoch Karbonat-Bereiche, die nicht auf die Tätigkeit filamentöser Cyanobakterien zurückzuführen sind (Tafel 12G, 12H). Diese Bereiche können aus (1) der Kalzifizierung coccoidaler Cyanobakterien, möglicherweise *Pleurocapsa minor* (Tafel 14G); (2) Organomineralisation; (3) aufgrund von Wasserströmung, Grazing oder Bioturbation durcheinandergeratene und neu zusammengesetzte Karbonat-Kristallen resultieren.

Ein sehr interessantes Charakteristikum ist das Vorkommen der dominanten cyanobakteriellen Taxa in mehrstöckiger Anordnung. Es ist eine deutliche vertikale biologische Stratifizierung erkennbar, die den weichen, äußeren Biofilm und den darunterliegenden kalzifizierten Biofilm (bis zu 8 mm tief) betrifft (Abb. 31). Die dominanten kalzifizierenden Cyanobakterien des weichen, äußeren Biofilm sind *Phormidium incrustatum*, *Schizothrix calcicola*, *Pleurocapsa minor*, *Aphanothece saxicola* und *Rivularia haematites*. *Hyella* sp. siedelt endolithisch, extrem dicht und genau an der Schnittstelle zwischen weichem und kalzifiziertem Biofilm. *Hyella* ist im Allgemeinen für eine bioerosive Tätigkeit bekannt. Das ist ein klarer Hinweis darauf, dass bei der Bildung der Alz-Onkoide auf- und abbauende Prozesse gleichzeitig stattfinden. Die dominanten Cyanobakterien-Arten bis zu einer Tiefe von 8 mm unterhalb dieser *Hyella*-Lage sind *Calothrix gypsophila* und *Schizothrix calcicola*. In diesem Bereich ist *Calothrix gypsophila* besonders häufig und sogar im Querschnitt makroskopisch als grüne Fäden zu identifizieren (Tafel 13B).



**Abbildung 31.** Die aktive Wachstumszone der Alz-Onkoide ist stockwerkartig aus stratifizierten, lebenden Cyanobakterien aufgebaut. Der weiche Biofilm ist besiedelt mit *Pleurocapsa minor*, *Schizothrix calcicola*, *Rivularia haematites*, *Phormidium incrustatum* und *Aphanothece saxicola*. *Hyella* sp. siedelt an der Schnittstelle zwischen weichem und kalzifiziertem Biofilm. *Schizothrix calcicola* und *Calothrix gypsophila* leben in tieferen Zonen bis zu einer maximalen Tiefe von 8mm.

Beobachtungen unter geringer Vergrößerung zeigen, dass die aktive Wachstumsschicht nicht tiefer als 8 mm unterhalb der äußeren verkalkten Oberfläche reicht. WINSBOROUGH & GOLUBIC (1987) haben mexikanische Süßwasser-Stromatolithe gefunden, deren aktive mikrobielle Wachstumsschicht bis zu 10 mm im Durchschnitt in die Tiefe reicht. Offensichtlich liegt der Aufenthaltsort der aktiven Wachstumsschicht im Millimeter-Bereich, wohingegen die älteren kalzifizierten Laminae unterhalb der aktiven Wachstumsschicht eine Mächtigkeit von mehreren Zentimetern erreichen. Deshalb ist es plausibel, dass dynamische und komplexe Kalzifizierungsprozesse der biotischen Gemeinschaft und ihre nach außen oder nach innen gerichtete Verschiebung die Karbonat Laminae der Onkoide produzieren und gestalten.

In fossilen Süßwasser-Onkoiden wurden wechselnde Laminae mit verschiedenen Karbonatmustern dokumentiert und als Produkte verschiedener cyanobakterieller Gemeinschaften gedeutet, die im Laufe der Zeit aus feinen Änderungen in den umgebenden Wasserparametern resultieren (LEINFELDER 1985). Jedoch die vertikale Schichtung, die die Alz-Onkoide charakterisiert, demonstriert, dass verschiedene Cyanobakterien-Kolonien nebeneinander in verschiedenen Tiefen innerhalb und außen auf den Onkoiden leben. Das zeigt die Existenz von vertikal angeordneten, gleichzeitigen, vielstöckigen Mikronischen innerhalb der Alz-Onkoide.

WOODRUFF et al. (1999) untersuchten die Effekte eines photosynthetisch aktiven Biofilms auf chemische Stoffflüsse an der Sediment-Wasser-Schnittstelle mit Hilfe von Mikroelektroden. Sie fanden heraus, dass die Biofilm-Entwicklung einen großen Einfluss auf die vertikalen Konzentrationsgradienten von Lösungen auf das darunterliegende Sediment hatte. Neben anderen Umweltbedingungen, wie die Intensität und Qualität des Lichtes, Sauerstoffgradient, Konkurrenz u.a. kann dieser vertikale Konzentrationsgradient von Lösungen und Nährstoffen zumindestens teilweise verantwortlich für das vertikal stratifizierte Besiedlungsmuster der Onkoid-Organismen sein. Auf diese Weise kann die vertikale Stratifizierung der Organismen als Antwort auf eine Adaption an ein heterogen gegliedertes Habitat erklärt werden. Jeder Organismus siedelt in der Mikronische, die die optimalen ökologischen Bedingungen für diesen Organismus bereitstellt. Diese Mikronischen können zur vertikalen Stratifizierung des Habitates der äußeren Millimeter der Onkoide führen (Abb. 31). Die folgende Verknüpfung von Ereignissen kann während des Onkoid-Wachstums stattfinden: (1) die Besiedlung einer EPS-produzierenden Organismengemeinschaft um einen Nukleus; (2) Kalzifizierung der gallertigen EPS-Scheiden lebender Cyanobakterien (Tafel 13A); (3) das Verlassen einiger Cyanobakterien und die Freisetzung von Reproduktionseinheiten (Hormogonien), um die Bildung einer neuen lebenden Oberfläche zu begünstigen; (4) die Besiedlung anderer Cyanobakterien-Arten unterhalb der neuen Oberfläche (Tafel 12E), (5) die Veränderung des Biofilms in Form einer mehrstöckigen Anordnung von Organismen und (6) Ausdehnung der Kalzifizierungsprozesse. Es sind jedoch weiterführende Untersuchungen notwendig, um Entstehung und Merkmale der Mikronischen und die Rolle der daraus folgenden ineinandergeschobenen, stratifizierten Besiedlung der Onkoid-Organismen für das Onkoid-Wachstum besser erklären zu können. Die Verdichtung und weitere Verfestigung der Kalzifizierungen kann während der späteren Organomineralisation stattfinden. Das Dominieren der radialen Karbonat-Strukturen (Tafel 12A-12F) und die beibehaltene Porosität in den Karbonaten unterhalb der aktiven Wachstumsschicht (Tafel 13C, 13D) zeigen, dass eine frühe und direkte Kalzifizierung der filamentösen Cyanobakterien eine größere Rolle im Onkoid-Wachstum spielt als die spätere Organomineralisation.

Direkt auf der cyanobakteriellen Gemeinschaft siedelt eine diverse Gemeinschaft benthischer Diatomeen. WINSBOROUGH (2000) stellte fest, dass benthische Diatomeen in mikrobiellen Süßwasser-Karbonaten dieselbe ökologische Nische mit derselben Funktion einnehmen wie Cyanobakterien. In Anbetracht der hier geschilderten Mikronischen ist das eine zu grobe Generalisierung.

Dennoch sind die Fähigkeiten, EPS zu produzieren und Sedimente zu binden, auffallende Eigenschaften sowohl von Cyanobakterien als auch von benthischen Diatomeen. Diatomeen leben oft als Epiphyten auf den Cyanobakterien-Scheiden der Alz-Onkoide und sind sehr häufig und divers. Bis auf die Tatsache, dass die Diatomeen immer oberhalb der Cyanobakterien-Gemeinschaft siedeln, zeigen die Diatomeen undeutliche Besiedlungsmuster. Aus diesem Grund ist eine weitere Stratifizierung als die relative Position zur Cyanobakterien Gemeinschaft nicht möglich. PENTECOST (1990) beobachtete mengenmäßig ähnliche Akkumulationen von

Diatomeen auf anderen Süßwasser-Mikrobialithen. Die EPS-Produktion von Diatomeen kann auch zur Kalzifizierung führen und so zum Onkoid-Wachstum beitragen. WINSBOROUGH & GOLUBIC (1987) fanden Kalziumkarbonat-Partikel in der Matrix zwischen den Diatomeen und in der EPS der Diatomeen innerhalb der Laminae von Süßwasser-Stromatolithen. In den Alz-Onkoiden jedoch konnten keine Anzeichen für eine Diatomeen-Kalzifizierung gefunden werden. Daraus ergibt sich, dass die Diatomeen der Alz-Onkoide zwar einen physiologischen Beitrag leisten, jedoch keine dauerhaften strukturellen Komponenten darstellen, die zum Onkoid-Wachstum beitragen.

Die EPS, ob nun von Diatomeen oder mikrobiell produziert, kann eine beträchtliche Menge von Sedimentpartikeln aus der Wassersäule einfangen (VOS et al. 1988, CHARACKLIS & MARSHALL 1990, WINSBOROUGH 2000, DECHO 2000). Diese Sedimentpartikel werden in die Onkoid-Laminae eingebaut und tragen auf diese Weise zum Wachstum der Alz-Onkoide bei. Der moderate Beitrag allochthoner Partikel an der Mineralogie der Alz-Onkoide zeigt sich im Vorkommen von Dolomit, detritischem Quarz und anderen untergeordneten mineralischen Komponenten (Abb. 5). Der Dolomit und der detritische Quarz stammt aus den Kalksteinen und Sandsteinen des angrenzenden alpinen Bereiches, wird durch Flüsse in das Alpenvorland transportiert und ein Teil als Chiemsee-Sediment abgelagert. Davon gelangt ein kleiner Teil in die Alz und kann von der EPS-Matrix der Alz-Onkoide eingefangen werden.

### 4.2.2 Die Effekte eines hohen N:P-Verhältnisses

Mit einem Stickstoff zu Phosphor-Verhältnis (N:P) von  $> 115$  ist die Alz ein Phosphor-limitiertes aquatisches System. Anorganisches Phosphat kann ein limitierender Faktor in vielen aquatischen Systemen sein (HEALEY 1982, HECKY & KILHAM 1988). HOAGLAND et al. (1993) haben angenommen, dass ein hohes N:P-Verhältnis einen stimulierenden Effekt auf die EPS-Synthese hat. Das deutet darauf hin, dass die Kalzifizierungsprozesse der Alz-Onkoide sowohl von der Tätigkeit EPS-produzierender Organismen als auch von geeigneten Nährstoffbedingungen abhängen. Fehlen essentielle Nährstoffe wie Stickstoff oder Phosphor selbst für einen kurzen Zeitraum, wird die Biomasse-Produktion der Photoautotrophen erheblich reduziert oder eingestellt. Hält diese Situation für längere Zeit an, sterben die photoautotrophen Organismen ab und das Onkoid-Wachstum kommt zum Stillstand. Für eine kurze Zeit können allein heterotrophe Bakterien die Kalzifizierungsprozesse der Onkoide aufrechterhalten (DREW 1914, KRUMBEIN et al. 1977, CHAFETZ & BUCZYNSKI 1992, KNORRE & KRUMBEIN 2000, HAMMES & VERSTRAETE 2002), aber nur solange, wie die primären Produkte erhältlich sind und die EPS-Matrix nicht aufgebraucht, umgesetzt oder abtransportiert worden ist.

Eine Phosphor-Limitierung muss allerdings nicht zwangsläufig bedeuten, dass es prinzipiell keine Versorgung mit Phosphor gibt, sondern dass der gelieferte Phosphor bereits aufgebraucht ist, wenn ein Nährstoff-System mit schnellen Umsetzungsraten vorherrscht. Dessen ungeachtet besitzen Cyanobakterien mehrere Strategien, eine Phosphor-Armut zu kompensieren (GROSSMANN et al. 1994, BHAYA 1996). Auf diese Weise können sie auch die Kalzifizierungsprozesse der Onkoide in Zeiten schwieriger Nährstoffsituation aufrecht erhalten. SEKAR et al. (2002) berichten, dass das Matrix-Wasser innerhalb von Biofilmen Nährstoffkonzentrationen zeigt, die insbesondere im Hinblick auf das N:P-Verhältnis quantitative Unterschiede zum Umgebungswasser aufweisen. Diese Autoren haben ein N:P-Verhältnis in Licht-gewachsenen Biofilmen beobachtet, das niedriger war als das N:P-Verhältnis im Umgebungswasser als Ergebnis einer Phosphat-Akkumulation. Die genauen Gründe für diese Phosphat-Akkumulierung sind noch nicht verstanden. LEADBEATER & CALLOW (1992) schlagen eine Ko-Ausfällung von Phosphat zusammen mit Kalzium im Biofilm vor. Im Gegensatz dazu soll hier eine Nährstoff-Regelung

basierend auf einem ausgeklügelten, aber ökologisch leicht nachvollziehbarem *in-situ* -Nährstoff- Recycling mit Hilfe eines onkoidalen Nahrungsnetzes (siehe unten) diskutiert werden. Recycling-Prozesse setzen anorganische Substanzen (einschließlich Phosphor) aus dem Nahrungsnetz in den Biofilm frei. Präsenz und Exkremente Höherer Organismen in und auf den Onkoiden (Tab.1) sowie Präsenz und Abbauprodukte der heterotrophen Bakterien spielen eine zentrale Rolle im Recycling oder Import und liefern Phosphor für das Onkoid-System. Der recycelte Phosphor und andere anorganische Substanzen werden in die EPS Matrix eingebettet und sind auf diese Weise den Photoautotrophen zugänglich.

Die Phosphat-Limitierung scheint der Schlüsselfaktor für die auf der Cyanobakterien basierenden Lebensgemeinschaft der Onkoide zu sein. Multizelluläre Algen und submerse Höhere Pflanzen kommen im Probengebiet nur spärlich vor. Das kann als Folge der Phosphat-Armut im umgebenden aquatischen Milieu angesehen werden, da es nicht genügend Phosphat gibt, um das Wachstum von Makrophyten zu unterstützen (ROBERTSON 1997). Die erfolgreiche Entwicklung einer Makrophyten-Vegetation in unmittelbarer Nähe der Onkoide könnte sich für das Onkoid-Wachstum aufgrund von Scheuer-, Beschattungs- und Überwachungseffekten nachteilig auswirken. Der an den Alz-Onkoiden beobachtete gelegentliche Fischverbiss zielt in erster Linie auf die im Onkoid-Biofilm lebenden Metazoa ab. Ein Ergebnis dieser Studie ist das Betrachten der geschilderten extrem reduzierten Phosphat-Verfügbarkeit im umgebenden aquatischen Milieu als essentiell für die Bildung des mikrobiellen Systems der Alz-Onkoide. Es wird hier sogar hypothetisch angenommen, dass die Onkoid-Population im Falle einer zunehmenden Phosphat-Konzentration im Alzwasser zerstört und anschließend von submersen Makrophyten überwachsen werden kann. Zusätzlich wirkt Orthosphosphat als Kristallgift auf Kalziumkarbonat (SIMKISS 1964). GOLUBIC (1973) und KANN (1985) beschreiben das Einstellen des Onkoid-Wachstums aufgrund von Umweltverschmutzung, die die Cyanobakterien abtötet. Zunehmende Stickstoff-Konzentrationen zeigen keine ähnlich störende Wirkung auf den Kalzifizierungsprozess von Cyanobakterien und Algen (DELGADO & LAPOINTE 1994), sie würden aber indirekt das Wachstum und die Ausbreitung von Makrophyten begünstigen, eine ausreichende Phosphat-Verfügbarkeit vorausgesetzt. Als weiteres Ergebnis dieser Studie wird darauf geschlossen, dass die entscheidende Rolle der Phosphat-Armut nicht darin begründet liegt, dass bei ansteigendem Phosphat-Gehalt das Onkoid-Wachstum durch Kristallgift-Effekte gehemmt wird, sondern dass eine Verdrängung der mikrobiellen Lebensgemeinschaft durch multizelluläre Algen und submerse Makrophyten zu erwarten ist. Letzteres kann auch bei niedrigeren Phosphatkonzentrationen auftreten als solchen, die den Kristallgift-Effekt herbeiführen.

Mit einer anderen Methode zu einem späteren Zeitpunkt wiederholte Kontroll-Untersuchungen des N:P-Verhältnisses der Alz bestätigen für Flussarm A eine Phosphor-Limitation, wenn auch in geringerer Höhe (siehe Kapitel 4.3).

#### 4.2.3 Das Nahrungsnetz der Alz-Onkoide

Die Biozönose der Alz Onkoide setzt sich aus verschiedenen Organismengruppen zusammen, die alle miteinander in einem Nahrungsnetz in Verbindung stehen. Die Photoautotrophen haben als Primärproduzenten eine grundlegende Stellung im Nahrungsnetz der Alz-Onkoide. Dazu gehören die Cyanobakterien, Diatomeen und andere nicht näher bestimmte Mikroalgen, weil sie anorganische Substanzen in organische Biomasse akkumulieren können.

*Bithynia tentaculata* (Tafel 15E), Larven der Elminthidae, wie *Elmis* sp., *Limnius* sp. (Tafel 15C), *Oulimnius* sp. und einige Arten (Larvenstadien) der Gattung *Leuctra* ernähren sich als Weidegänger durch Grazing. Die Larven der Chironomidae sind typische Suspensionsfresser, die sich von Bakterien und Diatomeen ernähren. DELETTRE (2000) hat terrestrische Chironomiden

beobachtet, die sich unter anderem von Flechten ernähren, eine mutualistische Verbindung, in der Cyanobakterien weithin vorkommen. Daher scheint es wahrscheinlich, dass die Chironomiden, die die Alz-Onkoide besiedeln, Cyanobakterien auch als Nahrungsquelle nutzen können. Die Gruppe der Trichoptera, die von *Oecetis* sp. (Tafel 15B), *Ceraclea* sp., *Micrasema minimum*, *Micrasema setiferum*, *Lepidostoma hirtum* (Tafel 15D), Lepidoceridae gen. sp., *Psychomyia pusilla* (Tafel 15A), *Cheumatopsyche lepida* und *Setodes argentipunctillus* repräsentiert wird, beinhaltet Räuber, Weidegänger, Zerkleinerer, Aasfresser und Filtrierer. Zu den aktiven Filtrierern der Alz-Onkoid-Organismen gehören die Rotatorien, wohingegen die Mollusken *Dreissena polymorpha* und *Sphaerium corneum* passive Filtrierer sind. Filtrierer sind wichtig für die Akkumulierung von zusätzlichen Phosphor-Bestandteilen aus der Wassersäule. Die Nahrungspräferenz von *Cheumatopsyche lepida* (Hydropsychidae) sind kleine Invertebraten, die sie mittels des Netzes einfangen, das sie während des Larvenstadiums angelegt haben. Außerdem wird auch Detritus in diesen Netzen eingefangen und fixiert. Für die Plecoptera wird eine Sekundärproduktion angenommen (BENKE et al. 2001). Die Alz-Onkoide sind mit *Dugesia genocephala* (Tafel 15G) intensiv besiedelt (Abb. 3) und leben räuberisch (BEIER et al. 2004). *Plectrocnemia conspersa* ist auch ein Räuber und nutzt eine ausgeklügelte Fangstrategie mit Hilfe eines Fangnetzes (SCHÖNBORN 1992). Die Onkoid-besiedelnden Invertebraten, die oben erwähnt wurden und in Tabelle 1 aufgelistet sind, repräsentieren nur einen kleinen Anteil, der die Alz besiedelnden Invertebraten (BURMEISTER 1985).

Die Häufigkeit der Metazoa steigt mit der Onkoid-Größe (Abb. 4) und führt damit zu einer zunehmenden Komplexität des Nahrungsnetzes und der Recycling-Prozesse. Destruenten und Reduzenten sind allgegenwärtig und kommen in allen natürlichen Systemen vor. Deshalb ist ihr Auftreten auch im Onkoid-Biofilm zu erwarten. Im Allgemeinen liefert die EPS-Matrix des Biofilms ein geeignetes Kultursubstrat für heterotrophe Bakterien. KÜHL et al. (2003) haben herausgefunden, dass die Dichte der heterotrophen Bakterien positiv mit der Cyanobakterien-Dichte korreliert, weil die heterotrophen Bakterien die äußere und innere Oberfläche der cyanobakteriellen Scheide besiedeln. Heterotrophe Bakterien bauen *Particulate Organic Matter* (POM), z. B. tote Organismen und *Dissolved Organic Matter* (DOM), das in der EPS-Matrix eingebettet ist, zu anorganischen Verbindungen ab. Diese anorganischen Verbindungen sind Nahrungsgrundlage der Primärproduzenten, die wiederum Basis des Nahrungsnetzes sind. Jeder Organismus eines Alz-Onkoids dient der Ernährung eines anderen, der ebenfalls auf diesem Onkoiden lebt. Daraus entsteht ein komplexes Nahrungsnetz und komplizierte, miteinander verwobene Recycling-Prozesse. All das findet innerhalb der Diffusions-limitierten Biofilm-Matrix statt, die einen Teil der Recycling-Produkte vor Ort zurückhält. Darüberhinaus sorgen die klebrigen Eigenschaften der EPS für einen Input von eingefangenen, allochthonem Material (CHARACKLIS & MARSHALL 1990, DECHO 2000). Die vor Ort recycelten und zusätzlich von außen stammenden und eingefangenen Produkte decken den Nährstoffbedarf der das Alz-Onkoid besiedelnden Organismen. Auf diese Weise steht auch Phosphor, der limitierende Faktor im Alzwasser für die benthische Onkoid-Gemeinschaft, zur Verfügung. Die aufeinanderfolgenden Karbonat-Laminae, die ein Gesamtprodukt der Tätigkeit der Onkoid-Biozönose sind, schaffen auch ein Biotop für Organismen, die in tieferen Regionen des Onkoids siedeln.

Die Alz-Onkoide sind Systeme, die aus den komplexen Interaktionen der Biofilm-Organismen mit ihrem aquatischen Milieu gebildet werden. STOLZ et al. (1989) und STOLZ (2000) haben im Hinblick auf mikrobielle Matten und Biofilme bereits darauf hingewiesen: "In many cases, these complex communities may fulfil the definition of an ecosystem, in that all necessary trophic levels (e.g. primary producers, consumer, and decomposers) are present." Die Ergebnisse dieses Kapitels führen zu einer übereinstimmenden Ansicht mit diesen Autoren, denn die Alz-Onkoide besitzen ein drei-dimensionales Biotop, das von einer Biozönose, die als Nahrungsnetz mit

allen notwendigen trophischen Ebenen fungiert, gebildet und besiedelt wird. Wie Abbildung 32 zeigt, erfüllen die modernen Süßwasser-Onkoide der Alz die Definition eines Ökosystems wie es bei ELLENBERG (1973), ODUM (1975) und NYBAKKEN (1982) dargelegt ist.

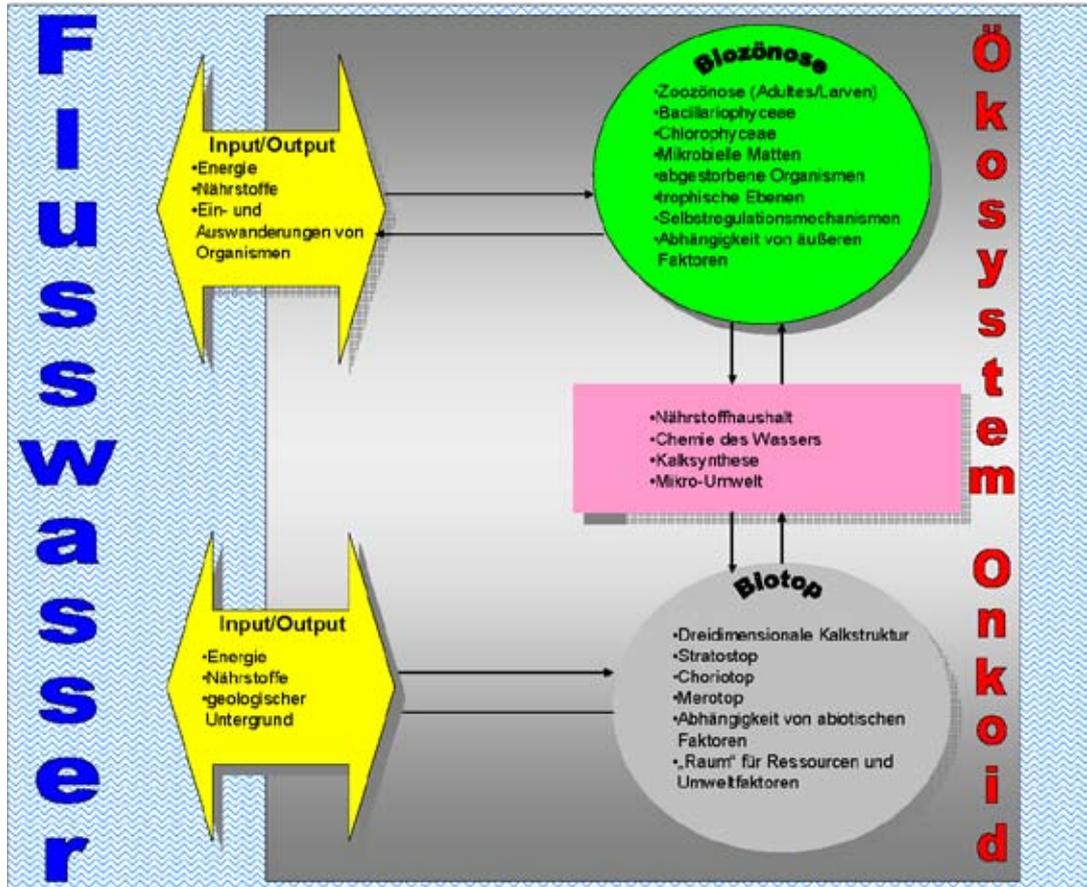


Abbildung 32. Vereinfachtes Ökosystem-Modell eines Alz-Onkoids. Das Modell zeigt das komplexe ökologische Beziehungsgefüge (Pfeile) zwischen Biozönose und Biotop untereinander (grauer Kasten) und mit dem aquatischen Milieu (Wellenlinie).

### 4.3 Die Fließgeschwindigkeit als entscheidender Umweltfaktor für die Onkoid-Bildung

Da die Alz hauptsächlich aus dem Oberflächenwasser des Chiemsees gespeist wird (freundliche Mitteilung von U.Struck) und nicht aus Grundwasser, beruht die Karbonatfällung der Alz-Onkoide im Flussarm A nicht auf dem Effekt des physikalischen Ausgasens von  $\text{CO}_2$ , der eine mit dem Grundwasseraustritt verbundene spontane Karbonatfällung zu Folge hätte. Die onkoidale Karbonatfällung wird biogen vermittelt. An Stellen des Grundwasseraustritts sind eher flächige Karbonatablagerungen zu erwarten (MERZ-PREISS & RIDING 1999), die das Flussbett karbonatisch „betoniert“ erscheinen lassen. Solche flächigen Karbonatablagerungen existieren zwar durchaus in der Alz (PECHLANER 1982), sind aber nicht charakteristisch für die beiden Studiengebiete (Flussarm A und B). Vielmehr beruht die Bildung der Onkoide in Flussarm A auf dem komplexen Zusammenspiel zwischen geeigneten geochemischen Umweltbedingungen und der Kalzifizierungstätigkeit von Cyanobakterien (Kapitel 4.1 und Kapitel 4.2).

Da die geochemischen Parameter Alkalinität (Abb. 16), Konzentration an  $\text{CaCO}_3$  (Abb. 17), Grad der deutschen Karbonathärte (Abb. 18), Magnesium- und Kalziumkonzentration (Abb. 15, 14) und pH-Wert (Abb. 13) in beiden Flussarmen ähnlich sind, kann der Grund für die Abwesen-

heit von Onkoiden in Flussarm B nicht auf diese Umweltfaktoren zurückgeführt werden, denn dieselben Parameter fördern in Flussarm A die Onkoid-Bildung. Auffällig unterschiedlich sind dagegen die Fließgeschwindigkeiten beider Flussarme (Abb. 20, Tab. 2). Die durchschnittliche Fließgeschwindigkeit in Flussarm A beträgt 0,68 m/s und in Flussarm B 0,21 m/s. Die Differenz der mittleren Fließgeschwindigkeit beider Flussarme von 0,57 m/s ist ausreichend, um einen Einfluss auf die Korngrößenverteilung des Flussbett-Sedimentes auszuüben. Auf dem Flussbett A wird weitaus grobkörnigeres Sediment abgelagert als auf dem Flussbett B (Abb. 23).

Prinzipiell tolerieren wachsende Mikrobialithe die Ablagerung von Sedimenten (Kapitel 4.5). Das Wachstum antarktischer Stromatolithe unterliegt einer Sedimentbedeckung von 0,2-2,0 g/cm<sup>2</sup> (WHARTON et al. 1989) und einer Sedimentbelastung in Korngrößen von Sand oder kleiner (WHARTON 1994). Die Unterschiede in der Korngrößenverteilung beider Flussbett-Sedimente können die Zusammensetzung der auf diesen abgelagerten Sedimenten siedelnden Organismen regulieren. So besiedeln benthische Diatomeen eher feinkörnigeres Sediment (Silt) als Cyanobakterien (Sand) (STAL 1994 und eigene Beobachtungen in der Alz). Da die benthischen Diatomeen der Alz nicht kalzifizieren (Kapitel 4.1) und das feinkörnige Sediment in Flussarm B als Siedlungsgrundlage für kalzifizierende Cyanobakterien vermutlich nicht geeignet ist, bleibt die Bildung von Onkoiden im Flussarm B aus.

Aber schon die initiale Besiedlung einer kalzifizierenden Gemeinschaft würde sich in Flussarm B problematisch gestalten. Der Grund ist der Mangel an verfügbaren, sedimentunbedeckten Nuklei in Flussarm B, auf denen eine Besiedlung stattfinden muss, um sich später zum Onkoid entwickeln zu können. In Kapitel 4.5 kann gezeigt werden, dass bei sedimentbedeckten Nuklei keine cyanobakterielle Neubesiedlung stattfindet, wohingegen die cyanobakterielle Besiedlung und Kalzifizierung bei bereits besiedelten Nuklei auch bei Sediment-Bedeckung fortschreitet. Um eine initiale Besiedlung eines Nukleus in Flussarm B zu gewährleisten, müsste es Perioden geben, in der die Sediment-Bedeckung der potentiellen Nuklei abgetragen wird. Das scheint in Flussarm B zu keiner Zeit der Fall zu sein, denn bei initialer Etablierung einer kalzifizierenden cyanobakteriellen Gemeinschaft wäre diese in der Lage, auch bei Sedimentabdeckung mit der Besiedlung und Kalzifizierung fortzufahren (siehe Kapitel 4.5). Das bedeutet, dass die erreichte Höhe der saisonal schwankenden Fließgeschwindigkeit in Flussarm B (Abb.20) zu keiner Zeit im Jahr ausreicht, um die „Initialzündung“ für die Onkoid-Bildung zu ermöglichen. Dafür ist eine höhere Wasserenergie als die in Flussarm B erreichte nötig.

Welche Höhe muss die Strömung erreichen, um eine erosive Befreiung der potentiellen Nuklei von Sediment zu erzielen?

Zur Beantwortung muss ein Blick auf die sedimentäre Situation in Flussarm A geworfen werden. Die Alz-Onkoide in Flussarm A sind zwischen Dezember und März mit einer dicken winterlichen Sedimentschicht bedeckt (siehe Kapitel 4.5). Der Zeitraum der winterlichen Sedimentbedeckung in Flussarm A entspricht dem Zeitraum der niedrigsten Fließgeschwindigkeit dieses Flussarmes A im Verlauf des gesamten Jahres mit Werten zwischen 0,52 m/s und 0,53 m/s (Abb. 20). Ab März wird diese winterliche Sedimentbedeckung abgetragen, weil die Fließgeschwindigkeit durch den Eintrag von Schmelzwasser und den damit verbundenen Anstieg des Chiemsee-Wasserspiegels zunimmt. Um die Nuklei im Flussarm B von der Sedimentbedeckung zu befreien, ist folglich eine Fließgeschwindigkeit von über 0,53 m/s nötig. Das ist jedoch nur für einen Monat (Mai) innerhalb der Schmelzwasserperiode realisiert (Abb.20), in dem der Wert (0,6 m/s) den zur Abrasion der Sedimentbedeckung notwendigen übersteigt. Abgesehen von diesem einzigen Wert schwankt die Fließgeschwindigkeit des Flussarmes B zwischen 0,06 m/s und 0,25 m/s. Dieser Wertebereich ist nicht ausreichend, um die Sedimentbedeckung des

Flussarmes B zu abradieren und eine cyanobakterielle Pionierbesiedlung (siehe Kapitel 4.5) der dort zur Verfügung stehenden Nuklei zu ermöglichen.

Die Menge des suspendierten Materials in der Wassersäule des Flussarmes B liegt meistens etwas über den Werten von Flussarm A (Abb. 21). Da sie jedoch bis auf den August 2005 und April 2006 recht ähnlich sind, dürfte dieser Parameter als Entscheidungsträger über Entstehung oder Ausbleiben der Onkoide in Flussarm B keine Rolle spielen. Nichtsdestotrotz reguliert die Menge an suspendierten Partikeln die Lichtmenge, die auf dem Flussboden ankommt. Für photoautotrophe Organismen wie die kalzifizierenden Cyanobakterien ist Licht ein lebensnotwendiger Faktor. Die optimale Lichtintensität für Cyanobakterien liegt sehr viel tiefer, als die terrestrischen Verhältnisse vorgeben. STAL et al. (1985) berichten von einer optimalen Lichtintensität in einer mikrobellen Matte von Mellum Island von 15–150  $\mu\text{E}/\text{m}^2\text{s}$ . Dieser Wertebereich ist in der Alz bis in Tiefen von mindestens 3,30 m realisiert, wenn nicht sogar tiefer. Im Flussarm A existieren Onkoide mit lebendem Biofilm in einer Tiefe von 3,30 m bei einer absoluten Messwert von 101  $\mu\text{E}/\text{m}^2\text{s}$ . Der Anteil der Lichtintensität in dieser Tiefe beträgt ca. 4% von der Lichtintensität, die an der Oberfläche gemessen worden ist. Die Tiefe von 3,30 m in Flussarm B liegt mit einem absoluten Wert von 45  $\mu\text{E}/\text{m}^2\text{s}$  zwar unter dem des absoluten Messwertes von Flussarm A, allerdings sind die 45  $\mu\text{E}/\text{m}^2\text{s}$  ca. 5% von der an der Oberfläche gemessenen Lichtintensität (Abb. 19). Ursache für die Unterschiede von absoluter Lichtintensität und prozentualem Anteil an der Oberflächen-Beleuchtungsstärke zwischen beiden Flussarmen sind Schwankungen der Lichtintensität durch Wolken. Wenn die optimale Lichtintensität von Cyanobakterien bei einem Prozentanteil von ca. 5% liegt, ist das Fehlen von Onkoiden in Flussarm B nicht durch die leicht erhöhte Sedimentbelastung (Abb. 21), die zur stärkeren Attenuation führt, zu erklären, denn bis 3,30 m ist die nötige Lichtintensität in Flussarm B realisiert (Abb. 19). Prinzipiell begrenzen zu geringe Lichtverhältnisse das Vorkommen von Onkoiden (WINSBOROUGH 1994). Jedoch sind in Flussarm B durchaus Stellen vorhanden, in denen eine Lichtintensität ausreichend wäre, um eine Onkoid-Bildung zu ermöglichen. Da die Onkoid-Bildung selbst in Räumen ausreichender Lichtintensität nicht stattfindet, ist das Licht nicht der Hauptfaktor, der die Entscheidung über Vorkommen oder Fehlen von Onkoiden trifft.

Auch die Konzentration an Sauerstoff liefert keinen Grund für das Ausbleiben der Onkoid-Bildung in Flussarm B, denn die Werte aus Flussarm B sind vergleichbar mit denen in Flussarm A und sogar über den zeitlichen Abschnitt von März 2005 bis August 2005 nahezu deckungsgleich, trotz der verringerten Fließgeschwindigkeit in Flussarm B gegenüber Flussarm A.

Wegen eines Defektes am Messgerät, der zur Unterbrechung der Jahresgangmessung für beide Flussarme insbesondere für Nitrat und Sulfat führte, ist die Nährstoffsituation nur mit Vorbehalt interpretierbar. Die Sulfat-Konzentration im Flussarm B liegt im Messzeitraum zwischen Oktober 2004 und Februar 2005 unterhalb derer von Flussarm A (Abb. 10). Grund dafür kann eine erhöhte Tätigkeit von Sulfat-reduzierenden Bakterien in Flussarm B gegenüber Flussarm A sein. Sulfatreduzierer nutzen das Sulfat anstelle von Sauerstoff zur Respiration in anaeroben Milieus. Die Sulfatreduktion kann auch unter aeroben Bedingungen (Abb. 11), allerdings mit niederen Umsetzungsraten stattfinden (CANFIELD & DES MARAIS 1991, JØRGENSEN 1994). Sulfatreduzierer sind in der Lage, eine Karbonatfällung in mikrobiellen Matten zu vermitteln (VISSCHER & VAN GEMERDEN 1993). Da in Flussarm B keine Matten vorhanden sind, ist dieser Aspekt nur für Flussarm A bedeutend (Kapitel 4.5, HÄGELE 2004).

Der Nährstoffbedarf von aquatischen Organismen unterliegt dem Redfield-Verhältnis von C:N:P = 106:16:1 (REDFIELD 1958, REDFIELD et al. 1963). Kohlenstoff steht in Form von  $\text{CO}_2$  und  $\text{HCO}_3^-$  immer zur Verfügung. Stickstoff und Phosphor jedoch können limitierende Faktoren sein.

Aus den Konzentrationen von Nitrat (Abb.8) und Phosphat (Abb. 9) ergibt sich für den Flussarm A ein N:P-Verhältnis von durchschnittlich 18 und für den Flussarm B von durchschnittlich 10. Übersteigt das N:P-Verhältnis den Wert von 16, liegt theoretisch eine Phosphor-Limitierung vor. SCHANZ & JUON (1983) konnten für Algen im Rhein eine Phosphorlimitierung erst bei  $> 20$  feststellen. Mit einem N:P-Verhältnis von 10 unterliegt die Biomasseproduktion in Flussarm B keiner Limitierung der Makronährstoffe. Trotzdem findet keine Besiedlung der Nuklei statt. Da die Nährstoffsituation in Flussarm B geeignet ist, um die Produktion von Biomasse zu unterstützen, wäre sie zwar wichtig bei der Aufrechterhaltung einer onkoidalen Gemeinschaft, ist aber nicht der Hauptfaktor, der über die An- oder Abwesenheit von Onkoiden entscheidet. Das N:P-Verhältnis des Flussarmes A von durchschnittlich 18 weicht zwar erheblich von dem N:P-Verhältnis ab, das für das Jahr 2003 (siehe Kapitel 4.2) für diesen Flussarm mit  $> 115$  errechnet wurde, stellt aber dennoch eine theoretische Phosphor-Limitierung dar. Es gibt 2 Möglichkeiten für die Abweichung des N:P Verhältnisses desselben Flussarmes. Einerseits besteht die Möglichkeit, dass die Nährstoffkonzentrationen mit den Jahren schwanken. Andererseits ist es möglich, dass die Verwendung von verschiedenen Methoden zur Bestimmung der Phosphat-Konzentration mehr oder weniger präzise Ergebnisse erzielen. Die Bestimmung der Phosphat-Konzentration im Jahr 2003 wurde unter Verwendung eines Ionenchromatographen durchgeführt (Nachweisgrenze bei 0,5 mg/L). Da die Nachweisgrenze in Bezug zu den gemessenen Konzentrationen recht hoch war, wurden zusätzliche Werte zur Phosphat-Konzentration vom Wasserwirtschaftsamt Traunstein eingeholt. Zur Bestimmung dieser Werte wurde ebenfalls ein Ionenchromatograph verwendet, der allerdings eine Nachweisgrenze von 0,001 mg/L aufwies. Mit dieser Nachweisgrenze erschienen die Phosphat-Werte vertrauenswürdig. Die Messungen der Phosphat-Konzentration für das Jahr 2005 wurden mit einem Photometer durchgeführt. Ob eine methodische oder ökologische Ursache letztlich zur starken Abweichung der N:P Verhältnisse zwischen beiden Jahren führt, bleibt bis dato ungeklärt. Wichtig ist, dass auch wenn Phosphat in Konzentrationen zwischen 0,12 mg/L und 0,15 mg/L in Flussarm A nachgewiesen werden konnte, das N:P Verhältnis mit einem Wert von 18 eine Situation der theoretischen Phosphor-Limitierung widerspiegelt.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die Fließgeschwindigkeit über Vorkommen oder Abwesenheit von Onkoiden in Flussarm A und Flussarm B entscheidet. Parameter wie Licht, Nährstoffe und Geochemie werden erst in zweiter Instanz wichtig und zwar nachdem die Fließgeschwindigkeit für sedimentunbedeckte Nuklei sorgt und damit die Vorbedingung für eine initiale Onkoid-Besiedlung schafft. Mit Beginn der Besiedlung beginnt auch das Wachstum eines Onkoids. Für die Aufrechterhaltung der onkoidalen Wachstumsprozesse sind selbstverständlich geeignete geochemische Umweltbedingungen, optimale Licht- und Nährstoffverhältnisse notwendig, jedoch die entscheidende Bedingung für die „Initialzündung“ einer Onkoid-Bildung ist die Höhe der Fließgeschwindigkeit. Da in Flussarm B die Fließgeschwindigkeit während des gesamten Jahres zu gering ist, um eine Sedimentbedeckung zu verhindern, findet keine Etablierung einer cyanobakteriellen Gemeinschaft auf Nuklei statt. Die Folge ist das Ausbleiben der Onkoid-Bildung in Flussarm B, trotz geeigneter geochemischer, Licht- und Nährstoffbedingungen.

WINSBOROUGH et al. (1994) berichten von der Strömung als Faktor, der die Verteilung der Onkoide reguliert. Angaben über die Fließgeschwindigkeit wurden allerdings nicht gemacht. Darüberhinaus berichten WINSBOROUGH et al. (1994) von der Dezimierung der modernen El Mojarral-Stromatolithe und Onkoide aufgrund von Vandalismus und Verschlammung. Die Onkoide in der Alz tolerieren eine temporäre Sedimentbedeckung (siehe Kapitel 4.5). Eine dauerhafte Sedimentbedeckung kann jedoch die Bildung von Onkoiden (Flussarm B) unterbinden. Wie lange nach erfolgreicher Besiedlung eine Sedimentbedeckung toleriert wird, ohne

zum Absterben der Onkoide zu führen, ist eine Fragestellung für die Zukunft. Es ist aber nicht auszuschließen, dass sich Faktoren, die zur Verminderung der Fließgeschwindigkeit führen, auf die existierenden Onkoide lebensbedrohlich auswirken.

Die große Bedeutung der Strömung für Onkoide, die nicht *in-situ* wachsen und die Strömungsenergie über Rollvorgänge zu ihrem Wachstum nutzen, ist bekannt (FLÜGEL 2004). Darüberhinaus ist bekannt, dass die Höhe der physikalischen Energie einer Strömung die Sedimentationsrate bestimmt. Jedoch konnte zum ersten Mal in dieser Studie der Nachweis erbracht werden, dass eine Mindestenergie an Fließgeschwindigkeit erforderlich ist, um eine *in-situ* Onkoid-Bildung zu gewährleisten. Zukünftig wird zu prüfen sein, ob das für *in-situ* wachsende Onkoide an demorts ebenfalls zutrifft.

#### 4.4 Der Wachstumszeitraum der Alz-Onkoide

Eine Vielfalt von Parametern, wie Evaporation, Ausfällung, Zufluss und den Effekten, die die Position auf dem Kontinent und die geographische Breite und Höhe mit sich bringen, kontrollieren die Sauerstoffisotopen-Zusammensetzung von Seen und Flüssen (CLARK & FRITZ 1997). Folglich kann das  $\delta^{18}\text{O}$ -Signal in Abhängigkeit von der geografischen Position variieren. Die Alz wird sowohl vom Oberflächenwasser des Chiemsees als auch von den lokalen meteorischen Niederschlägen gespeist. Das Wassereinzugsgebiet des Chiemsees sind die Bayerischen Kalkalpen. Basierend auf der Konturkarte der IAEA, die die Verteilung der mittleren  $\delta^{18}\text{O}$ -Werte für die Niederschläge auf der ganzen Welt kartiert, sind  $\delta^{18}\text{O}$ -Werte zwischen -9‰ und -8‰ für das Voralpenland zu erwarten (ROZANSKI et al. 1993). BOWENS AND WILKINSON (2002) zeigen präzisere jährliche  $\delta^{18}\text{O}$ -Mittelwerte von -11,06‰ für die Bayerischen Kalkalpen in einer Höhe von 1600 m und jährliche  $\delta^{18}\text{O}$ -Mittelwerte von -8,75‰ für die meteorischen Niederschläge, die im Untersuchungsgebiet vorkommen. Der Durchschnittswert des  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Alzwasser}}$  von -10,58‰ zeigt, dass die Alz vorwiegend abgereichertes Wasser aus den höheren Lagen der Bayerischen Kalkalpen führt und weniger Niederschläge aus der unmittelbaren Umgebung.

Nichtsdestotrotz wachsen die Onkoide der Alz in Flusswasser, dessen  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Alzwasser}}$  Werte saisonal schwanken (Abb. 14). ANDREWS et al. (1997) berichteten von ähnlichen  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Alzwasser}}$  Werten, jedoch hinsichtlich ihrer kurzen Zeit der Probenahme gehen sie nicht auf die Saisonalität ein. ROZANSKI et al. (1993) stellten fest, dass die saisonalen Schwankungen von  $\delta^{18}\text{O}$  in meteorischen Niederschlägen vorwiegend durch den Breitengradeneffekt beeinflusst wird, denn größere saisonale Extremtemperaturen erzeugen stärkere saisonale Schwankungen in der Isotopen-Zusammensetzung der Niederschläge. Zusätzlich muss der Höheneffekt beachtet werden. Auf der Basis von Studien in den Italienischen Alpen haben BORTOLAMI et al. (1979) auf eine Höhen- $\delta$ -Korrelation in Form eines Gradienten hingewiesen ( $\sim -0.31\text{‰}$  pro 100-m Anstieg in der Höhe). Sowohl die Höhenlage der Alz (517 m Ü. N. N.) als auch der Wassereintrag aus der erhöhten Voralpenregion führen zu abgereicherten  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Alzwasser}}$  Werten. Die saisonalen Schwankungen in den  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Alzwasser}}$  Werten, die sich als leicht abgereicherte Werte in den Monaten März bis Juni bemerkbar machen (Abb. 14), sind das Resultat des Schmelzwassereintrags aus den Bayerischen Kalkalpen. Solche Jahresschwankungen der  $\delta^{18}\text{O}$  Werte in terrestrischen Gewässern wurde auch von VON GRAFENSTEIN et al. (1999) aus dem Oberflächenwasser des nahe gelegenen Ammersees berichtet, auch wenn die absoluten  $\delta^{18}\text{O}$  Werte um ca. -0,5‰ leichter sind als die, die im Flusswasser der Alz gemessen worden sind. Die Unterschiede in der Sauerstoffisotopen-Zusammensetzung zwischen der Alz und dem Ammersee gehen wahrscheinlich auf die lokalen Unterschiede in der jährlichen Schnee- und Eisbildung und den lokalen Schmelzprozessen zurück.

Die modernen Süßwasser-Onkoide der Alz konservieren die geochemischen Bedingungen des

Umgebungswassers in Form von Kalzit zum Zeitpunkt der Fällung. In Übereinstimmung mit der Mineralogie von modernen Süßwasser-Onkoiden aus anderen Studien (z.B. ANDREWS et al. 1993; DAVAUD & GIRARD-CLOS 2001; DEAN & EGGLESTON 1984) bestehen die Alz-Onkoide vorwiegend aus Kalzit (Abb. 5), dessen  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Onkoid}}$  Werte um  $-11,1\text{‰}$  liegen (Abb. 19). Diese Werte sind viel angereicherter als in den Onkoiden, die in den britischen Flüssen Lathkill (Derbyshire) und Spring Bottom Ringstead (Dorset) gemessen wurden (ANDREWS et al. 1997). Der  $\delta^{18}\text{O}$  Durchschnittswert aus den Lathkill-Onkoiden beträgt  $-6,78\text{‰}$ , während der  $\delta^{18}\text{O}$  Durchschnittswert aus den Onkoiden von Spring Bottom Ringstead  $-4,6\text{‰}$  beträgt. Der Hauptgrund für diese Unterschiede liegt im sogenannten „Kontinentaleffekt“ (CLARK & FRITZ 1997): Standorte, die nahe am Meer gelegen sind (Britische Inseln), werden mit Küsten-Niederschlägen versorgt, die durch eine angereicherte Sauerstoffisotopen-Zusammensetzung charakterisiert sind. Demgegenüber empfangen die Regionen, die im kälteren Inneren von Kontinenten liegen (Bayern), Niederschläge, die in ihrer Sauerstoffisotopen-Zusammensetzung aufgrund des Kontinental- und Höheneffekts angereichert sind.

Die rekonstruierten Temperaturspannen, die sich aus den Ansätzen A und B ergeben, sind plausibel, denn die aktuelle Wassertemperatur der Alz schwankt zwischen  $0,4^{\circ}\text{C}$  im Januar und  $25,2^{\circ}\text{C}$  im Juli (maximale Spanne der letzten 24 Jahre) und die rekonstruierten Temperaturspannen sind eine Teilmenge der aktuellen Temperaturspanne (Abb. 24). Die rekonstruierten Temperaturspannen aus Ansatz A und B stimmen auch miteinander überein (Abb. 24). Verglichen mit den aktuellen Werten der Wassertemperatur der Alz reflektieren die beiden rekonstruierten Temperaturspannen eher Sommertemperaturen (Abb. 24). Das legt die Onkoid-Kalzifizierung und damit das Onkoid-Wachstum auf die Sommermonate fest. ANDREWS et al. (1997) errechneten den Monat August als Fällungszeitraum für mikrobiell gefällte Karbonate in Europa (einschließlich der Alz-Onkoide), weisen jedoch auf die Verwendung von Mittelwerten der in ganz Europa gesammelten Daten für ihre Temperatur-Rekonstruktion hin. Die Berechnungen der hier vorliegenden Studie zeigen allerdings eine längere Wachstumsperiode. Zum Beispiel zeigt Abbildung 25, dass die rekonstruierte Temperaturspanne (Ansatz A und B) mit den aktuellen Wassertemperaturen der Alz zwischen Mai und September 1993 übereinstimmen. Folglich scheint das Wachstum der Alz-Onkoide auf diesen Zeitraum festgelegt zu sein. Im Vergleich dazu scheint das Wachstum der Onkoide im Jahre 1983 im Juni bis September mit einer 4-wöchigen Unterbrechung während des Monats Juli stattzufinden (Abb. 26). Im Zeitraum der Unterbrechung war die gemessene Wassertemperatur höher als die rekonstruierte und das Onkoid-Wachstum scheint gestoppt zu haben. Ursächlich dafür kann sowohl die Tatsache sein, dass die  $\text{CO}_2$ -Löslichkeit mit zunehmenden Wassertemperaturen sinkt, als auch Veränderungen in anderen abiotischen Faktoren (z.B. pH), die die Kalzit-Ausfällung verhindern. Darüberhinaus können die Verarmung an Nährstoffen und ein Wandel der kalzifizierenden benthischen Organismengemeinschaft zu einer Veränderung der biotischen Bedingungen führen und damit das Wachstum der Onkoide nachteilig beeinflussen. In den Jahren zwischen 1981 und 2004 scheint das Wachstum der Onkoide in 20 Jahren durchgehend und in 4 Jahren unterbrochen.

Ungeachtet dessen, ob das Wachstum der Alz-Onkoide durchgehend oder unterbrochen ist, die Auswertung des Langzeit-Datensatzes (1981-2004) der aktuellen Wassertemperaturen legt einen sommerlichen Wachstumszeitraum zwischen Mai und Oktober nahe (Abb. 27), denn die rekonstruierten Temperaturspannen stimmen mit den aktuellen Wassertemperaturen für diese Monate in Bayern überein (Abb. 24).

## 4.5 Experimentelle Untersuchungen zur Besiedlungsstrategie, Wachstumsperiode, Kalzifizierungsrate und Alter der Süßwasser-Onkoide der Alz

### 4.5.1 Wachstum und Wachstumsperiode

Die rezenten Süßwasser-Onkoide der Alz entstehen aus der Fähigkeit einer benthischen cyanobakteriellen Gemeinschaft zur Mineralisierung (Kapitel 4.1, HÄGELE 2004 HÄGELE et al. 2006, ROTT 1991, PENTECOST & RIDING 1986). Deshalb ist das Wachstum der Alz-Onkoide direkt mit dem Ausmaß der cyanobakteriellen Besiedlungs- und Kalzifizierungsrate verbunden. Je höher die Dichte der cyanobakteriellen Besiedlung, desto höher ist die onkoidale Kalzifizierungsrate und desto mehr wächst ein Onkoid. Das in diesem Kapitel durchgeführte Experiment hat ergeben, dass die cyanobakterielle Besiedlung der Alz-Onkoide auf zwei Wegen erfolgt. Erstens findet von März bis September eine cyanobakterielle Neubesiedlung und Vermehrung auf der Oberseite der ausgelegten Nuklei statt (Abb. 28). Zweitens erfolgt eine Zunahme der cyanobakteriellen Besiedlung und die Verhärtung von bereits gefällten Kalzifizierungsprodukte zwischen September und März.

Die Nuklei, die im September 2005, Oktober 2005 und Dezember 2005 ausgelegt worden sind, zeigten von September 2005 bis März 2006 keinerlei cyanobakterielle Neubesiedlung (Tafel 26A, 26B, Tafel 29A, 29B, Tafel 31A, 31B). Das bedeutet, dass eine Neubesiedlung der Nukleus-Oberflächen mit Cyanobakterien saisonal abhängig ist. Jedoch muss eingeräumt werden, dass eine Neubesiedlung sowohl in Form von Reproduktionsstadien, wie Hormogonien, Hormocysten und Exosporen als auch in Form von Überdauerungsstadien durch Akineten stattgefunden hat (FOGG 1973, NICHOLS & ADAM 1982). Allein der Vorgang der Auskeimung könnte innerhalb des Zeitraumes (September 2005 bis März 2006) gehemmt sein. Selbst wenn in diesem Zeitraum die Umweltbedingungen die cyanobakterielle Neubesiedlung bzw. Auskeimung nicht unterstützen, hemmen sie eine etablierte cyanobakterielle Gemeinschaft nicht an ihren Lebensaktivitäten (Vitalität, Vermehrung) oder an deren Kalzifizierung. Beweis dafür ist die Zunahme der Besiedlungs- und Kalzifizierungsdichte auf der Nukleus-Oberseite der im April 2005 ausgelegten Nuklei zwischen September 2005 (Tafel 16A) und März 2006 (Tafel 20B), also exakt in dem Zeitraum, innerhalb dessen keine Neubesiedlung bzw. Auskeimung an den im Zeitraum zwischen September 2005 bis März 2006 ausgelegten Nuklei zu beobachten ist. Neben ungeeigneten geochemischen Umweltbedingungen kann der Zeitraum des Auslegens der betreffenden Nuklei außerhalb des Zeitpunktes der Verfügbarkeit der Reproduktionsstadien gelegen haben. Zu welchem Zeitpunkt allerdings die Produktion der Vermehrungsstadien für die cyanobakteriellen Arten (Kapitel 4.1 und Kapitel 4.2), die für die Kalzifizierung der Alz-Onkoide verantwortlich sind, stattfindet, muss aufgrund fehlender Studien unbetrachtet bleiben. Prinzipiell können Überdauerungsstadien (Akineten) zwar auf den unbesiedelten Nuklei anwesend sein, keimen aber erst bei optimalen Bedingungen aus, die im Zeitraum zwischen September 2005 bis März 2006 nicht gegeben sind. Auch kann sich das Neubesiedlungsverhalten während des „Pionier“stadiums anders gestalten als bei einer bereits etablierten Gemeinschaft, denn eventuell ist eine Neubesiedlung auf einer unbesiedelten Substratoberfläche schwerer zu realisieren als auf einer bereits besiedelten, was auf experimentellem Weg zu überprüfen wäre.

Die Besiedlungszunahme bei Nuklei mit bereits etablierter Cyanobakterien-Gemeinschaft gegenüber solchen Nuklei, die während des Zeitraumes zwischen September 2005 und März 2006 keine Besiedlung zeigten, erklärt sich durch das bevorzugte Ansiedeln von Reproduktionsstadien

nahe am Ort der Produktion. Wenn sich Vermehrungsstadien nicht weit vom Bildungsort niederlassen und auskeimen, nimmt die Besiedlungsdichte an diesen Stellen zu, während Stellen, die außerhalb des Ausbreitungsradius liegen, unbesiedelt bleiben.

An diesem Punkt stellt sich jedoch die Frage, wie wird der Abtransport der Reproduktionsstadien in einem turbulenten Fließgewässer wie der Alz verhindert und eine „Ortstreue“ der Reproduktionsstadien gewährleistet? Eine Möglichkeit ist die Abdeckung der Nuklei mit der mehrere Zentimeter dicken, winterlichen Sedimentschicht im Zeitraum von November 2005 bis März 2006 (Tafel 18A, 18B, Tafel 25A, Tafel 28). Diese winterliche Sedimentbedeckung hüllt einen Nukleus lückenlos ein, seine Unterseite ausgenommen (Tafel 18A). Sie ist eine regelmäßige, jedes Jahr wiederkehrende Erscheinung und kann Einfluss auf die Regulierung der cyanobakteriellen Besiedlung haben. Eine komplette Abdeckung der Oberfläche verursacht einerseits das Ausbleiben der cyanobakteriellen Neubesiedlung mit allochthonen Reproduktionsstadien und andererseits das Verbleiben der in diesem Zeitraum freigesetzten autochthonen Reproduktionsstadien am Ort. Folge ist die cyanobakterielle Nichtbesiedlung von Nuklei, die vor der Bildung der winterlichen Sedimentbedeckung unbesiedelt sind und die Zunahme der cyanobakteriellen Besiedlung, die vor der Sedimentbedeckung eine etablierte Cyanobakterien-Gemeinschaft besitzen. Das entspricht den Beobachtungen im Verlauf der Studie.

Der Zeitraum der Nichtbesiedlung (September 2005-März 2006) überlappt zwar mit dem Zeitraum der Ablagerung der winterlichen Sedimentschicht (November 2005-März 2006), ist jedoch nicht deckungsgleich. Die winterliche Sedimentbedeckung erklärt eigentlich nur das Fehlen der cyanobakteriellen Neubesiedlung für die Nuklei, die im Dezember 2005 ausgelegt worden sind. Zum Zeitpunkt des Auslegens der Nuklei im September 2005 und Oktober 2005 ist die Sedimentbedeckung nicht in dem Maße präsent, dass sie eine Neubesiedlung durch Abdeckung der Oberfläche behindern würde (Tafel 24A, 24B). Theoretisch könnte also eine Besiedlung bis zum Beginn der Ablagerung der winterlichen Sedimentschicht stattgefunden haben, was nicht der Fall ist (Tafel 24A, 24B). Die Gründe reichen von ungeeigneten Umweltbedingungen über eine grundsätzliche Verzögerung zwischen Auslegen und Besiedlungsbeginn, sowie Substratpräferenz bis zu einer saisonal bedingten Abwesenheit von Reproduktionsstadien. Bis auf einen experimentell ausgelegten Nukleus (Tafel 21A, 21B) ist die winterliche Sedimentschicht ab März 2006 größtenteils erodiert. Ab diesem Zeitpunkt setzt eine zunehmende cyanobakterielle Besiedlung auf den Nukleus-Oberflächen ein, die sich aus einer Ansiedlung von allochthonen Reproduktionsstadien erklärt. Reste dieser winterlichen Sedimentschicht bleiben zwar auch noch im März 2006 vorhanden (Tafel 20A, 20B, Tafel 26A, 26B, Tafel 29A, 29B, Tafel 31A, 31B), werden jedoch von Chironomiden akkumuliert (Tafel 26A, Tafel 29A, 29B, Tafel 31A, 31B), so dass sedimentfreie Nukleusflächen für die Neubesiedlung zur Verfügung stehen (THIENEMANN 1934).

Wie bereits oben erwähnt, muss die winterliche Sedimentbedeckung nicht nur eine Behinderung einer cyanobakteriellen Neubesiedlung darstellen, sondern kann auch als „Schutzschicht“ für eine bereits etablierte Cyanobakterien-Gemeinschaft fungieren. Indiz dafür ist die Zunahme der Besiedlungsdichte auf Nuklei mit bereits etablierter Cyanobakterien-Gemeinschaft während der Dauer der winterlichen Sedimentbedeckung. Aus dem Grund der Besiedlungszunahme muss die Vorstellung, dass die winterliche Sedimentschicht die Wirkung der essentiellen Umweltbedingungen (Licht, Nährstoffe, Sauerstoff) auf die darunterliegende cyanobakterielle Gemeinschaft gravierend stört, neu überdacht werden. Unbestritten bleibt jedoch, dass eine permanente Bedeckung bei zu hoher Hintergrundsedimentation zu keinerlei Onkoid-Bildung führen kann.

Die generelle Anpassungsfähigkeit und ökologische anspruchslosigkeit von Cyanobakterien (FOGG 1988) sind dabei eine Grundvoraussetzung. Drastische Veränderungen der Lichtbedingungen, der Nährstoff-Verfügbarkeit und der Sauerstoff-Lieferung, denen die Cyanobakterien während des Zeitraums der winterlichen Sedimentbedeckung ausgesetzt sind, müssen bewältigt werden. Um bei geringen Lichtintensitäten optimale Photosyntheseraten zu erzielen, sind Cyanobakterien in der Lage, ihren Fotosynthese-Apparat strukturell und funktional so zu modifizieren, dass Kurz- und Langzeit-Anpassungen das Überleben sichern können (BHAYA et al. 2000). Die Antwort von Cyanobakterien auf Nährstoffmangel wurde intensiv untersucht und offenbart sich in verschiedenen Strategien (z.B. ALLEN 1984, HEALEY 1982, REITHMAN et al. 1988). Diese schließen die zunehmende Synthese von Transportsystemen und Enzymen, die unzugängliche Formen von Nährstoffen in metabolisch nutzbare Formen umwandeln, genauso ein, wie Änderungen in der Zell-Morphologie, intrazellulären Nährstoff-Reserven und Modifikationen in der Aktivität von zahlreichen physiologischen Prozessen (GROSSMAN et al. 1994). Damit sind Cyanobakterien in der Lage, mit Nährstoffmangelsituationen zurechtzukommen. Die Zunahme der Besiedlungsdichte während der Monate der winterlichen Sedimentbedeckung zeigt, dass die angesiedelten Cyanobakterien keine lebensbedrohlichen Einschränkungen hinsichtlich der Licht- und Nährstoffverhältnisse erleiden, da sonst eine Abnahme oder eine Stagnation in der Besiedlungsdichte, jedoch sicher keine Zunahme zu beobachten wäre.

Hinweise auf eine Sauerstoffmangelsituation unter der winterlichen Sedimentschicht an den Rändern und der Oberseite aller Nuklei fehlen (keine Produktion von Eisensulfid). Entweder halten die fotosynthetische Sauerstoffentwicklung und die Respiration eine aerobe Bilanz oder die Strömung der Alz versorgt die Nukleus-Oberseite trotz der winterlichen Sedimentschicht mit Sauerstoff. Eine Kombination aus beidem ist ebenfalls möglich. Für eine reale Charakterisierung der Lebensbedingungen unterhalb der winterlichen Sedimentbedeckung sind Analysen mit Mikrosensoren nötig, die in dieser Studie nicht zum Einsatz kommen konnten. Aber auch ohne die winterliche Sedimentbedeckung können drastische Unterschiede hinsichtlich der Umweltbedingungen an ein und demselben Nukleus auftreten. Gemeint ist die starke cyanobakterielle Besiedlung der Nukleus-Oberseite (Tafel 17B) und der oberen Nukleus-Ränder (Tafel 17C) verglichen mit der Nukleus-Unterseite (Tafel 17A), die in allen Fällen, bis auf einen, keine Besiedlung erfährt und die nicht selten durch eine temporäre Schwarzfärbung charakterisiert ist (Tafel 17A). Oftmals sind die schwarzgefärbte Unterseite und die besiedelte Oberseite scharf voneinander getrennt (Tafel 17A, Tafel 22A, 22B). Während die Oberseite besiedelt und kalzifiziert wird, bleibt die Unterseite von allen bis auf einen der ausgelegten Nuklei unbesiedelt und unkalzifiziert. Dieser eine Nukleus zeigt eine cyanobakterielle Besiedlung auch an der Unterseite. Im März 2006 sind diese Kolonien aufgrund der Produktion von Eisensulfid schwarz gefärbt (Tafel 19A). Die cyanobakterielle Blaugrün-Färbung als Vitalitätszeichen und die Schwarzfärbung ist im Juni 2006 verschwunden (STOLZ 2000), während die Dichte der punktuellen Kalzifizierung zugenommen hat (Tafel 19A, 19B). Das bedeutet, dass die vorhandenen Cyanobakterien unter dem Einfluss des Eisensulfids zwar absterben (Fehlen von blaugrün gefärbten Kolonien), die Kalzifizierung jedoch unvermindert stattfindet. Die Anwesenheit von Eisensulfid muss nicht immer zum Absterben der Cyanobakterien führen. COHEN (1984) zeigt, dass Cyanobakterien durchaus tolerant auf Eisensulfid reagieren können.

Ursache für die unverminderte Kalzifizierung kann die Tätigkeit heterotropher Bakterien sein (DREW 1914, KRUMBEIN & COHEN 1977, CHAFETZ & BUCZYNSKI 1992, CASTANIER et al. 1999), die in HÄGELE (2004) ausführlich diskutiert ist. In HÄGELE (2004) ist ebenfalls der Einfluss der Sulfatreduktion auf die onkoidale Kalzifizierung umfassend theoretisch diskutiert, jedoch fehlten in HÄGELE (2004) eindeutige Beweise, dass eine onkoidale Kalzifizierung auch unter Sulfatreduktion tatsächlich stattfindet. Dieser Nachweis ist in Tafel 19A und Tafel 19B erbracht.

Beide Abbildungen zeigen, dass die Menge an gefällttem Karbonat nach dem Einfluss der Sulfatreduktion nicht nur gleich bleibt, sondern zugenommen hat, obwohl vitale Cyanobakterien-Kolonien fehlen (Tafel 19B). Die vitalen Cyanobakterien-Kolonien sind nach Einwirkung von Eisensulfid inaktiviert (Fehlen der Färbung) (vgl. Tafel 22A mit 22C) und siedeln sich im Zuge der allgemeinen Neubesiedlung ab März 2006 wieder an (Tafel 22A). Ergänzend muss jedoch hinzugefügt werden, dass eine Sulfatreduktion ohne vorherige cyanobakterielle Besiedlung nicht zur Kalzifizierung führt (Tafel 17A). Das bedeutet, dass zur onkoidalen Kalzifizierung in jedem Fall eine cyanobakterielle Besiedlung stattfinden muss, die Kalzifizierung jedoch später auch von anderen Bakterien in Gang gehalten werden kann.

Die Besiedlung der einzigen Nukleus-Unterseite (Tafel 19A) kann nur mit einer überdurchschnittlich günstigen Positionierung zusammenhängen, in der optimale Umweltfaktoren eine cyanobakterielle Besiedlung ermöglicht haben oder ein Artefakt sein, der aus einer vertauschten Lage-Positionierung von Ober- und Unterseite zustande kam. Im letzteren Fall können die Umweltbedingungen an der neuen Position für die Aufrechterhaltung der cyanobakteriell besiedelten Unterseite nicht geeignet gewesen sein. Das überwiegende Ausbleiben von cyanobakteriell besiedelten und kalzifizierten Nukleus-Unterseiten während der Dauer des Experimentes (Tafel 17A, Tafel 22A) stellt zunächst das *in-situ* Wachstum der Alz-Onkoide grundsätzlich in Frage, weil an natürlich entstandenen Alz-Onkoiden die Unterseiten zweifellos kalzifiziert sind (Tafel 35, Tafel 36). Jedoch muss die flächige Ausbreitung der Cyanobakterien-Kolonien (Tafel 23A) mit fortschreitender Zeit berücksichtigt werden. Im Laufe der Zeit dehnt sich die cyanobakterielle Besiedlung der Oberseite in Richtung Unterseite aus (Tafel 23A) und führt dort zur Kalzifizierung. Daraus ergibt sich eine geringere Menge an gefällttem Kalzit auf der Unterseite als auf der Oberseite. Diese Morphologie ist typisch für die natürlichen Alz-Onkoide (Kapitel 4.1 und Kapitel 4.2).

Alle während des Experimentes ausgelegten Nukleus-Oberseiten wurden bis Juni 2006 cyanobakteriell besiedelt und kalzifiziert (Tafel 22A, 22B, Tafel 23A, 23B, Tafel 27A, 27B, 27C, Tafel 30A, 30B, Tafel 32A, 32B, Tafel 33A, 33B, Tafel 34A, 34B). Das weist auf ein hohes Potential der Onkoid-Bildung in der Alz hin. Dichte und Ausmaß der Kalzifizierungen korrelieren positiv mit der Aufenthaltsdauer in der Alz. Anfänglich werden die seitlichen Ränder der Oberseite, die strömungsexponiert sind, sehr viel dichter cyanobakteriell besiedelt und kalzifiziert als das Zentrum der Oberseite (Tafel 16A, 16B, Tafel 30A, Tafel 33A, 33B, 33C). Nach und nach werden alle Bereiche der Oberseite besiedelt. Die Kalzifizierung kann punktuell scharf begrenzt sein (Tafel 17B, 17C, Tafel 22A, 22B, Tafel 23A, 23B), wenn nicht aneinander angrenzende cyanobakterielle Kolonien mineralisieren. Sie kann flächig sein, wenn sich die punktuell kalzifizierten Kolonien verdichten oder um die autochthon mineralisierenden Kolonien zusätzlich eine Organomineralisation oder das Einfangen und Binden allochthoner Sedimente stattfindet (Tafel 27A, 27B, Tafel 30A, 30B).

Die im April 2005 ausgelegten Quarzit-Nuklei unterlagen einer ganzjährigen Beobachtung, die darauf hindeutet, dass die im Sommer ausgefallenen Karbonte im Winter weiter verhärten. Auf die sommerliche Wachstumsperiode deuten die Signale der stabilen Sauerstoff-Isotopen aus onkoidalem Massenkarbonat und Alzwasser ebenfalls hin (Kapitel 4.4). Die Auswertung des Wachstumsexperimentes unterstützt die Aussage von Kapitel 4.4.

Im progressiven Wachstumsverlauf behalten die strömungsexponierten Ränder der Oberseite höhere Kalzifizierungsraten bei. Demnach ist der seitliche Rand der strömungszugewandten Nukleus-Seite stets am stärksten kalzifiziert und wächst am schnellsten. Daraus resultiert die überwiegend abgeflachte, ellipsoide Onkoidgestalt. Das ist der nötige Nachweis, der in Ka-

titel 4.1.3 noch nicht vorhanden war, um die elliptische Makrostruktur der Alz-Onkoide zu erklären.

Bedeutender jedoch ist, dass eine Kontinuität der während des Experimentes beobachteten cyanobakteriellen Besiedlungsmuster zu der Ausbildung jener internen 3 Merkmale in der onkoidalen Struktur führt, die ohne ein *in-situ* Wachstum nicht zu erklären sind: (1) die Dezentralität des Kernes, (2) die generellen Unterschiede in der Karbonatmenge zwischen Ober- und Unterseite und (3) die lokale Konstanz der Ausfällung der größten Karbonatmenge am strömungsexponierten Rand statt an der zentralen Oberseite (Tafel 35, Tafel 36).

### 4.5.2 Jährliche Kalzifizierungsrate und Alter der Alz-Onkoide

Die Kalzifizierung der cyanobakteriellen Kolonien beginnt ca. 2 Monate nach der Besiedlung. Diese Beobachtung wird durch die Ergebnisse von FENCHEL (1998) und KÜHL et al. (2003) gestützt.

Die in dieser Studie experimentell ermittelte jährliche Kalzifizierungsrate der Alz-Onkoide beträgt durchschnittlich 0,58 mm/Jahr. Diese Kalzifizierungsrate weicht zwar von der von ROTT (1991) mit Hilfe der Pb-210 Methode ermittelten von 0,33 mm bis 0,34 mm/Jahr und von der von ZWINGERS (2003) ermittelten zwischen 1,6 mm und 4,6 mm/Jahr ab. Die Gründe dafür können sowohl ökologisch als auch methodisch bedingt sein, bleiben aber spekulativ. FLÜGEL (1978) gibt eine durchschnittliche jährliche Kalzifizierungsrate für rezente Süßwasser-Onkoide zwischen 2 und 4mm/Jahr an. MERZ-PREISS & RIDING (1999) haben für Süßwasser-Onkoide in Südwest-Deutschland eine durchschnittliche Zuwachsrate von 2,21 mm/Jahr angegeben. MOORE & BURNE (1994) geben für die Mikrobialithe des salzwasserbeeinflussten Lake Clifton eine Zuwachsrate von 1 mm/Jahr an. Eine maximale Wachstumsrate von 1 mm/Jahr wird auch von PLAYFORD & COCKBAIN (1976) für die Stromatolithen der Shark Bay angegeben. CASTANIER et al. (1999) haben auf experimentellem Weg eine bakterielle Kalzifizierungsrate zwischen 4 µm und 2 mm herausgefunden. Ursächlich für die Variationen können Unterschiede in der Kalzifizierungsleistung beispielsweise aufgrund von abweichenden Umweltfaktoren und einer abweichenden Zusammensetzung der Cyanobakterien-Gemeinschaft sein. Es muss auch bedacht werden, dass die hier experimentell ermittelte Kalzifizierungsrate auf der Kalzifizierungsleistung einer „Pionier“-Gemeinschaft basiert. SZULC & SMYK (1994) machen an Süßwasser-Stromatolithen deutlich, dass eine saisonale ökologische Sukzession einer mikrobiellen Gemeinschaft existiert. Während solch einer Sukzession besteht die Möglichkeit, dass eine andere Zusammensetzung von kalzifizierenden Arten höhere Kalzifizierungsleistungen erbringt.

Die Nuklei, an denen die jährliche Wachstumsrate bestimmt worden ist, zeigen nicht die typische Stratifizierung (Kapitel 4.2 oder HÄGELE et al. 2006), die in der „Rinde“ von mehrere Jahre alten Onkoiden zu beobachten ist. Vermutlich geht die Zusammensetzung der cyanobakteriellen Gemeinschaft, die sich im Zeitraum eines Jahres auf den Nuklei etablierte, nicht über das Pionierstadium hinaus. In dem Fall wird eine reale Kalzifizierungsrate verhüllt, was allerdings mit erweiternden Experimenten erst einmal zu zeigen wäre. Die Wirkung von Eisensulfid auf die Kalzifizierung (HÄGELE 2004) muss bei Ermittlung der Kalzifizierungsrate an der Nukleus-Oberseite nicht berücksichtigt werden, da das Eisensulfid in allen Fällen nur an der Nukleus-Unterseite vorkommt (HÄGELE 2004). Prinzipiell variiert die Kalzifizierungsrate zwischen Oberseite, strömungsexponiertem Rand und Unterseite der Nuklei, eine Beobachtung, die auch von ZWINGERS (2003) gemacht worden ist. Die geringe Kalzifizierungsrate der Unterseite der Onkoide ist ein aussagekräftiges Indiz für ein onkoidales *in-situ* Wachstum. Die Karbonatblagerungen auf der Unterseite, die bei Alz-Onkoiden (nicht bei den ausgelegten Nuklei) zu

beobachtet sind, entstehen vermutlich nicht durch einen Rüttelvorgang (Kapitel 4.1), sondern durch flächenhaftes Ausbreiten der cyanobakteriellen Besiedlung von der Oberseite Richtung Unterseite (Tafel 23A). Während die Unterseite vergleichsweise zur Oberseite verzögert besiedelt und kalzifiziert wird, schreitet die Besiedlung und Kalzifizierung der Oberseite stetig voran. Eine Differenz in der Besiedlungs- und Kalzifizierungsrate zwischen Ober- und Unterseite ist die Folge, die in der Mehrzahl der Alz-Onkoide auch zu beobachten ist (Tafel 35, Tafel 36).

Bestätigt durch ROTT (1991) und ZWINGERS (2003) erlaubt die in dieser Arbeit ermittelte Spannweite des onkoidalen Alters zwischen 23 und 92 Jahren die Aussage, dass die Alz-Onkoide nicht fossil sind. Eine vertrauenswürdige Angabe des absoluten Alters ist jedoch mit der in dieser Studie verwendeten Experimentdurchführung nicht möglich, da das Alter, bestimmt an verschiedenen Positionen desselben Onkoids, enorm voneinander abweichen kann (Abb.31). Grund dafür sind Präferenzen im Besiedlungsverhalten der Cyanobakterien. Die dichter besiedelten strömungsexponierten Ränder der Onkoide (Tafel 16A, 16B, Tafel 30A, Tafel 32A, Tafel 33A, 33B, 33C) geben den entscheidenden Hinweis darauf, dass die cyanobakterielle Besiedlung und anschließende Kalzifizierung nicht homogen über die Onkoid-Oberfläche verläuft.

Darüberhinaus ist aus der Betrachtung der Onkoid-Querschnitte zu erkennen, dass solche Besiedlungspräferenzen im Verlauf einer progressiven onkoidalen Kalzifizierung bei *in-situ* Wachstum beibehalten werden und zu Unterschieden in der Schichtmächtigkeit der abgelagerten Karbonate führen können, sichtbar an der mächtigeren Kalzifizierung der strömungsexponierten Stellen als der von anderen Stellen am Onkoid (Tafel 35, Tafel 36). Wird zusätzlich noch die für Mikroorganismen charakteristische exponentielle Vermehrung berücksichtigt, die zu einer exponentiellen Zunahme der Kalzifizierung führen kann, ist die Altersbestimmung basierend auf der Festlegung der Kalzifizierungsrate für ein Jahr mit „Pionier“-besiedlung nicht für die absolute Bestimmung des onkoidalen Alters geeignet. Nur bei Berücksichtigung des exponentiellen Wachstumsverhaltens der Cyanobakterien und der Entwicklung der kalzifizierenden Gemeinschaft vom „Pionier“- zum „Klimax“-Stadium führen zu einer annähernd realen Kalzifizierungsrate. Um eine vertrauenswürdige Bestimmung des absoluten Alters anhand der Kalzifizierungsrate durchzuführen zu können, muss das in dieser Studie angewandte Experiment einer zeitlich längeren Laufzeit ausgesetzt und der Focus besonders auf das Wachstumsverhalten gerichtet werden.

ROTT (1991) bestimmte das absolute Alter eines 20 mm breiten Alz-Onkoids auf 104 Jahre. Das in dieser Studie bestimmte absolute Alter von 100-110 mm breiten Alz-Onkoiden variiert zwischen 23 und 92 Jahren mit einem Durchschnitt von 55 Jahren. Onkoidalter und Onkoidgröße korrelieren nur mit einer statistischen Wahrscheinlichkeit von 77% (Abb. 30). Ursächlich für die geringe Korrelation ist, dass eine zunehmende Kalzifizierung im Laufe der Zeit zwar zu einer onkoidalen Größenzunahme führt, jedoch auch die Größe des Kernanteils an der gesamten Onkoidsubstanz berücksichtigt werden muss. Onkoide, deren Kernanteil hoch ist, sind bei gleicher Größe jünger als Onkoide, deren Kernanteil klein ist (vgl. Tafel 36C mit 36F). Aus diesem Grund ist eine positive Korrelation zwischen Onkoidgröße und Onkoidalter mit Vorsicht zu behandeln.

## 5. SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die Entstehung der Mikrostruktur basiert auf: (1) abiotischen Umweltbedingungen, (2) der Struktur der EPS mit den suspendierten Organismen, den molekularen Eigenschaften, der Architektur des Biofilms, den physikalischen Eigenschaften der Tertiärstruktur, (3) spezifischen und unspezifischen biogenen Verkalkungsmustern, Organomineralisation, Fangen und Binden von Sedimenten, (4) Abweidung, Bioturbation und Metabolismus der Metazoa und (4) Sedimentstabilität durch Biostabilisierung.

Die Mesostruktur der Alz-Onkoide basiert auf der Entstehung von (1) dichtem, laminierten Karbonat, (2) dichten, unlaminierten Karbonatbereichen und (3) porösen, unlaminierten Karbonatbereichen. Sie werden verursacht durch die Migrations-Dynamik der mikrobiellen Population, der Bioturbation und Wohnstrategie der Metazoa, der Etablierung einer „Monokultur“ oder „Mischkultur“ von kalzifizierenden Cyanobakterien und durch saisonal schwankende Umweltbedingungen. Merkmale der Mesostruktur können unter Umständen als Indikatoren für die Rekonstruktion von Umweltbedingungen dienen.

Die Makrostruktur entsteht hauptsächlich aus einer Zweier-Kombination aus „Sandstrahl“-Effekt und *in-situ* Wachstum. Eine Drehung findet nur gelegentlich und in Ausnahmefällen statt, d.h. einzelne Onkoide

Da in vergangenen Studien über die onkoidale Morphogenese meistens auf die Gestaltung der Mesostruktur als Indikator für Umweltbedingungen und auf ausgewählte dominierende Muster kalzifizierender Organismen fokussiert wird, liegt der Wert dieser Arbeit in der ganzheitlichen Betrachtung der Onkoid-Struktur und der sich daraus komplex darstellenden Morphogenese. Inwieweit und ob die geochemischen und biologischen Bedingungen der Alz überhaupt auf vergangene Umwelten transferiert werden können, wenn fossile Onkoide eine ähnliche Innenarchitektur wie die Alz-Onkoide aufweisen, bleibt Aufgabe der Zukunft.

Die Alz-Onkoide zeigen teilweise konzentrische Karbonat-Laminae, wie sie auch von anderen Onkoiden bekannt sind, jedoch mit dem Charakteristikum des *in-situ* Wachstums: die Laminae an der Oberseite sind mächtiger als die an der Unterseite. Die aktive Wachstumsschicht, in der die Photoautotrophen in einem vertikalen Stratifizierungsmuster angeordnet sind, schließt die äußeren 13 mm der Onkoidrinde ein, die sich in einen äußeren weichen Biofilm (5mm) und einen darunterliegenden kalzifizierten Biofilm (8 mm) unterteilen läßt. Der Biofilm, der von einer multitrophischen Cyanobakterien-Diatomeen-Metazoa-Gemeinschaft gebildet und besiedelt wird, ist das Hauptcharakteristikum in Hinblick auf Bildung und Wachstum der Alz-Onkoide. Eine Phosphor-Limitierung des aquatischen Lebensraums mit einem N:P Verhältnis von  $> 115$  durch das gesamte Jahr hindurch hemmt das Wachstum multizellulärer Algen und Höherer Pflanzen. In Kapitel 4.2 wurde geschlossen, dass höhere Phosphor-Konzentrationen die Cyanobakterien-dominierte, Onkoid-aufbauende Lebensgemeinschaft durch andere Organismen ersetzt würde. Nachfolgende Ergebnisse offenbaren zwar ein geringeres N:P Verhältnis von 18, doch die Grundaussage, dass Onkoide kleine Ökosysteme in einer Phosphor-limitierten Umwelt sind, kann aufrecht erhalten werden, weil es sich auch bei einem Wert von 18 um ein Phosphor-limitiertes Milieu handelt.

Cyanobakterien verfügen über mehrere Strategien, mit einer Phosphor-Mangelsituation umzugehen, denn Phosphor ist für die Etablierung der benthischen Onkoid-Lebensgemeinschaft zwingend notwendig. Recycling-Produkte, die aus Stoffflüssen des komplexen Nahrungsnetzes

stammen und der zusätzliche Eintrag von allochthonem Nahrungsbestandteilen aufgrund der klebrigen Eigenschaften des Biofilms können den Nahrungsbedarf der Onkoid-Lebensgemeinschaft decken. Die Alz-Onkoide stellen ein enges Bündnis zwischen Biotop und Biozönose dar, in dem komplexe Wechselwirkungen untereinander und mit der Umwelt ablaufen. Die Folgerung ist, dass die Alz-Onkoide als kleine, aber komplexe Ökosysteme angesehen werden können, die geeignete geochemische Umweltbedingungen für Bildung und Wachstum benötigen.

Die Parameter Alkalinität, pH, Konzentrationen an Kalzium und Magnesium, Licht, Sauerstoff und Temperatur zwischen dem Flussarm A, der die Onkoid-Bildung ermöglicht und Flussarm B, in dem keine Onkoidbildung stattfindet, sind einander so ähnlich, dass diese Umweltparameter als Ursache für das Fehlen von Onkoiden in Flussarm B ausgeschlossen werden können. Obwohl die Nährstoffsituation mit Hinblick auf das N:P Verhältnis in Flussarm B sogar günstiger (N:P = 10) als in Flussarm A (N:P = 18) ist, findet in Flussarm B keine Onkoidbildung statt.

Die Fließgeschwindigkeit ist der Umweltparameter, der prinzipiell über Vorkommen oder Abwesenheit von Onkoiden entscheidet. Die Bedeutung der Fließgeschwindigkeit für den Flussarm B, in dem keine Onkoide gebildet werden, liegt in der Fähigkeit, abgelagerte Sedimente, die aus Zeiten geringerer Fließgeschwindigkeiten stammen, von potentiellen Onkoid-Nuklei zu entfernen, um die Neubesiedlung mit einer cyanobakteriellen Gemeinschaft zu ermöglichen. Eine etablierte Gemeinschaft ist in der Lage, mit den Auswirkungen einer temporären Sedimentbedeckung umzugehen. In Flussarm B wäre eine Fließgeschwindigkeit von mindestens  $0,53 \text{ ms}^{-1}$  nötig, um die Bildung von Onkoiden zu ermöglichen. Solange diese Fließgeschwindigkeit in Flussarm B weiterhin nur selten erreicht wird, bleibt eine Onkoidbildung aus. Aus der Erkenntnis, dass die Fließgeschwindigkeit über das Schicksal der Alz-Onkoide entscheiden kann, entwickelt sich die Überlegung, dass alle natürlichen oder anthropogenen Ereignisse, die zum Absinken des Chiemsee-Wasserspiegels und damit zur Erniedrigung der Fließgeschwindigkeit führen, eine existenzielle Bedrohung für die Onkoide darstellen können.

Obwohl die Erkenntnisse über die ökologischen Zusammenhänge zwischen den Umweltbedingungen der Alz und den Onkoid-bildenden Organismen viele Antworten auf Bildungs- und Wachstumsprozesse liefern, geben sie keinerlei Auskunft über die Wachstumsperiode der Alz-Onkoide. Die dafür durchgeführten Temperatur-Rekonstruktionen anhand stabiler Sauerstoffisotopen und der Vergleich mit gemessenen Wassertemperaturen legen eine Wachstumsphase der Alz-Onkoide zwischen Mai und Oktober (hauptsächlich im Sommer) nahe. Dieses Ergebnis deckt sich mit dem Ergebnis aus dem Wachstumsexperiment. Dieses Experiment erbrachte sowohl den Nachweis der sommerlichen Besiedlung und Kalzifizierung Wachstumsperiode als auch den Nachweis des *in-situ* Wachstums. Darüberhinaus lieferte es Ergebnisse zur Strategie der cyanobakteriellen Besiedlung, zur Kalzifizierungsrate und zum Alter.

Die Strategie der cyanobakterielle Besiedlung der Alz-Onkoide erfolgt auf 2 Wegen, die sich saisonal ergänzen und auf diese Weise eine Etablierung des Biofilms über das gesamte Jahr hinweg ermöglichen. (1) Die cyanobakterielle Neubesiedlung durch allochthone Reproduktionsstadien findet zwischen März und September statt, während die cyanobakterielle Besiedlung zwischen September und März aufgrund der autochthonen Reproduktionsstadien zustande kommt. Die winterliche Sedimentbedeckung (zwischen November und März) reglementiert zwar die cyanobakterielle Besiedlung während des Winters, ohne zum Absterben des Biofilms zu führen und sorgt für die weitere Aushärtung der im Sommer gefällten Karbonatprodukte, die Hauptwachstumsphase der Alz-Onkoide verläuft jedoch im Sommer. Auch wenn die Alz-Onkoide auf eine temporäre Sedimentbedeckung von drei Monaten nicht letal reagieren, sind sie doch einer dauerhaften Hintergrundsedimentation gegenüber empfindlich. Erst das komplexe

Zusammenspiel physikochemischer, sedimentologischer und biologischer Faktoren, die in der Alz vorherrschen ermöglichen diesem sehr besonderen Onkoid-Typ mit all seinen Merkmale.

Die onkoidale Substanzvermehrung wird neben einer Organomineralisierung und dem Einfangen und Binden allochthoner Sedimente (flächige Substanzvermehrung) hauptsächlich durch die *in-situ* Fällung der Cyanobakterien von Kalziumkarbonat (punktuelle Substanzvermehrung) gewährleistet. Das Ausmaß der Kalzifizierung entspricht dem Ausmaß der cyanobakteriellen Besiedlung, deren Verteilung über die Oberfläche nicht homogen stattfindet. Prinzipiell ist die Oberseite von experimentell ausgelegten Nuklei cyanobakteriell besiedelt und kalzifiziert, die Unterseite nicht. Der strömungsexponierteste Rand der Oberseite ist am dichtesten besiedelt und kalzifiziert. All die beobachteten Details an den experimentell ausgelegten Nuklei, deren *in-situ* Positionen stets gewährleistet waren, stehen im völligen Einklang mit den Merkmalen, die die experimentell unbeeinflussten Alz-Onkoide aufweisen. Aus diesem Grund ist ein *in-situ* Wachstum der Alz-Onkoide bewiesen. Die ersten Kalzifizierungsprodukte treten circa zwei Monate nach erfolgreicher cyanobakterieller Besiedlung der Nuklei ein.

Da die cyanobakterielle Besiedlung und Kalzifizierung heterogen verteilt ist, ist auch die onkoidale Kalzifizierungsrate an verschiedenen Stellen des Onkoids unterschiedlich. Die größte Kalzifizierungsrate von durchschnittlich 0,63 mm/Jahr entsteht am strömungsexponierten Rand der Oberseite, der zentrale Teil der Oberseite mit einer durchschnittlichen Rate von 0,53 mm/Jahr. Offensichtlich ist der Einfluss der Strömung auf das onkoidale Wachstum von größerer Bedeutung als die Lichtverhältnisse. Ansonsten würden die höchsten Kalzifizierungsraten am zentralen Teil der Oberseite entstehen, da hier die Lichtverhältnisse am besten sind. Das ist aber nicht der Fall.

Obwohl die Alz-Onkoide echte Riesen unter den Onkoiden darstellen, sind sie nicht fossil, denn das Alter der getesteten Onkoide, die eine Durchschnittsgröße repräsentieren, kann auf 23 bis 92 Jahre festgelegt werden. Alter und Größe korrelieren zwar, aber der Kernanteil muss bei vergleichender Betrachtung berücksichtigt werden. Aus diesem Grund kann das Alter eines Onkoids nicht anhand seiner Größe relativ zu einem anderen Onkoid bestimmt werden.

Fundamentale Fragestellungen, die sich während der Forschungsarbeit bezüglich Morphogenese, Wachstum und Ökologie ansammelten, konnten in der vorliegenden Dissertation beantwortet werden. Aus diesem Grund stellt sie ein Basiswerk für Themen dar, die sich mit Onkoiden oder Mikrobialithen beschäftigen.

## 6. AUSBLICK

Onkoide existieren seit einem geologisch langen Zeitraum und entstehen biogen. Die Erforschung von Onkoiden ist eine interdisziplinäre Aufgabe, die die Fächer Geowissenschaften und Biologie miteinander verbindet. In der vorliegenden Arbeit konnten einige fundamentale Fragen zu Morphogenese, Wachstum, Ökologie, Wachstumsperiode, Kalzifizierungsrate, Wachstumsgeschwindigkeit und Alter der Alz-Onkoide beantwortet werden. In Zukunft ist zu prüfen, inwieweit sich rezente Onkoide anderer Flüsse mit den Alz-Onkoiden im Hinblick auf Entstehung, Wachstum und Ökologie decken. Solche Untersuchungen führen zu einer umfassenden Charakterisierung des Lebensraumes von Süßwasser-Onkoiden und ermitteln allgemeingültige ökologische Rahmenbedingungen für die prinzipielle Entstehung von Onkoiden.

Da in dieser Arbeit ausschließlich Onkoide einer einzigen Lokalität untersucht wurden, ist eine Verallgemeinerung der Ergebnisse erst nach Untersuchungen von rezenten Onkoiden anderer Lokalitäten zulässig. Nach Analysen zur Morphogenese, Wachstum und Ökologie rezenter Onkoide vieler verschiedener Lokalitäten kann ein Katalog von Merkmalen und Eigenschaften entstehen, der für die Charakterisierung fossiler Onkoide anwendbar ist.

Die Bedeutung der einzelnen Umweltbedingungen auf die Bildung und das Wachstum von Mikrobialithen ist ein weitgehend unerforschtes Terrain und bietet viel Potential für das Verständnis der ökologischen Hintergründe. Erst wenn wir die Ökologie besser verstehen, sind Klassifizierungen für Rekonstruktionen fossiler Umweltbedingungen wirklich sinnvoll.

Um den Geheimnissen des Erfolges von Onkoiden, Stromatolithen oder Mikrobialithen angesichts ihrer langen Entwicklungsgeschichte auf die Spur zu kommen, bedarf es weiterführender Studien, denn mit mehr Wissen über heute lebende, biogene Sedimentgebilde werden wir auch ihre fossilen Verwandten besser verstehen. Den effektivsten Weg dafür bietet die Interdisziplinarität.

## 7. DANKSAGUNG

Meinen besonderen Dank spreche ich in erster Linie Prof. Dr. R. Leinfelder für die herzliche Begleitung, die lückenlose Betreuung und die harmonische Zusammenarbeit aus. Viele Ideen dieser Arbeit wurden in Diskussionen mit Dr. U. Struck geboren. Aus diesem Grund und für die Durchführung zahlreicher Sauerstoffisotopen-Analysen gebührt auch ihm ein ganz besonderer Dank. Für die unkomplizierte Umsetzung der Interdisziplinarität zwischen Geologie und Biologie bedanke ich mich überaus herzlich bei Prof. Dr. J. Grau und Prof. Dr. E.-G. Burmeister. Prof. Dr. B. Reichenbacher danke ich für die mehr als zahlreichen Hilfestellungen in diversen Situationen, die letztlich zur Vollendung dieser Arbeit führten. Dr. Dieter Schmid übernahm dankbarerweise die Schulung meines Blickes für Verborgenes.

Ohne die technische Kompetenz und dem persönlichen Einsatz von Cathleen Helbig, Renate Liebreich und Lisa Böck würden dieser Arbeit die grundlegenden Ergebnisse fehlen. Gedankt wird dem Wasserwirtschaftsamt Traunstein für die freundliche Überlassung von wasserchemischen und Temperatur Daten. Dank geht auch an Dr. Albert Gilg und Prof. Dr. W. Schmahl für die Durchführung und Hilfe bei der XRD. Georg Janßen wird für fotografische Arbeiten gedankt. Dr. T. Baumann und J. Langer danke ich für die chemischen Karbonat-Analysen und zusätzlich Laborarbeiten. Dr. O. Spieler danke ich für die Hilfe bei der Korngrößenbestimmung. Nicht nur meinen Dank sondern auch meinen Respekt für die anregenden Diskussionen verdienen Dorothea Frieling und Herbert Scholz. Eine frühe Version des Kapitels „Onkoide aus der Alz: kleine Ökosystem in einer Phosphor-limitierten Umwelt“ profitierte von den hilfreichen Kommentaren von Robert Riding, Cardiff, Joachim Reitner, Göttingen, Gregory Webb, Brisbane denen hier auch gedankt wird.

Für alle kalten Taucheinsätze bedanke und entschuldige ich mich bei Norbert Gast und Max Riehl.

Tim Stich, bei Dir bedanke ich mich mit Zuneigung für Deine unerschöpfliche Geduld und Deine Anerkennung. Sandi Dressel, ich danke Dir mit meiner uneingeschränkten Geschwisterliebe dafür, dass Du mein Bruder bist. Der Gedanke, dass uns nichts trennen kann, gibt mir Rückhalt und Durchhaltevermögen. Gute Feen, wie meine Schwester Saskia Bangert, sind es, die im Hintergrund auf geheimnisvolle Weise eine zauberhafte Zukunft organisieren. Dankeschön!

Diese Arbeit wurde einerseits durch das GeoBio-Center<sup>LMU</sup> München gefördert und andererseits mit einem Promotionsstipendium aus dem Programm zur Förderung der Chancengleichheit für Frauen in Forschung und Lehre der LMU München finanziert. Beiden Institutionen danke ich für das Vertrauen in meine Arbeit.

## 8. LITERATUR

- AITKEN, J.D., 1967, Classification and environmental significances of cryptalgal limestones and dolomites, with illustrations from the Cambrian and Ordovician of southwestern Alberta: *Journal of Sedimentary Petrology*, v. 37, p. 1163-1178.
- ALLEN, M.M., 1984, Cyanobacterial cell inclusions: *Annual Review of Microbiology*, v. 38, p. 1-25.
- ANDREWS, J.E., RIDING, R. und DENNIS, P.F., 1993, Stable isotopic composition of Recent freshwater cyanobacterial carbonates from the British Isles: local and regional environmental control: *Sedimentology*, v. 40, p. 303-314.
- ANDREWS, J.E., RIDING, R. und DENNIS, P.F., 1997, The stable isotope record of environmental and climatic signals in modern terrestrial microbial carbonates from Europe: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 129, p. 171-189.
- ARP, G., REIMER, A. und REITNER, J., 1999, Calcification in cyanobacterial biofilms of alkaline salt lakes: *European Journal of Phycology*, v. 34, p. 393-403.
- ARP, G., REIMER, A. und REITNER, J., 2001, Photosynthesis-induced biofilm calcification and Calcium concentrations in Phanerozoic Oceans: *Science*, v. 292, p. 1701-1704.
- ARP, G., REIMER, A. und REITNER, J., 2003, Microbialite formation in seawater of increased alkalinity, Satonda Crater Lake, Indonesia: *Journal of Sedimentary Research*, v. 73, p. 105-127.
- AWRAMIK, S.M., 1984, Ancient stromatolites and microbial mats, in Cohen, Y., Castenholz, R.W. und Halvorson, H.O., (Hrsg.), *Microbial mats*: New York, Alan R. Liss, p. 1-22.
- BADGER, M.R., BASSETT, M. und COMMINS, H.N., 1985, A model of  $\text{HCO}_3^-$  accumulation and photosynthesis in cyanobacterium *Synechococcus* sp.: *Plant Physiology*, v. 77 (2), p. 465-471.
- BATHURST, R.G., 1975, Carbonate sediments and their diagenesis: New York, Elsevier Science Publications & Co, 1-658 p.
- BEGON, A.E., HARPER, J.L. und TOWNSEND, C.R., 1998, *Ökologie*: Heidelberg, Berlin, Spektrum Akademischer Verlag.
- BEIER, S., BOLLEY, M. und TRAUNSPURGER, W., 2004, Predator-prey interactions between *Dugesia gonocephala* and free living nematodes: *Freshwater Biology*, v. 49, p. 77-86.
- BENKE, A.C., WALLACE, J.B., HARRISON, J.W. und KOEBEL, J.W., 2001, Food web quantification using secondary production analysis: predaceous invertebrates of the snag habitat on a subtropical river: *Freshwater Biology*, v. 46 (3), p. 329-346.
- BHAYA, D., 1996, Molecular responses of cyanobacteria to macronutrient limitation: *Journal of Scientific and Industrial Research*, v. 55, p. 630-637.
- BHAYA, D., SCHWARZ, R. und GROSSMAN, A.R., 2000, Molecular responses to environmental stress, in Whitton, B.A. und Potts, M., (Hrsg.), *The ecology of cyanobacteria. Their diversity in time and space*: Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 397-442.
- BOROWITZKA, M.A., 1989, Carbonate calcification in algae - initiation and control, in Mann, S., Webb, J. und Williams, R.J.P., (Hrsg.), *Biomineralization*: Weinheim, VCH-Verlag, p. 63-94.
- BORTOLAMI, G.C., RICCI, B., SUSELLA, G.F. und ZUPPI, G.M., 1979, Isotope hydrology of the Val Corsaglia, Maritime Alps, Piedmont, Italy: *Isotope Hydrology 1978*, v. 1, p. 327-350.
- BOUQUET, E., BORONAT, A. und RAMOS-CORMENZANA, A., 1973, Production of calcite (calcium carbonate) crystals by soil bacteria is a general phenomenon: *Nature*, v. 246, p. 527-529.
- BOURRELLY, P., 1970, *Les Algues d'eau douce: Initiation à la Systematique*, Tome III: Les Algues bleues et rouges: Paris, Éditions N. Bourbée & Cie 3.
- BOWENS, G.J. und WILKINSON, B.A., 2002, Spatial distribution of  $\delta 18\text{O}$  in meteoric precipitation: *Geology*, v. 30, p. 315-318.
- BURMEISTER, E.-G., 1985, Bestandsaufnahme wasserbewohnender Tiere der oberen Alz (Chiemgau, Oberbayern) - 1982 und 1983 mit einem Beitrag (III.) zur Köchenfliegenfauna Oberbayerns (Insecta, Trichoptera): *Forschungen und Berichte zu Naturschutz und Landschaftspflege*, v. 9, p. 4-28.
- BURNE, R.V. und MOORE, L.S., 1987, Microbialites: Organosedimentary deposits of benthic microbial communities: *Palaios*, v. 2, p. 241-254.
- CAMPBELL, A.A., EBRAHIMPOUR, A., PEREZ, L., SMESKO, S.A. und NANCOLLANS, G.H., 1989, The dual role of polyelectrolytes and proteins as mineralization promoters and inhibitors of calcium oxalate monohydrate: *Calcified Tissue International*, v. 45, p. 122-128.
- CANFIELD, D.E. und DES MARAIS, D.J., 1991, Aerobic sulfate reduction in microbial mats: *Science*, v. 251, p. 1471-1473.
- CAROZZI, A.V., FALKENHEIN, F.U.H. und FRANKE, M.R., 1983, Depositional environment, diagenesis and reservoir properties of oncologic packstones, Macaé Formation (Albian-Cenomanian), Campos Basin, offshore Rio de Janeiro, Brazil, in Peryt, D., (Hrsg.), *Coated grains*: Berlin, Springer, p. 330-343.
- CASTANIER, S., LE MÉTAYER-LEVREL, G. und PERTHUISOT, J.-P., 1999, Carbonate precipitation and limestone genesis - the microbiologist point of view: *Sedimentary Geology*, v. 126, p. 9-23.
- CHAFETZ, H.S., 1994, Bacterially induced precipitates of calcium carbonate and lithification of microbial mats, in Krumbein, W.E., Paterson, D.M. und Stal, L.J., (Hrsg.), *Biostabilization of sediments*: Oldenburg, BIS, p. 149-163.
- CHAFETZ, H.S. und BUCZYNSKI, C., 1992, Bacterially induced lithification of microbial mats: *Palaios*, v. 7, p. 277-293.
- CHARACKLIS, W.G. und MARSHALL, K.C.E., 1990, *Biofilms*: New York, Wiley, 316 p.
- CHRISTENSEN, B.E., KJOSBAKKEN, J. und SMIDSRØD, O., 1985, Partial chemical and physical characterization of two extracellular polysaccharides produced by marine periphytic *Pseudomonas* sp. strain NCMB 2021: *Applied Environmental Microbiology*, v. 50, p. 837-845.
- CLARK, I. und FRITZ, P., 1997, *Environmental Isotopes in Hydrogeology*, CRC Press, 328 p.
- COHEN, Y., 1984, The Solar Lake cyanobacterial mats: strategies of photosynthetic life under sulfid, in Cohen, Y., Castenholz, R.W. und Halvorson, H.O., (Hrsg.), *Microbial mats: stromatolites*: New York, Alan R. Liss, Inc., p. 133-149.
- COSTERTON, J.W. und STOODLEY, P., 2003, Microbial biofilms: protective niches in ancient and modern geomicrobiology, in Krumbein, W.E., Paterson, D.M. und Zavarzin, G.A., (Hrsg.), *Fossil and recent biofilms. A natural history of life on earth*: Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. xv-xxi.
- DAHANAYAKE, K., 1977, Classification of oncoids from the Upper Jurassic carbonates of the French Jura: *Sedimentary Geology*, v. 18, p. 337-353.

- DAHANAYAKE, K., 1983, Depositional environments of some Upper Jurassic oncoids, in Peryt, T., (Hrsg.), Coated Grains: Berlin, Springer, p. 377-385.
- DAHANAYAKE, K., GERDES, G. und KRUMBEIN, W.E., 1985, Stromatolites, oncolites and oolites biogenically formed in situ: Naturwissenschaften, v. 72, p. 513-518.
- DAVAUD, E. und GIRARD-CLOS, S., 2001, Recent freshwater ooids and oncoids from western Lake Geneva (Switzerland): indications of a common organically mediated origin: Journal of Sedimentary Petrology, v. 71, p. 423-429.
- DEAN, W.E. und EGGLESTON, J.R., 1984, Freshwater oncolites created by industrial pollution, Onondaga Lake, New York: Sedimentary Geology, v. 40, p. 217-232.
- DECHO, A.W., 1990, Microbial exopolymer secretion in ocean environments - their role in food webs and marine processes: Oceanography and Marine Biology, v. 28, p. 73-153.
- DECHO, A.W., 1994, Molecular-scale events influencing the macro-scale cohesiveness of exopolymers, in Krumbein, W.E., Paterson, D.M. und Stal, L.J., (Hrsg.), Biostabilization of sediments: Oldenburg, BIS-Verlag, p. 135-149.
- DECHO, A.W., 2000a, Exopolymer microdomains as a structuring agent for heterogeneity within microbial biofilms, in Riding, R. und Awramik, S.M., (Hrsg.), Microbial sediments: Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, p. 9-15.
- DECHO, A.W., 2000b, Microbial biofilms in intertidal systems: an overview: Continental Shelf Research, v. 20, p. 1257-1273.
- DECHO, A.W. und KAWAGUCHI, T., 2003, Extracellular Polymers (EPS) and calcification within modern marine stromatolites, in Krumbein, W.E., Paterson, D.M. und Zavarzin, G.A., (Hrsg.), Fossil and recent biofilms. A natural history of life on Earth: Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 227-241.
- DEFARGE, C., TRICHET, J. und COUË, A., 1994, On the appearance of cyanobacterial calcification in modern stromatolites: Sedimentary Geology, v. 94, p. 11-19.
- DEFARGE, C., TRICHET, J., JAUNET, A.-M., ROBERT, M., TRIBBLE, J. und SANSONE, F.J., 1996, Texture of microbial sediments revealed by cryo-scanning electron microscopy: Journal of Sedimentary Research, v. 66, p. 935-947.
- DELETTRE, Y.R., 2000, Larvae of terrestrial Chironomidae (Diptera) colonize the vegetation layer during the rainy season: Pedobiologia, v. 44, p. 622-626.
- DELGADO, O. und LAPOINTE, B.E., 1994, Nutrient-limited productivity of calcareous versus fleshy macroalgae in an eutrophic, carbonate-rich tropical marine environment: Coral Reefs, v. 13, p. 151-159.
- DESIKACHARY, T.V., 1959, Cyanophyta: New York, London, Academic Press.
- DOWELL KEARNS, K. und HUNTER, M.D., 2000, Green algal extracellular products regulate antialgal toxin production in a cyanobacterium: Environmental Microbiology, v. 2, p. 291-297.
- DRAGASTAN, O., 1969, Micro-oncolithes dans le Jurassique supérieur de la vallée du Bicaz (Carpates orientales, Roumaine): Bulletin de la Société géologique de France, v. 11, p. 655-659.
- DREW, G.H., 1914, On the precipitation of calcium carbonate in the sea by marine bacteria, and on the action of denitrifying bacteria in tropical and temperate seas: Carnegie Publication, v. 182, p. 7-45.
- ELLENBERG, H., 1973, Ökosystemforschung: Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag.
- EMILIANI, C., 1954, Depth habitats of some species of pelagic foraminifera as indicated by oxygen isotope ratio: American Journal of Science, v. 252, p. 149-158.
- ESPIE, G.S., MILLER, A.G. und CANVIN, D.T., 1989, Selective and reversible inhibition of active CO<sub>2</sub> transport by hydrogen sulfide in a cyanobacterium: Plant Physiology, v. 91, p. 387-394.
- FELDMANN, M. und MACKENZIE, J., 1998, Stromatolite-Thrombolite associations in a modern environment, Lee Stocking Island, Bahamas: Palaios, v. 13, p. 201-212.
- FENCHEL, T., 1998, Formation of laminated cyanobacterial mats in the absence of benthic fauna: Aquatic Microbial Ecology, v. 14, p. 235-240.
- FLÜGEL, E., 1978, Mikrofazielle Untersuchungsmethoden von Kalken: Berlin, Springer, 1-454 p.
- FLÜGEL, E., 2004, Microfacies of carbonate rocks: Berlin, Heidelberg, New York, Springer-Verlag, 976 p.
- FOGG, G.E., 1973, Physiology and ecology of marine blue-green algae, in Carr, N.G. und Whitton, B.A., (Hrsg.), The biology of blue-green algae: Oxford, Blackwell, p. 560-582.
- FOGG, G.E., 1988, The flexibility and variety of algal metabolism, in Rogers, L.J. und Gallon, J.R., (Hrsg.), Biochemistry of the algae and cyanobacteria: Oxford, Oxford Science Publications, p. 3-13.
- FRIELING, D., 2000, Struktureller und geochemischer Vergleich von Eisen-Mangan- und Phosphoritknollen unterschiedlicher Herkunft: Diplomarbeit erhältlich am Institut für Geowissenschaften der Ernst-Moritz-Arnst Universität Greifswald, p. 1-127.
- GARCIA-PICHEL, F., AL-HORANI, F.A., FARMER, J.D., LUDWIG, R. und WADE, B.D., 2004, Balance between microbial calcification and metazoan bioerosion in modern stromatolitic oncolites: Geobiology, v. 2, p. 49-57.
- GEBELEIN, C.D., 1974, Biologic control of stromatolite microstructure: implications for Precambrian time stratigraphy: American Journal of Science, v. 274, p. 575-598.
- GETTLER, L. und PASCHER, A., 1925, Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, v. Heft 12, Verlag von Gustav Fischer.
- GERDES, G., KLENKE, T. und NOFFKE, N., 2000, Microbial signatures in peritidal siliciclastic sediments: Sedimentology, v. 47, p. 279-308.
- GERDES, G., KRUMBEIN, W.E. und REINECK, H.E., 1991, Biolaminations - ecological versus depositional dynamics, in Einsele, G., Ricken, A. und Seilacher, A., (Hrsg.), Cycles and events in stratigraphy: Berlin, Springer, p. 592-607.
- GOLUBIC, S., 1973, The relationship between blue-green algae and carbonate deposits, in Carr, M.B. und Whitton, B.A., (Hrsg.), The biology of blue-green algae - Botanical Monographs: Oxford, Blackwell, p. 434-472.
- GOLUBIC, S., 1976, Organisms that build stromatolites, in Walter, M.R., (Hrsg.), Stromatolites: Amsterdam, Elsevier, p. 113-126.
- GOLUBIC, S. und FISCHER, A.G., 1975, Ecology of calcareous nodules forming in little Connestage creek near Lancaster, Pennsylvania: Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, v. 19, p. 2315-2323.
- GROSSMAN, A.R., BHAYA, D. und COLLIER, J.L., 1994, Specific and general responses of cyanobacteria to macronutrient deprivation, in Torriani-Gorini, A., Yagil, E. und Silver, S., (Hrsg.), Phosphate in microorganisms: Washington, D. C., ASM Press, p. 112-118.
- GROTZINGER, J.P., 1990, Geochemical model for Proterozoic stromatolite decline: American Journal of Science, v. 290, p. 80-103.

- GROTZINGER, J.P. und KNOLL, A.H., 1995, Anomalous carbonate precipitates: is the Precambrian the key to the Permian?: *Palaios*, v. 10, p. 578-596.
- HÄGELE, D., 2004, Organismische Wachstumssteuerung und Isotopencharakteristik moderner und fossiler Onkoide - ein Vergleich: Diplomarbeit (erhältlich im GeoBio-Center der LMU München), p. 1-112.
- HÄGELE, D., LEINFELDER, R., GRAU, J., BURMEISTER, E.-G. und STRUCK, U., 2006, Oncoids from the river Alz (southern Germany): Tiny ecosystems in a phosphorus-limited environment: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 237, p. 378-395.
- HAMMES, F., BOON, N., DE VILLIERS, J., VERSTRAETE, W. und SICILIANO, S.D., 2003, Strain-specific ureolytic microbial calcium carbonate precipitation: *Applied and Environmental Microbiology*, v. 69, p. 4901-2909.
- HAMMES, F. und VERSTRAETE, W., 2002, Key roles of pH and calcium metabolism in microbial carbonate precipitation: *Re/Views in Environmental Science and Bio/Technology*, v. 1, p. 3-7.
- HARTKOPF-FRÖDER, C., HISS, M. und LEINFELDER, R., 1989, Holozäne Süßwasserkalke im Alme- und Aftetal südlich von Büren (Kreis Paderborn, Nordrhein-Westfalen): *Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, v. 69, p. 261-289.
- HAYS, P.D. und GROSSMAN, E.L., 1991, Oxygen isotopes in meteoric calcite cements as indicators of continental paleoclimate: *Geology*, v. 19, p. 441-444.
- HEALEY, F.P., 1982, Phosphate, in Carr, N.G. und Whitton, B.A., (Hrsg.), *The biology of cyanobacteria*: Berkeley, University of California Press, p. 105-124.
- HECKY, R.E. und KILHAM, P., 1988, Nutrient limitation in phytoplankton in freshwater and marine environments - a review of recent evidences on the effects of enrichment: *Limnology and Oceanography*, v. 33, p. 796-822.
- HEIM, A., 1916, Monographie der Churfürsten-Mattstock-Gruppe. 3. Lithogenesis: Beiträge zur geologischen Karte der Schweiz, NF, v. 20, p. 369-662.
- HERBIG, H.-G., 1994, Cyanoide und Stomatolithe aus dem marokkanischen Alttertiär.: *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt*, B-A., v. 50, p. 155-167.
- HEYDUCK-SÖLLER, B. und FISCHER, U., 2001, Extracellular cyanobacterial substances inhibit microbial growth: *International Microbiology*, v. 3, p. 231-234.
- HOAGLAND, K.D., ROSOWSKI, J.R., GREY, M.R. und ROEMER, S.C., 1993, Diatom extracellular polymeric substances - function, fine structure, chemistry and physiology: *Journal of Phycology*, v. 9, p. 537-566.
- IHLENFELD, C., NORMAN, M.D., GAGAN, M.K., DRYSDALE, R.N., MAAS, R. und WEBB, J., 2003, Climatic significance of seasonal trace element and stable isotope variation in a modern freshwater tufa: *Geochimica et Cosmochimica Acta*, v. 67, p. 2341-2357.
- JIMENEZ-LOPEZ, C., ROMANEK, C.S., HUERTAS, F.J., OHMOTO, H. und CABALLERO, E., 2004, Oxygen isotope fractionation in synthetic magnesian calcite: *Geochimica et Cosmochimica Acta*, v. 68, p. 3367-3377.
- JONES, F.G. und WILKINSON, B.A., 1978, Structures and growth of lacustrine pisoliths from recent Michigan marl lakes: *Journal of Sedimentary Petrology*, v. 48, p. 1103-1110.
- JORGENSEN, B.B., 1994, Sulfate reduction and thiosulfate transformation in a cyanobacterial mat during a diel oxygen cycle: *FEMS Microbiology Ecology*, v. 13, p. 303-312.
- KAEBERNICK, M. und NEILAN, B.A., 2001, Ecological and molecular investigations of cyanotoxin production: *FEMS Microbiology Ecology*, v. 35, p. 1-9.
- KANN, E., 1985, Benthische Cyanophyten-Gemeinschaften in Bächen und Seen: *Archives of Hydrobiology*, v. 71, p. 307-310.
- KANO, A., MATSUOKA, J., KOJO, T. und FUJI, H., 2003, Origin of annual laminations in tufa deposits, southwest Japan: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 191, p. 243-262.
- KAPLAN, A., SCHWARZ, R., LIEMAN-HURWITZ, J. und REINHOLD, L., 1991, Physiological, molecular aspects of the inorganic carbon concentrating mechanism in cyanobacteria: *Plant Physiology*, v. 97, p. 851-855.
- KAPLAN, A., SCHWARZ, R., LIEMAN-HURWITZ, J., RONAN-TARAZI, M. und REINHOLD, L., 1994, Physiological and molecular studies on the response of cyanobacteria to changes in the ambient inorganic carbon concentration, in Bryant, D.A., (Hrsg.), *The molecular biology of cyanobacteria*: Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 469-485.
- KARAGOUNI, A.D., BLOYCE, S.A. und CARR, N.G., 1990, The presence and absence of inorganic carbon concentrating systems in unicellular cyanobacteria: *Federation of European Microbiological Societies Microbiology Letters*, v. 68, p. 137-142.
- KAWAGUCHI, T. und DECHO, A.W., 2002, A laboratory investigation of cyanobacterial extracellular polymeric secretions (EPS) in influencing CaCO<sub>3</sub> polymorphism: *Journal of Crystal Growth*, v. 240, p. 230-235.
- KEMPE, S. und DEGENS, E.T., 1985, An early soda ocean?: *Chemical Geology*, v. 53, p. 95-108.
- KEMPE, S. und KAZMIERCZAK, J., 1990, Calcium carbonate supersaturation and the formation of in situ calcified stromatolites, in Ittekkot, V., Michaelis, W. und Spitz, A., (Hrsg.), *Facets of Modern Biogeochemistry*: Berlin, Springer, p. 255-278.
- KEMPE, S., KAZMIERCZAK, J., LANDMANN, G., KONUK, T., REIMER, A. und LIPP, A., 1991, Largest known microbialites discovered in Lake Van: *Nature*, v. 349, p. 605-608.
- KENNARD, J.M., 1994, Thrombolites and stromatolites within shale-carbonate cycles, Middle-Late Cambrian Shannon Formation, Amadeus Basin, Central Australia, in Bertrand-Sarfati, J. und Monty, C., (Hrsg.), *Phanerozoic stromatolites II*: Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 443-551.
- KENNARD, J.M. und JAMES, N.P., 1986, Thrombolites and stromatolites: two distinct types of microbial structures: *Palaios*, v. 1, p. 492-503.
- KILE, D.E., EBERL, D.D., HOCH, A.R. und REDDY, M.M., 2000, An assessment of calcite crystal growth mechanisms based on crystal size: *Geochimica et Cosmochimica Acta*, v. 64, p. 2937-2950.
- KNOLL, A.H., FAIRCILD, I.J. und SWETT, K., 1993, Calcified microbes in Neoproterozoic carbonates: implications for our understanding of the Proterozoic/Cambrian transition: *Palaios*, v. 8, p. 512-525.
- KNORRE, H.V. und KRUMBEIN, W.E., 2000, Bacterial calcification, in Riding, R., and Awramik, S.M., (Hrsg.), *Microbial Sediments*: Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, p. 24-31.
- KRUMBEIN, W.E., BREHM, U., GERDES, G., GORBUSHINA, A., LEVIT, G. und PALINSKA, K.A., 2003, Biofilm, biodictyon, biomat - Biolaminites, oolites, stromatolites - Geophysiology, global mechanism and parahistology, in Krumbein, W.E., Paterson, D.M. und Zavarzin, G.A., (Hrsg.), *Fossil and recent biofilms. A natural history of life on Earth*: Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 1-27.
- KRUMBEIN, W.E. und COHEN, C., 1977, Primary production, mat formation and lithification: contribution oxygenic and facultative anoxygenic cyanobacteria: Berlin, Springer, p. 37-56.

- KRUMBEIN, W.E., COHEN, Y. und SHILO, M., 1977, Solar Lake (Sinai). 4. Stromatolite cyanobacterial mats: *Limnology and Oceanography*, v. 22, p. 635-656.
- KÜHL, M., FENCHEL, T. und KAZMIERCZAK, J., 2003, Growth, structure and calcification of an artificial cyanobacterial mat, in Krumbein, W.E., Paterson, D., and Zavarzin, G.A., (Hrsg.), *Fossil and recent biofilms, a natural history of life on planet Earth*: Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 77-102.
- LAWRENCE, J.R., SCHARF, B., PACKROFF, G. und NEU, T.R., 2002, Microscale evaluation of the effect of grazing by invertebrates with contrasting feeding modes on river biofilm architecture and composition: *Microbial Ecology*, v. 44, p. 199-207.
- LAWRENCE, J.R., SWERHONE, G.D.W. und NEU, T.R., 2000, A simple rotating annular reactor for replicated biofilm studies: *Journal of Microbiological Methods*, v. 42, p. 215-224.
- LEADBEATER, B.S.C. und CALLOW, M.E., 1992, Formation, composition and physiology of algal biofilms, in Melo, L.F., Bott, T.R., Fletcher, M., and Capedeville, B., (Hrsg.), *Biofilms-Science and Technology*: Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 102-149.
- LEINFELDER, R., 1985, Cyanophyte calcification morphotypes and depositional environments (Alenquer oncolite, Upper Kimmeridgian ?, Portugal: *Facies*, v. 12, p. 253-274.
- LEINFELDER, R.R., 1994, Karbonatplattformen und Korallenriffe innerhalb siliziklastischer Sedimentationsbereiche (Oberjura, Lusitanisches Becken, Portugal): *Profil*, v. 6, p. 1-207.
- LEINFELDER, R.R. und HARTKOPF, C., 1988, In-situ-Wachstum rezenter und tertiärer Süßwasseronkoide aus dem Münsterland und dem Mainzer Becken: *Bochumer geologische und geotechnische Arbeiten*, v. 29, p. 113-116, 2 Figs.
- LEINFELDER, R.R. und HARTKOPF-FRÖDER, C., 1990, In situ accretion mechanism of concavo-convex lacustrine oncoids ('swallow nests') from the Oligocene of the Mainz Basin, Rhineland, FRG: *Sedimentology*, v. 37, p. 287-301.
- LEINFELDER, R. R. und SCHMID, D. U., 2000, Mesozoic reefal Thrombolites and other Microbolites, in Riding, R. and Awramik, S.M., (Hrsg.), *Microbial sediments*: Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, p. 289-294.
- LINDE, A., LUSSI, A. und CRENSHAW, M.A., 1989, Mineral induction by immobilized polyanionic proteins: *Calcified Tissue International*, v. 44, p. 286-295.
- LOGAN, B.W., REZAK, R. und GINSBURG, R.N., 1964, Classification and environmental significance of algal stromatolites: *Journal of Geology*, v. 72, p. 68-83.
- MANZ, W., ARP, G., SCHUMANN-KINDEL, G., SZEWZYK, U. und REITNER, J., 2000, Widefield deconvolution epifluorescence microscopy combined with fluorescence in situ hybridization reveals the spatial arrangement of bacteria in sponge tissue: *Journal of Microbiological Methods*, v. 40, p. 125-134.
- MARSHALL, K.C., 1984, *Microbial adhesion and aggregation: Report of the Dahlem Workshop 1984, January 15-20*: Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag.
- MARSHALL, K.C., 1992, *Biofilms - an overview of bacterial adhesion, activity, and control at surfaces*: American Society of Microbiology News, v. 58, p. 202-207.
- MELZER, A., 1982, Die Verbreitung makrophytischer Wasserpflanzen und das Vorkommen biogener Kalksedimente in der Alz., Ergebnisbericht einer Studie als Beitrag zum ökologischen Gutachten über die Alz: Traunstein, p. 32.
- MERZ, M.U.E., 1992, The biology of carbonate precipitation by cyanobacteria.: *Facies*, v. 26, p. 81-102.
- MERZ, M. und ZANKL, H., 1993, The influence of the sheath on carbonate precipitation by cyanobacteria, in Barottolo et al., (Hrsg.), *Studies on fossil benthic algae*: Modena, Bollettino della Società Paleontologica Italiana, p. 325-331.
- MERZ-PREISS, M., 2000, Calcification in cyanobacteria, in Riding, R. and Awramik, S.M., (Hrsg.), *Microbial sediments*: Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, p. 50-56.
- MERZ-PREISS, M. und RIDING, R., 1999, Cyanobacterial tufa calcification in two freshwater streams: ambient environment, chemical thresholds and biological processes: *Sedimentary Geology*, v. 126, p. 103-124, 8 Figs., 2 Tabs.
- MILLER, A.G. und COLMAN, B., 1980, Evidence for HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> transport by the blue-green alga (cyanobacterium) *Coccochloris penicocystis*: *Plant Physiology*, v. 65 (2), p. 397-402.
- MONTY, C., 1981, Spongiostromate vs. porostromate stromatolites and oncolites, in Monty, C.L.V., (Hrsg.), *Phanerozoic stromatolites*: Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, p. 1-4.
- MOORE, L.S. und BURNE, R.V., 1994, The modern thrombolites of Lake Clifton, Western Australia, in Bertrand-Sarfati, J. und Monty, C., (Hrsg.), *Phanerozoic stromatolites II*: Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 3-31.
- MORSE, J.W. und MACKENZIE, F.T., 1990, *Geochemistry of sedimentary carbonates: Development in Sedimentology*, v. 48, p. 707 pp.
- NEU, T.R., 1994, Biofilms and microbial mats, in Krumbein, W.E., Paterson, D.M., and Stal, L.J., (Hrsg.), *Biostabilization of sediments*: Oldenburg, BIS-Verlag, p. 9-15.
- NEU, T.R., EITNER, A. und PAJE, M.L., 2003, Development and architecture of complex environmental biofilms - lotic biofilm systems, in Krumbein, W.E., Paterson, D.M. und Zavarzin, G.A., (Hrsg.), *Fossil and recent biofilms. A natural history of life on Earth*: Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 29-47.
- NEU, T.R. und LAWRENCE, J.R., 1997, Development and structure of microbial biofilms in river water studied by confocal laser scanning microscopy: *FEMS Microbiology Ecology*, v. 24, p. 11-25.
- NEUWEILER, F., RUTSCH, M., GEIPEL, G., REIMER, A. und HEISE, K.-H., 2000, Soluble humic substances from in situ precipitated microcrystalline calcium carbonate, internal sediment, and spar sediment in a Cretaceous carbonate mud-mound: *Geology*, v. 28, p. 851-854.
- NICHOLS, J.M. und ADAM, D.G., 1982, Akinetes, in Carr, N.G. und Whitton, B.A., (Hrsg.), *The biology of cyanobacteria*: Berkeley, Los Angeles, University of California Press, p. 387-413.
- NICKEL, E., 1983, Environmental significance of freshwater oncoids, Eocene Guarga Formation, Southern Pyrenees, Spain, in Peryt, T. (Hrsg.), *Coated Grains*: Berlin, Springer, p. 308-329.
- NOFFKE, N., 2003, Epibenthic cyanobacterial communities in the context of sedimentary processes in siliciclastic depositional systems (present and past), in Krumbein, W.E., Paterson, D.M. und Zavarzin, G.A., (Hrsg.), *Fossil and recent biofilms. A natural history of life on Earth*: Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 265-280.
- NOFFKE, N., GERDES, G., KLENKE, T. und KRUMBEIN, W.E., 2001, Classification of primary microbially induced sedimentary structures: *Journal of Sedimentary Research*, v. 71, p. 649-656.
- NYBAKKEN, J.W., 1982, *Marine Biology - An ecological approach*: New York, Harper and Row.

- NYBAKKEN, J.W., 1993, Marine biology. Third edition: New York, Harper Collines College Publishers, 462 p.
- OTT, E., 1980, Großkonkoiden und Algen-Festkalke in der Amper, Erläuterungen zu Kartenblatt Nr. 7833 (Fürstenfeldbruck) der geologischen Karte von Bayern 1:25000: München, Geologisches Landesamt, p. 37-42.
- PARKHURST, D.L., 1995, User's guide to PHREEQC - a computer program for speciation, reaction-path, advective transport, and inverse geochemical calculations, Water-Resources Investigations, Report 95-4227, U.S. Geological Survey, p. 143.
- PATERSON, D.M., 1994, Microbial mediation of sediment structure and behavior, in Stal, L.J. und Caumette, P., (Hrsg.), *Microbial mats*: Berlin, Springer-Verlag, p. 97-109.
- PAULL, C.K., NEUMANN, A.C., BEBOUT, B., ZABIELSKI, V. und SHOWERS, W., 1992, Growth rate and stable isotopic character of modern stromatolites from San Salvador, Bahamas: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 95, p. 335-344.
- PECHLANER, R., 1982, Ökologisches Gutachten über die Alz: erhältlich beim Abwasserzweckverband zur Reinhaltung des Chiemsees, p. 93.
- PENTECOST, A., 1990, The algal flora of travertine - an overview, in Herman, J.S. und Hubbard, D.A., (Hrsg.), *Travertine-Marl - Stream Deposits in Virginia*, Commonwealth of Virginia Dept. of Mines, Minerals and Energy, Division of Resources, Charlottesville VA, p. 117-127.
- PENTECOST, A. und RIDING, R., 1986a, Calcification in cyanobacteria, in Leadbeater, B.S.C. und Riding, R., (Hrsg.), *Biom mineralization in lower plants and animals*: Oxford, Clarendon, p. 73-90.
- PENTECOST, A. und RIDING, R., 1986b, Calcification in cyanobacteria: The Systematic Association, Special volume, v. 30, p. 73-90.
- PENTECOST, A. und WHITTON, B.A., 2000, Limestones, in Whitton, B.A. und Potts, M., (Hrsg.), *The ecology of cyanobacteria. Their diversity in time and space*: Dordrecht, Kluwer Academic Press, p. 257-279.
- PERYT, T.M., 1977, Environmental significance of foraminiferal-algal oncolites, in Flügel, E., (Hrsg.), *Fossil Algae*: Berlin, Springer, p. 61-65.
- PERYT, T.M., 1981, Phanerozoic oncolites - an overview: *Facies*, v. 4, p. 197-214.
- PIA, J., 1933, Die rezenten Kalksteine: *Zeitschrift für Kristallographie, Mineralogie und Petrographie Abt. B. Ergänzungsband 1*, p. 420.
- PLAYFORD, P.E. und COCKBAIN, A.E., 1976, Modern algal stromatolites at Hamelin Pool; a hypersaline barred basin in Shark Bay, Western Australia, in Walter, M.R., (Hrsg.), *Stromatolites*: Amsterdam, Oxford, New York, Elsevier Scientific Publishing Company, p. 389-411.
- PRAATT, B.R., 1982, Stromatolitic framework of carbonate mud-mounds: *Journal of Sedimentary Petrology*, v. 52, p. 1203-1227.
- PRAATT, B.R. und JAMES, N.P., 1982, Cryptalgal-metazoan bioherms of Early Ordovician age in St. George Group, western Newfoundland: *Sedimentology*, v. 29, p. 543-569.
- REDFIELD, A.C., 1958, The biological control of chemical factors in the environment: *American Scientist*, v. 55, p. 205-221.
- REDFIELD, A.C., KETCHUM, B.J. und RICHARDS, F.A., 1963, The influence of organisms in the composition of seawater, in Hill, M.N., (Hrsg.), *The sea*, John Wiley and sons.
- REES, D.A., 1976, Stereochemistry and binding behavior of carbohydrate chains, in Whelan, W.J., (Hrsg.), *Biochemistry of carbohydrates*: Baltimore, University Park Press, p. 1-42.
- REID, R.P., VISSCHER, P.T., DECHO, A.W., STOLZ, J.F., BEBOUT, B.M., DUPRAZ, C., MACINTYRE, I.G., PAERL, H.W., PINCKNEY, J.L., PRUFERT-BEBOUT, L., STEPPE, T.F. und DES MARAIS, D.J., 2000, The role of microbes in accretion, lamination and early lithification of modern marine stromatolites: *Nature*, v. 406, p. 989-992.
- REITHMAN, H., BULLERJAHN, G., REDDY, K.J. und SHERMAN, L.A., 1988, Regulation of cyanobacterial pigment-protein composition and organization by environmental factors: *Photosynthesis Research*, v. 18, p. 133-161.
- REITNER, J., PECKMANN, J., REIMER, A., SCHUMANN, G. und THIEL, V., 2005, Methan-derived carbonate build-ups and associated microbial communities at cold seeps on the lower Crimean shelf (Black Sea): *Facies*, v. 51, p. 66-79.
- REITNER, J., SHIRAIISHI, F. und SCHUMANN, G., 2006, Biosignatures in rocks and minerals. Short course W3 handout: Conference: *Sediment 2006*, Göttingen.
- REITNER, J., THIEL, V., ZANKL, H., MICHAELIS, W., WÖRHEIDE, W. und GAUTRET, P., 2000, Organic and biogeochemical patterns in cryptic microbialites, in Riding, R. und Awramik, S.M., (Hrsg.), *Microbial Sediments*: Berlin, Springer, p. 149-160.
- RICHTER, D.K. und SEDAT, R., 1983, Brackish-water oncolites composed of Blue Green and Red Algae from a Pleistocene terrace near Corinth, Greece, in Peryt, T., (Hrsg.), *Coated grains*: Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, Springer, p. 299-308.
- RIDING, R., 1983, Cyanoliths (cyanoids): oncolites formed by calcified cyanophytes, in Peryt, T.M., (Hrsg.), *Coated Grains*: Berlin, Springer, p. 276-283.
- RIDING, R., 1990, *Calcareous algae and stromatolites*: Berlin, Heidelberg, New York, Springer-Verlag.
- RIDING, R., 1994, Stromatolite survival and change: The significance of Shark Bay and Lee Stocking Island subtidal columns, in Krumbain, W.E., Paterson, D.M. und Stal, L.J., (Hrsg.), *Biostabilization of sediments*: Oldenburg, BIS, p. 183-203.
- RIDING, R.E. und AWRAMIK, S.M., 2000, *Microbial sediments*: Berlin, Springer, p. 331 pp.
- RIDING, R., 2004, Algal and bacterial carbonate sediments, in Cotti Ferrero, C.V., (Hrsg.), *Encyclopedia of sediments and sedimentary rocks*: Berlin, Heidelberg, New York, Springer-Verlag, p. 1-3.
- RIDING, R. und VERONOVA, L., 1982, Recent freshwater oscillatoriacean analogue of the Lower Palaeozoic calcareous alga *Angulocellularia*: *Lethaia*, v. 15, p. 105-114.
- ROBERTSON, A., 1997, Limiting nutrient workshop 1997: *Lwtrde Occasional Paper 7/99*, Canberra, Panther Publishing & Printing, 1-7 p.
- ROTT, E., 1991, Oncolites from the summer-warm river Alz (Bavaria)-morphology and dominant cyanophytes: *Algological Studies*, v. 64, p. 469-482.
- ROTT, E., 1994, Der Algenaufwuchs in der Oberen Alz (Oberbayern): *Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck*, v. 81, p. 229-253.
- ROZANSKI, K., ARAGUÁS-ARAGUÁS, L. und GONFIANTINI, R., 1993, Isotopic pattern in modern global precipitation, *Continental isotope indicators of climate*, American Geophysical Union Monograph.
- SCHANZ, F. und JUON, H., 1983, Two different methods of evaluating nutrient limitations of periphyton bioassays, using water from the River Rhine and eight of its tributaries: *Hydrobiologia*, v. 102, p. 187-195.

- SCHÄFER, A. und STAPF, K.R.G., 1978, Permian Saar-Nahe Basin and recent Lake Constance (Germany): two environments of lacustrine algal carbonates: Special Publications of the International Association of Sedimentologists, v. 2, p. 83-107.
- SCHÖNBORN, W., 1992, Fließgewässerbiologie: Jena, Stuttgart, Gustav Fischer Verlag.
- SCHÖNE, B.R., LEGA, J., FLESSA, K.W., GOODWIN, D.H. und DETTMAN, D.L., 2002, Reconstructing daily temperature from growth rates of the intertidal bivalve mollusk *Chione cortezi* (northern Gulf of California, Mexico). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 184, p. 131-146.
- SEKAR, R., NAIR, K.V.K., RAO, V.N.R. und VENUGOPALAN, V.P., 2002, Nutrient dynamics and successional changes in a lentic freshwater biofilm: *Freshwater Biology*, v. 47 (10), p. 1893-1907.
- SELLERS, L.A., ALLEN, A., MORRIS, E.R. und ROSS-MURPHY, S.B., 1988, Mucus glycoprotein gels. Role of glycoprotein polymeric structure and carbohydrate side chains in gel formation: *Carbohydrate Research*, v. 178, p. 93-110.
- SHEEHAN, P.M. und HARRIS, M.T., 2004, Microbialite resurgence after the Late Ordovician extinction: *Nature*, v. 430, p. 75-77.
- SIMKISS, K., 1964, Phosphates as crystal poison for calcification: *Biology Reviews*, v. 39, p. 487-505.
- SOMMER, U., 1998, *Biologische Meereskunde*: Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag.
- STAL, L.J., 1994, Microbial mats: Ecophysiological interactions related to biogenic sediment stabilization, in Krumbein, W.E., Paterson, D.M. und Stal, L.J., (Hrsg.), *Biostabilization of sediments*: Oldenburg, BIS-Verlag, p. 41-55.
- STAL, L.J., VAN GEMERDEN, H. und KRUMBEIN, W.E., 1985, Structure and development of a benthic microbial mat: *FEMS Microbiology Ecology*, v. 31, p. 111-125.
- STERN, A., 1964, Kalktuffvorkommen und Kalktufftypen der Schwäbischen Alb, *Abhandlungen der Karst- und Höhlenkunde, Reihe E Botanik*: München, Dissertation der Universität Tübingen, p. 92.
- STOLZ, J.F., 2000, Structure of microbial mats and biofilms, in Riding, R. und Awramik, S.M., (Hrsg.), *Microbial sediments*: Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, p. 1-8.
- STOLZ, J.F., BOTKIN, D.B. und DASTOOR, M.N., 1989, The integral biosphere, in Rambler, M.B., Margulis, L. und Fester, R., (Hrsg.), *Global Ecology - towards the science of the biosphere*: San Diego, Academic Press, p. 31-50.
- SUTHERLAND, I.W., 1990, *Biotechnology of microbial polysaccharides*: Cambridge, Cambridge University Press.
- SZULC, J. und SMYK, B., 1994, Bacterially controlled calcification of freshwater *Schizothrix*-stromatolites: An example from the Pieniny MTS, Southern Poland, in Bertrand-Sarfati, J. und Monty, C., (Hrsg.), *Phanerozoic Stromatolites II*: Dordrecht, Boston, London, Kluwer Academic Publishers, p. 31-53.
- TAGO, Y. und AIDA, K., 1977, Exocellular mucopolysaccharide closely related to bacterial floc formation: *Applied and Environmental Microbiology*, v. 34, p. 308-314.
- THIENEMANN, A., 1934, Eine gesteinsbildende Chironomide (*Lithotanytarsus emarginatus*): *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, v. 28, p. 480-496.
- TUCKER, M.E. und WRIGHT, V.P., 1990, *Carbonate sedimentology*: Oxford, Blackwell Science Publications, 482 p.
- UREY, H.C., 1947, The thermodynamic properties of isotopic substances: *Journal of the Chemical Society*, p. 562-581.
- VISSCHER, P.Z., REID, R.P. und BEBOUT, B.M., 2000, Microscale observations of sulfate reduction. Correlation of microbial activity with lithified micritic laminae in modern marine stromatolites: *Geology*, v. 28, p. 919-922.
- VISSCHER, P.T. und VAN GEMERDEN, H., 1993, Sulfur cycling in laminated marine microbial ecosystems, in Oremland, R.S., (Hrsg.), *Biogeochemistry of global change*: New York, Chapman & Hall, p. 672-690.
- VON GRAFENSTEIN, U., ERLLENKEUSER, H. und TRIMBORN, P., 1999, Oxygen and carbon isotopes in modern freshwater ostracod valves: assessing vital offset and autecological effects of interest for palaeoclimate studies: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 148, p. 133-152.
- VOS, P.C., DE BOER, P.L. und MILDORP, R., 1988, Sediment stabilization by benthic diatoms in intertidal andy shoals, in De Boer, P.L., van Gelder, A. und Nio, S.D., (Hrsg.), *Tide-influenced sedimentary environments and facies*: Dordrecht, Reidel, p. 511-526.
- WADA, N., OKAZAKI, M. und TACHIBANA, S., 1993, Effects of calcium-binding polysaccharides from calcareous algae on calcium carbonate polymorphs under conditions of double diffusion: *Journal of Crystal Growth*, v. 132, p. 115-121.
- WALLNER, J., 1935, Wie entstand der Kalktuff?: *Lech-Isar-Land*, v. 11, p. 121-143.
- WEFER, G. und BERGER, W.H., 1991, Isotope paleontology: growth and composition of extant calcareous species: *Marine Geology*, v. 100, p. 207-248.
- WHARTON, R.A., 1994, Stromatolitic mats in Antarctic Lakes, in Bertrand-Sarfati, J. und Monty, C., (Hrsg.), *Phanerozoic stromatolites II*: Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 53-71.
- WHARTON, R.A., SIMMONS, G.M. und MCKAY, C.P., 1989, Perennially ice-covered Lake Hoare, Antarctica: physical environment, biology, and sedimentation: *Hydrobiologia*, v. 172, p. 305-320.
- WHEELER, A.P., GEORGE, J.W. und EVANS, C.A., 1981, Control of calcium carbonate nucleation and crystal growth by soluble matrix of oyster shell: *Science*, v. 212, p. 1397-1398.
- WINGENDER, J., NEU, T.R. und FLEMMING, H.-C., 1999, What are bacterial extracellular polymeric substances?, in Wingender, J., Neu, T.R. und Flemming, H.-C., (Hrsg.), *Microbial extracellular polymeric substances*, Springer-Verlag, p. 1-15.
- WINSBOROUGH, B.M., 2000, Diatoms and benthic microbial carbonates, in Riding, R. und Awramik, S.M., (Hrsg.), *Microbial sediments*: Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, p. 76-83.
- WINSBOROUGH, B.M., and GOLUBIC, S., 1987, The role of diatoms in stromatolite growth - two example from modern freshwater settings: *Journal of Phycology*, v. 23, p. 195-201.
- WINSBOROUGH, B.M., SEELER, J.-S., GOLUBIC, S., L., F.R. und MAGUIRE JR., B., 1994, Recent freshwater lacustrine stromatolitic mats and oncoids from northeastern Mexico., in Bertrand-Sarfati, J., and Monty, C., (Hrsg.), *Phanerozoic stromatolites II*, Kluwer academic Publishers, p. 71-100.
- WOLF, K.H., 1965, Gradational sedimentary products of calcareous algae: *Sedimentology*, v. 5, p. 1-37.
- WOODRUFF, S.L., HOUSE, W.A., CALLOW, M.E. und LEADBEATER, B.S.C., 1999, The effect of biofilm on chemical processes in surficial sediments: *Freshwater Biology*, v. 41 (1), p. 73-89.
- WRIGHT, V.P., 1983, Morphogenesis of oncoids in the Lower Carboniferous Llanelly Formation of South Wales, in Peryt, T., (Hrsg.), *Coated grains*: Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, Springer, p. 424-434.
- ZAVARZIN, G.A., 2003, Diversity of cyano-bacterial mats, in Krumbein, W.E., Paterson, D.M. und Zavarzin, G.A., (Hrsg.), *Fossil and recent Biofilms. A natural history of life on Earth*: Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 141-151.
- ZWINGERS, D., 2003, Geobiologie der rezent gebildeten Onkoide aus der oberen Alz bei Truchtlaching, Oberbayern: Diplomarbeit (erhältlich im GeoBio-Center der LMU München), p. 1-82.

## **9. ANHANG**

**Tafeln**

**Daten**

**Publikation**

**Lebenslauf**

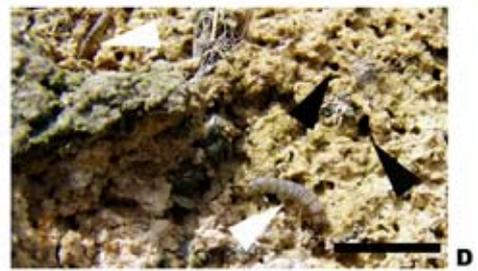
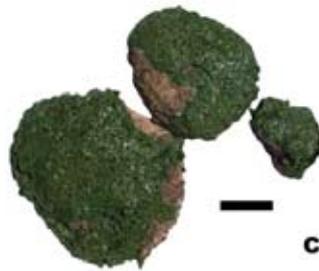
## Tafel 1

### Makrostruktur

- A** Blick auf die Oberseite eines nahezu rechteckigen Alz-Onkoiden. Pfeil zeigt auf eine partielle Sedimentbedeckung. Die Oberseite des Onkoiden ist konvex.
- B** Unterseite desselben Onkoiden (A). Die Makrostruktur ist massenhaft von *Dreissena polymorpha* besiedelt. Die Unterseite wurde aufgrund der Tätigkeit von *Dreissena polymorpha* von der konvexen zur konkaven Form sekundär umgestaltet.
- C** Die Oberfläche der Onkoide-Oberseite ist von grünen Süßwasser-Schwämmen überwachsen.
- D** Die weißen Pfeile zeigen auf die Chironomiden. Die schwarzen Pfeile weisen auf die von ihnen erzeugten Löcher.
- E** *Dreissena polymorpha* verankert sich an der Onkoid-Oberfläche oder sitzt in von ihnen erzeugten Höhlen.
- F** Chironomiden verschiedener Größe.
- G** Onkoid in seiner natürlichen Umgebung. Partielle Sedimentbedeckung.
- H** Dichtes Vorkommen der Onkoide in der Alz. Die Größe der Alz-Onkoide variiert, korreliert jedoch nicht mit dem Alter, nur mit einer statistischen Wahrscheinlichkeit von 77%.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 1



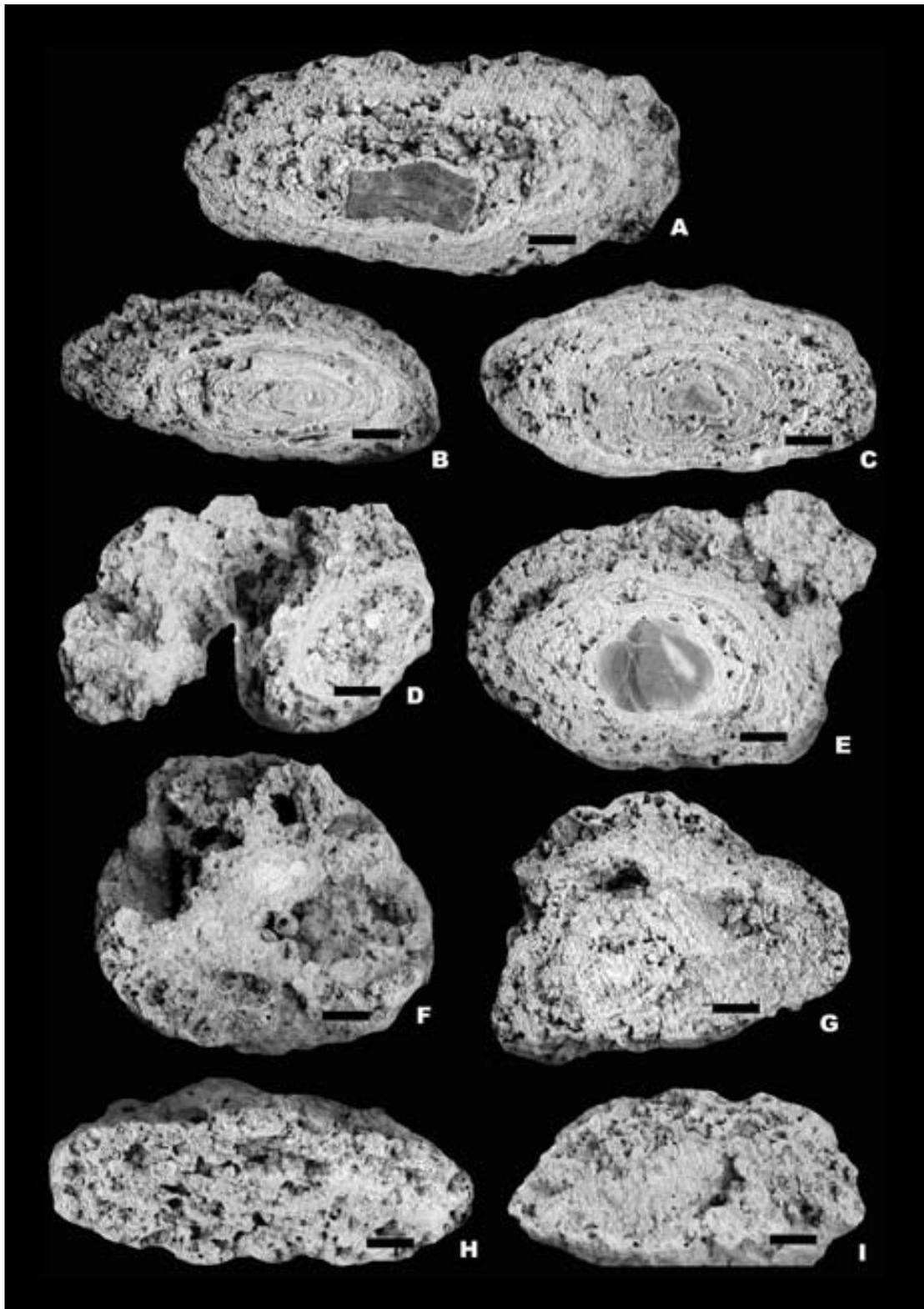
## Tafel 2

### Querschnitte der Alz-Onkoide 1

- A** Abgeflachtes Onkoid mit dichtem, laminiertem Massenkarbonat auf der Unterseite. Oberhalb des Kernes ist das Karbonat porös. Der äußere Rand der Oberseite ist dicht und unlaminiert.
- B** Zentraler Teil des Onkoids ist laminiert. Der linke äußere Rand weist poröse Bereiche auf.
- C** Onkoid aus weitgehend dichtem Karbonat.
- D** Völlig chaotische Onkoidstruktur in „Donut“-Form.
- E** Rundes, konzentrisches Onkoid, in dem der zentrale Teil laminiert ist und der Randbereich Höhlen aufweist.
- F** Nicht konzentrisches Onkoid mit sehr großen Höhlen und Löchern, die zum Teil mit Organismenresten und lockeren Sedimenten gefüllt sind
- G** Das Massenkarbonat ist überwiegend dicht und unlaminiert. Der Anteil der Porosität ist gering.
- H** Nicht konzentrisches Onkoid, deren unlaminiertes Massenkarbonat mit Löchern und Höhlen versetzt ist.
- I** Nicht konzentrisches Onkoid. Das Massenkarbonat des unteren Teiles ist dicht und unlaminiert. Der obere Teil ist porös.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 2



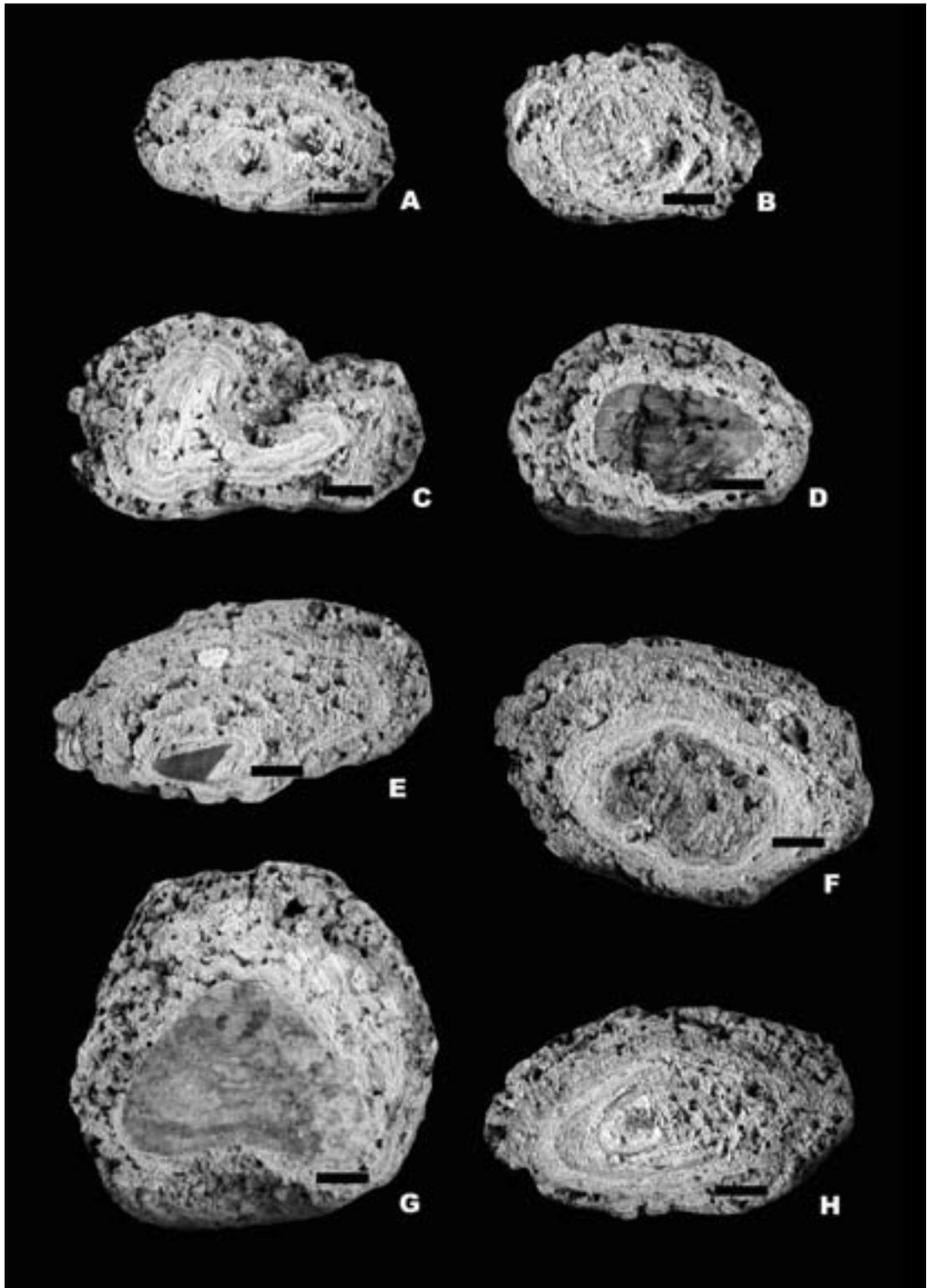
## Tafel 3

### Querschnitte der Alz-Onkoide 2

- A**      Rundes Onkoid teilweise mit dichten, laminierten und unlaminierten Karbonatbereichen. Löcher sind nicht sehr häufig.
- B**      Rundes Onkoid, in dem die dichten, unlaminierten Karbonatbereiche dominieren.
- C**      Der auffallende, zentrale Bereich des Alz-Onkoids ist laminiert, während die Randbereiche porös sind.
- D**      Die Karbonatsubstanz, die direkt auf den Nukleus gefällt wurde, ist dicht und unlaminiert. Der äußere Rand ist porös.
- E**      Die dezentrale Position des Nukleus ist ein deutlicher Hinweis auf das *in-situ* Wachstum dieses Onkoids.
- F**      Konzentrisch gewachsenes Onkoid. Auf den zentralen, porösen Bereich folgt ein laminiertes Bereich mit dichtem Karbonat, der nach außen allmählich in einen porösen Bereich übergeht.
- G**      Vorwiegend poröses Massenkarbonat, in dem der Nukleus einen großen Anteil einnimmt. Die ungleichmäßige Verteilung der Karbonatmenge auf Ober- und Unterseite des Onkoids weist auf ein *in-situ* Wachstum hin.
- H**      Abgeflachtes Onkoid, in dem das Massenkarbonat auf der linken Seite laminiert und auf der rechten Seite porös ist.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 3



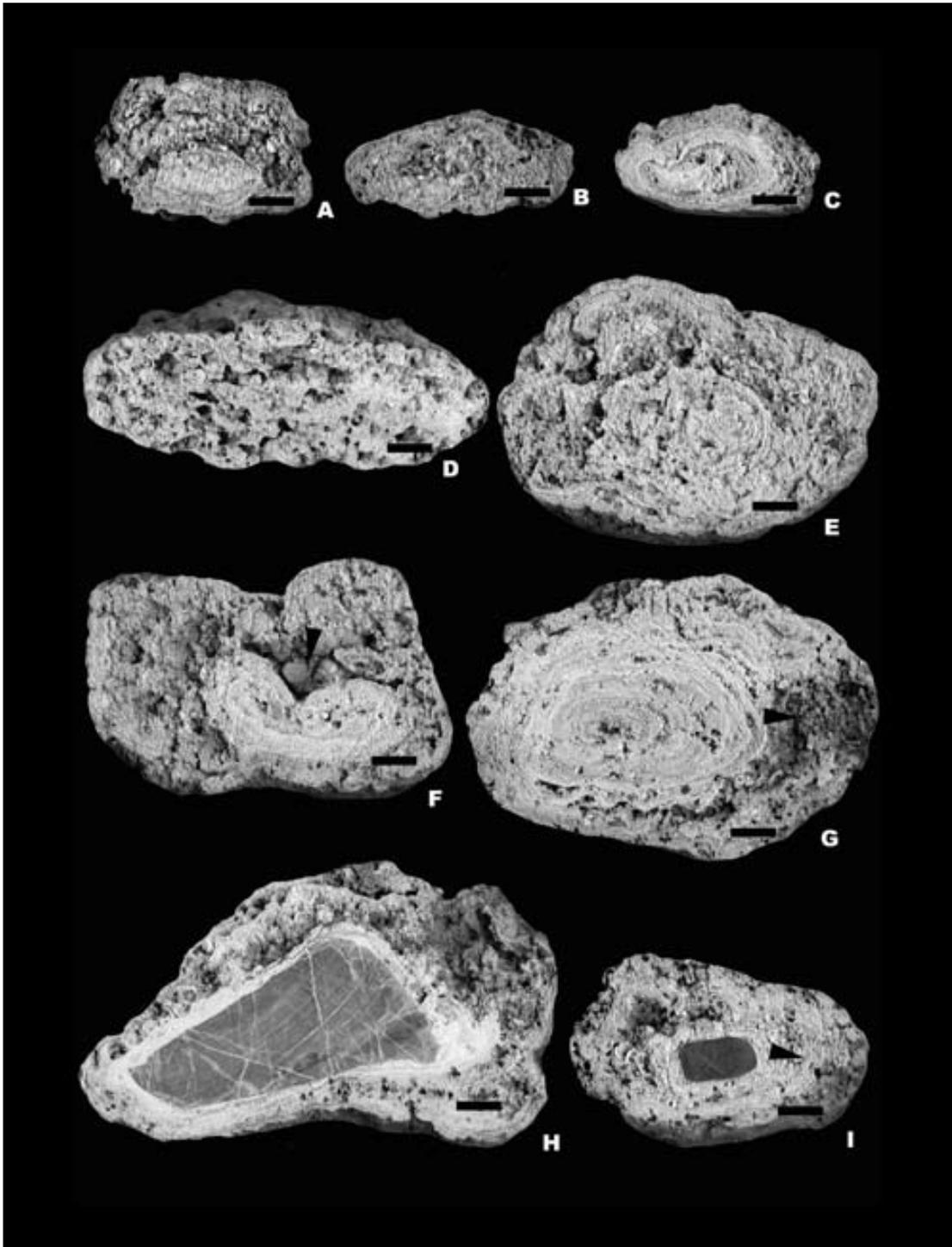
## Tafel 4

### Querschnitte der Alz-Onkoide 3

- A** Obere Hälfte ist eher strukturlos mit vielen Löchern und Lücken, während die untere Hälfte aus dichtem, unlaminiertem Massenkarbonat zusammengesetzt ist
- B** Abgeflachtes Onkoid ist unlaminiert und porös.
- C** Das Karbonat wurde um eine Muschelschale herum ausgefällt. Der innere Bereich ist dicht und laminiert, während der rechte äußere Bereich porös ist.
- D** Das abgeflachte Onkoid ist sehr porös. Zwischen den Löchern ist das Karbonat mesoskopisch unlaminiert und dicht.
- E** Ein rundes Onkoid mit chaotischer Mesostruktur. Zentraler Bereich und äußerer Rand zeigen eine vage Laminierung
- F** Der zentraler Onkoid-Bereich ist dicht und laminiert, während der Rand porös ist. Pfeil zeigt auf eine Sedimenttasche mit Schalenresten und lockeren Sedimenten.
- G** Rundes Onkoid, das weitgehend laminiert ist. Im rechten äußeren Bereich sind kleine runde Knoten zu erkennen („clots“?) (Pfeil).
- H** Onkoid-Gestalt folgt der Form des Nukeus. Direkt am Nukleus ist eine dichte laminierte Karbonatlage zu erkennen, während das Karbonat außerhalb davon eher porös ist und teilweise mit großen Hohlräumen ausgestattet ist.
- I** Das dichte Massenkarbonat ist teilweise laminiert (Pfeil rechts) oder unlaminiert. Der linke Bereich ist porös.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 4

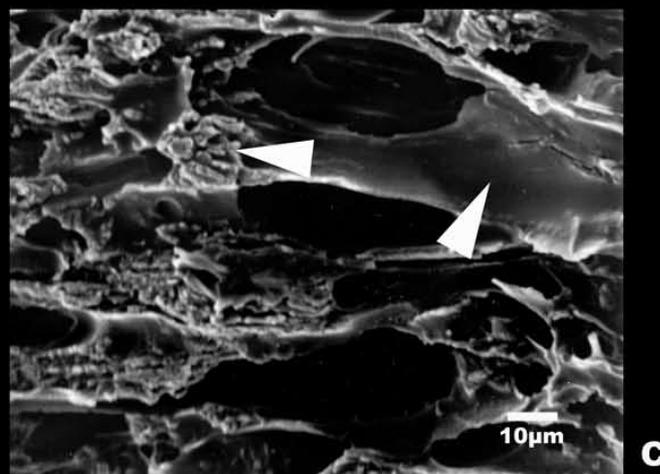
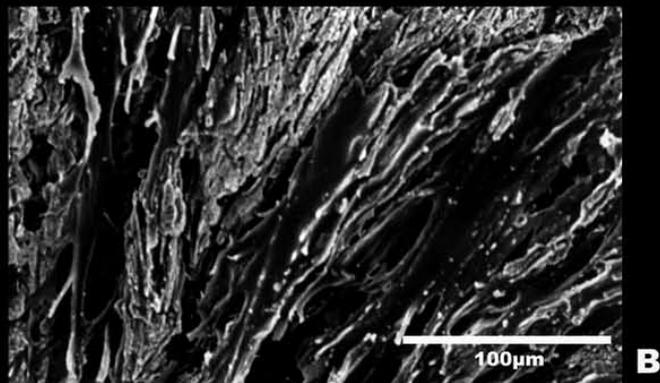
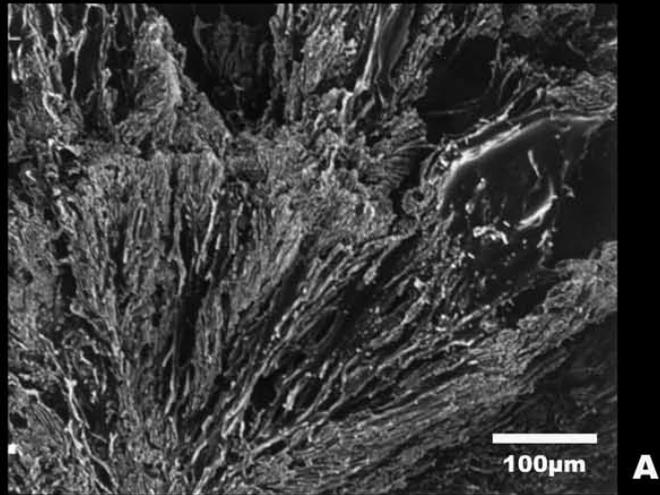


## Tafel 5

### REM: Muster

- A Das fächerförmige, filigrane Kalzifizierungsmuster von *Leptochaete crustacea*.
- B Ausschnitt aus A. Die Kalzifizierung der Kolonie ist nicht gleichmäßig. Es existieren große und kleine Lücken und Bereiche starker und weniger starker Karbonatfällung.
- C „Geisterstrukturen“ von *Rivularia haematites*. Die Karbonatfällung zeigt unterschiedliche Ausprägungen. Neben glatten (Pfeil rechts) gibt es raue Karbonatflächen (Pfeil links). Die kleinen Bereiche mit rauem Karbonat könnten von der Kalzifizierungstätigkeit heterotropher Bakterien stammen.

Tafel 5

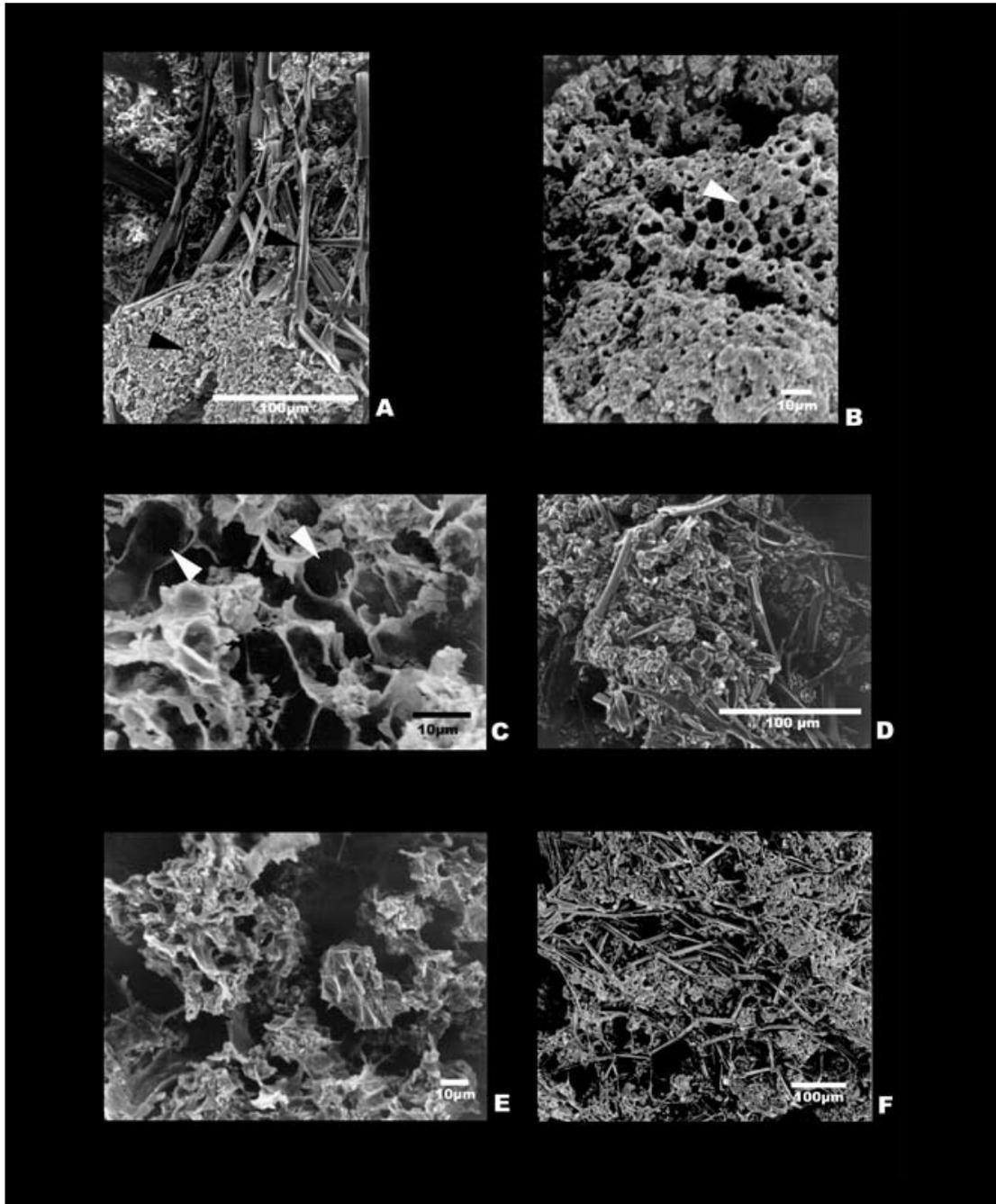


## Tafel 6

### REM: Kalzifizierung

- A** Die Diatomeen sind weitgehend frei von Karbonatfällungsprodukten (Pfeil oben). Unten im Bild ist die Kalzifizierung von *Pleurocapsa minor* zu sehen (Pfeil unten).
- B** Ein cyanobakterielles Kalzifizierungsmuster mit Erhalt der filamentösen Hohlräume (=„Geisterstrukturen“) (Pfeil).
- C** Blick auf die „Geisterstrukturen“ kalzifizierter filamentöser Cyanobakterien. Pfeil weist auf den Querschnitt des Hohlraumes.
- D** Massenhafte Ansammlung von Diatomeen im äußeren Biofilm.
- E** Heterogene Mikrostruktur des onkoidalen Massenkarbonates. Zwischen dem ausgefallten Karbonat befinden sich Löcher, Hohlräume und Lücken verschiedenen Größenausmaßes.
- F** Die Diatomeen selbst kalzifizieren nicht, während eine heterogene Karbonatfällung in ihrer unmittelbaren Nähe stattfindet.

Tafel 6

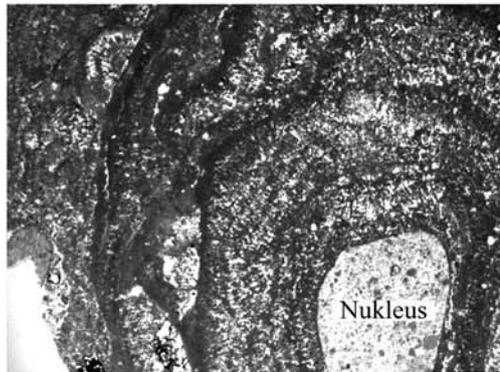


## Tafel 7

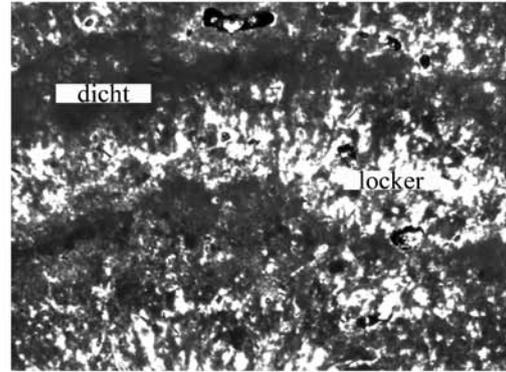
### Palisaden-Kalzifizierungsmuster

- A** Mehrere Lagen Palisaden-Kalzit undulieren um den Nukleus (unten rechts). Es sind keine zyklische Rhythmen zu erkennen. Vergrößerung 50 fach.
- B** Das Alternieren von dichten und lockeren Bereichen führten zur Laminierung. Vergrößerung 400 fach.
- C** Zwei unterschiedliche Kalzifizierungsmuster führen zum Palisaden-Kalzit. In der oberen Hälfte ist das palisadenartige Kalzifizierungsmuster von *Schizothrix calcicola* zu sehen (Pfeil oben). Der untere Bildausschnitt zeigt das typisch verzweigte Verkalkungsmuster von *Homoeothrix crustacea* (Pfeil unten). Vergrößerung 200 fach.
- D** Verschiedene Verkalkungsmuster können durch Lücken deutlich voneinander getrennt sein. Pfeile weisen auf die Trennungslücke. Vergrößerung 100 fach.
- E** Die Kalzifizierungsmuster von *Homoeothrix crustacea* (oben) und *Leptochaete crustacea* (unten). Die verschiedenen Kalzifizierungsmuster sind deutlich getrennt, schließen aber direkt aneinander an. Vergrößerung 400 fach.
- F** *Leptochaete crustacea* produziert ein laminiertes Kalzifizierungsmuster mit dichten und lockeren Bereichen. Vergrößerung 400 fach.

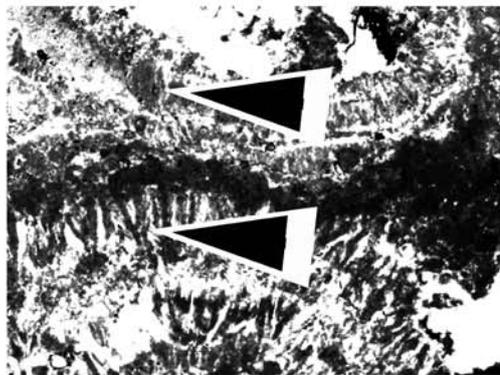
Tafel 7



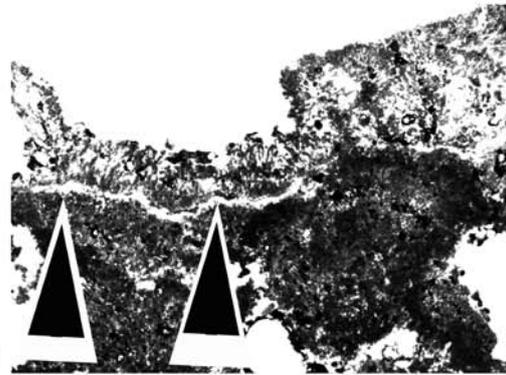
**A**



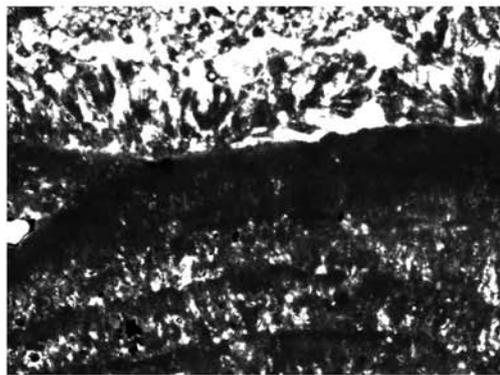
**B**



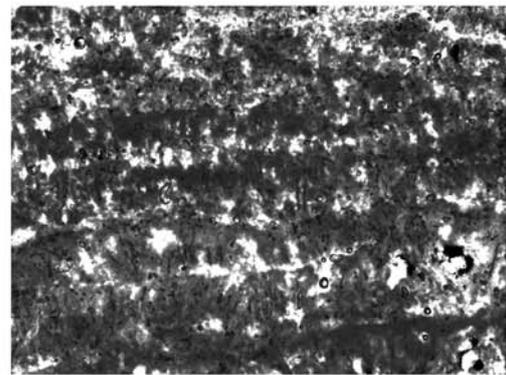
**C**



**D**



**E**



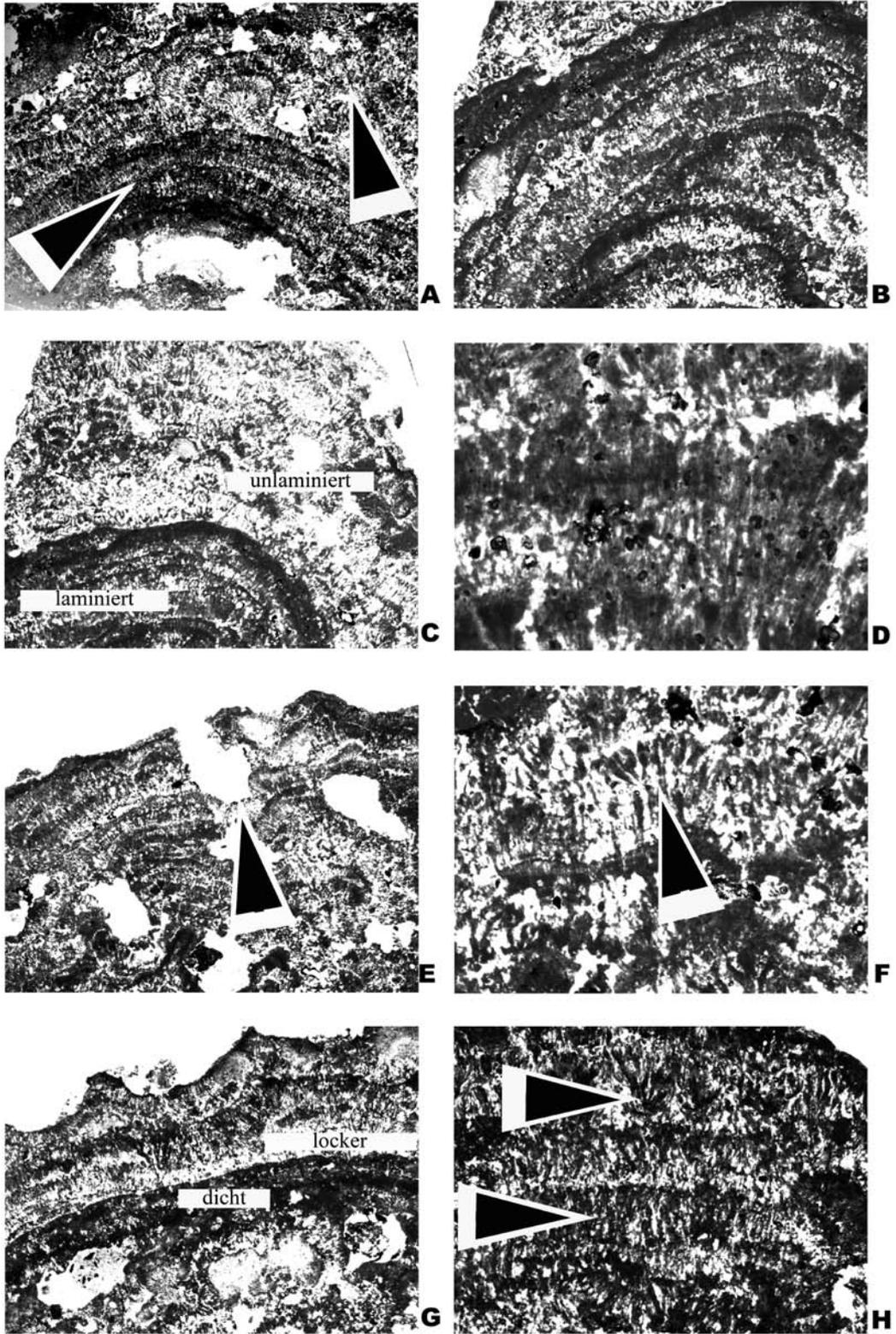
**F**

## Tafel 8

### Laminierung

- A** Das onkoidale Massenkarbonat setzt sich sowohl aus laminierte Bereichen zusammen, die aus der Produktion einer „Monokultur“ hervorgehen (Pfeil unten), als auch aus unlaminierten Bereichen, die aus einer Gemeinschaft diverser Organismen hervorgehen, die unterschiedliche Kalzifizierungsmuster produzieren (Pfeil oben). Vergrößerung 50 fach.
- B** In der mehrstöckigen Laminierung alternieren dichtes und lockeres Palisaden-Kalzit. Vergrößerung 100 fach.
- C** Die „monokulturelle“ Laminierung (unten) unterscheidet sich deutlich von der unlaminierten Anordnung diverser Kalzifizierungsmuster (oben). Vergrößerung 50 fach.
- D** Das Kalzifizierungsmuster von *Leptochaete crustacea* ist palisadenartig angeordnet. Vergrößerung 400 fach.
- E** Die Laminierung ist deutlich von großen Löchern unterbrochen (Pfeil), die von der Bioturbation der Chironomiden verursacht werden. Vergrößerung 50 fach.
- F** Das Kalzifizierungsmuster von *Homoeothrix crustacea* ist pinselförmig verzweigt (Pfeil). Vergrößerung 400 fach.
- G** Dicht gepackte Laminierung und locker gepackte Laminierung. Vergrößerung 50 fach.
- H** Eine sehr regelmäßige Laminierung wird durch die „Monokultur“ einer palisadenartig kalzifizierenden Cyanobakterien-Art erzeugt (Pfeil unten). Es können sich verschiedene Arten abwechseln (Pfeil oben). Vergrößerung 200 fach.

Tafel 8

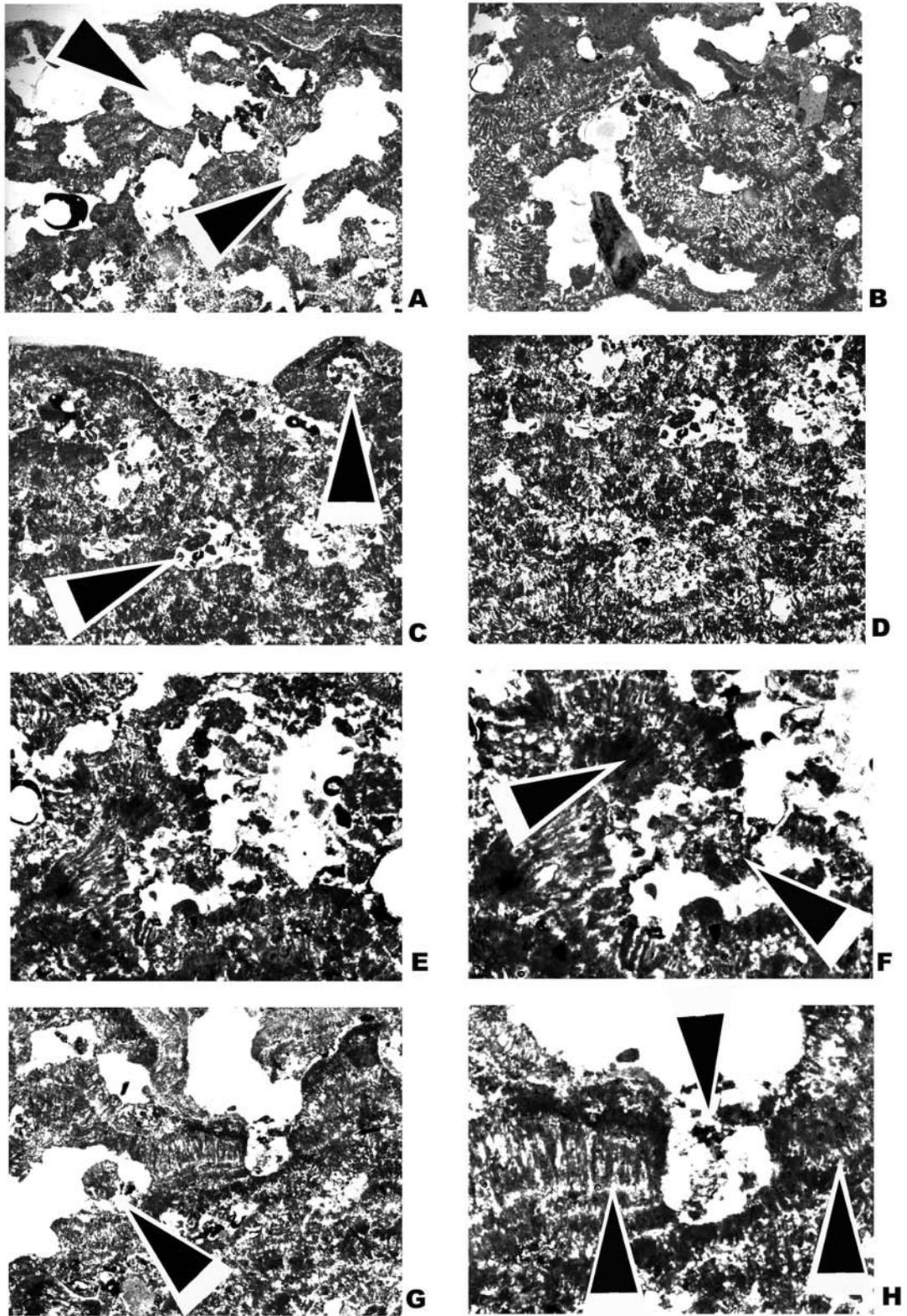


## Tafel 9

### Metazoen-Einfluss

- A** Das onkoidale Massenkarbonat ist sekundär verändert. Die Chironomiden haben im Zuge ihrer Aktivität das onkoidale Massenkarbonat aufgelöst. Die Löcher (Pfeile) sind Grab- und Wühlspuren von Chironomiden. Der Anteil der Löcher an der Onkoid-Struktur macht bis zu 50% aus. Vergrößerung 50 fach.
- B** Chironomiden-Bioturbation. Vergrößerung 50 fach.
- C** Außer den Chironomiden-Gängen existieren Löcher, die einst von Köcherfliegenlarven angelegt worden sind. Nach dem Zerfall des Köchers blieben die Quarzkörner im Loch zurück. Pfeile deuten auf jeweils ein Loch, gefüllt mit Quarzkörnern. Vergrößerung 50 fach.
- D** siehe C. Vergrößerung 50 fach.
- E** Das onkoidale Massenkarbonat ist sekundär zerwühlt. Vergrößerung 100 fach.
- F** Ausschnitt von E. Abgesprengtes Stück (Pfeil rechts) vom Kalzifizierungsmuster von *Leptochaete crustacea* (Pfeil links) zeigt die verändernde Wirkung der Bioturbation auf das ursprünglich abgelagerte Massenkarbonat. Vergrößerung 200 fach.
- G** Pfeil weist auf ein abgesprengtes Stück vom onkoidalen Massenkarbonat. Vergrößerung 100 fach.
- H** Ausschnitt von G. Die Laminierung (Pfeile links und rechts) wird von einem Köcherloch unterbrochen (Pfeil Mitte). Vergrößerung 200 fach.

Tafel 9

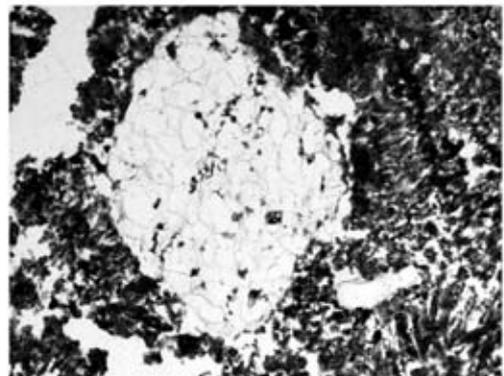
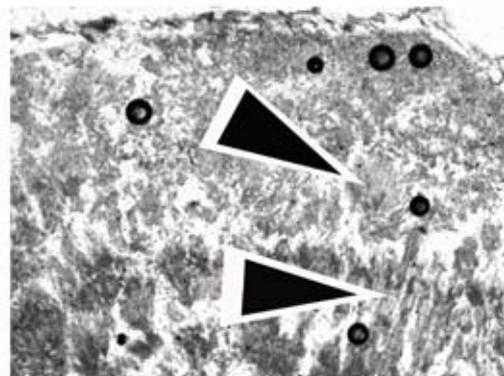
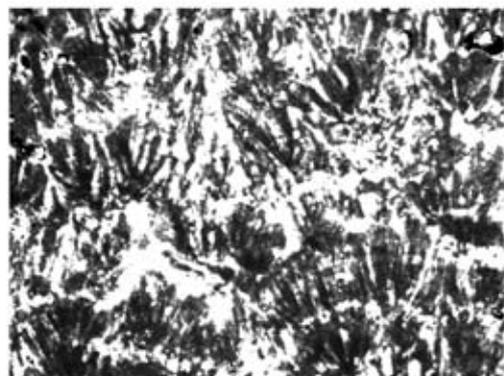
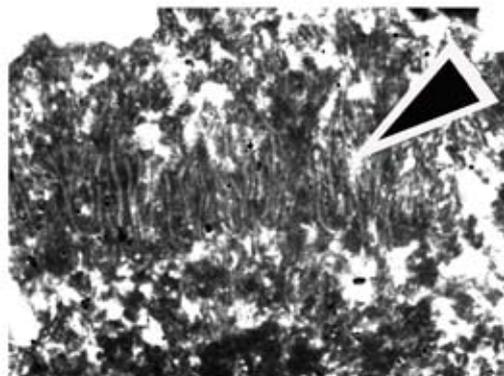
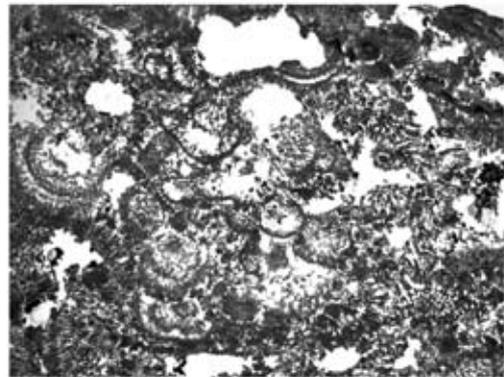
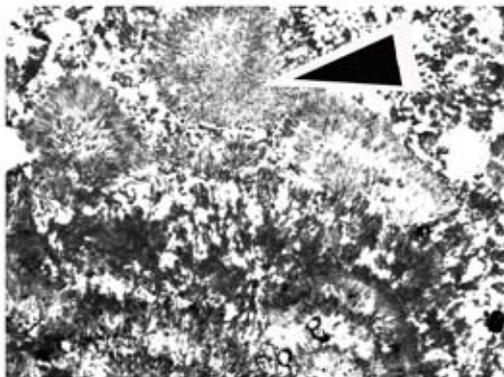
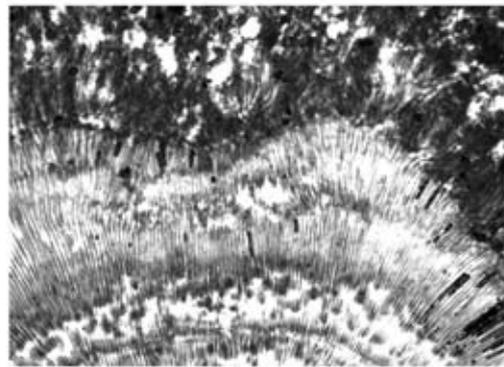
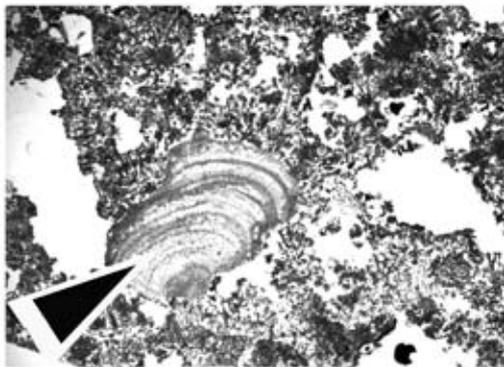


## Tafel 10

### Kalzifizierungsmuster

- A** Laminiertes Kalzifizierungsmuster der Kolonie *Rivularia haematites* (Pfeil), wird oben und links lückenlos überwachsen von *Homoeothrix crustacea*. Vergrößerung 50 fach.
- B** Das palisadenartig angeordnete Kalzifizierungsmuster der *Rivularia haematites*-Kolonie mit mehr oder weniger dichter Karbonatfällung sorgt für den Laminierungseffekt. Vergrößerung 200 fach.
- C** Im gesamten onkoidalen Massenkarbonat treten die Kalzifizierungsmuster gehäuft oder selten auf. Sie sind heterogen verteilt. Während oben das Muster von *Rivularia haematites* dominiert (Pfeil), fehlt es im unteren Bereich der Abbildung. Vergrößerung 100 fach.
- D** Die Dominanz des *Rivularia haematites*-Musters im onkoidalen Massenkarbonat erzeugt keine Laminierung. Vergrößerung 50 fach.
- E** „Geisterstrukturen“ von *Calothrix gypsophila* (Pfeil). Die dichte und lückenlose Karbonatfällung um die Trichome erhält die exakte Form des Trichoms, so dass hier eine tatsächliche Präsenz des Trichoms vermutet werden kann. Sichtbar ist jedoch nur der Hohlraum, den das Trichom nach seinem Zerfall hinterlassen hat. Vergrößerung 400 fach.
- F** Dominanz des Kalzifizierungsmusters von *Homoeothrix crustacea*. Vergrößerung 400 fach.
- G** *Leptochaete crustacea* erzeugt ein kleines, filigranes fächerförmiges Kalzifizierungsmuster (Pfeil oben). *Schizothrix calcicola* produziert ein filamentöses Kalzifizierungsmuster (Pfeil unten), das meistens nebeneinander angeordnet ist. Vergrößerung 100 fach.
- H** Zementierung unterstützt den Erhalt der Strukturierung der Alz-Onkoide. Vergrößerung 200 fach.

Tafel 10

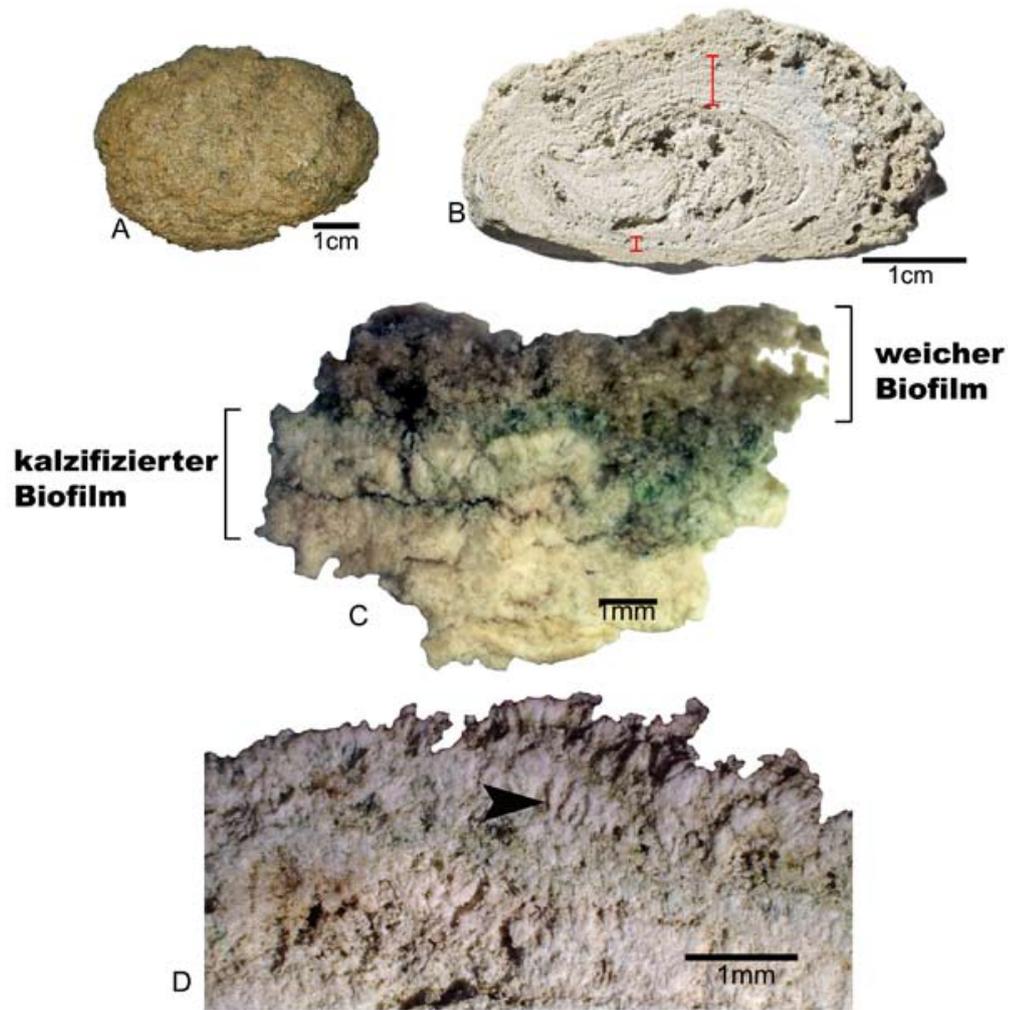


## Tafel 11

### Morphologische Charakteristika der Alz-Onkoide

- A:** die Ansicht von oben auf ein Alz-Onkoid zeigt einen bräunlich-grünen Biofilm, der seine Farbe der dichten Besiedlung von Cyanobakterien und Diatomeen verdankt.
- B:** Das Querschnittsbild zeigt die irreguläre, konzentrische interne Karbonatstruktur eines Onkoiden. Die elliptische Gestalt ist ein Indikator für das *in-situ* Wachstum. Zu beachten sind auch die Löcher, die Insekten-Larven als Wohnräume dienen. Die onkoidalen Laminae variieren in der Dicke ihrer Ausprägung. Die roten Klammern zeigen den dünneren und den dickeren Teil einer Lamina an. Das polare Wachstum ist ein typisches Merkmal für ein *in-situ* Wachstum der Onkoide, aber nicht unbedingt oder ausschließlich bei *in-situ* Onkoiden entwickelt.
- C:** Die äußerste Zone eines Onkoiden im Querschnitt. EPS bildet die Hauptfraktion des weichen Biofilms, der neben zahlreichen Organismen mikrosparitischen Aggregate enthalten kann. Der kalzifizierte Biofilm besteht aus einem dichten mikrosparitischen Gerüst, das noch in organischem Material eingebettet ist und aktive Cyanobakterien enthält.
- D:** Charakteristische radiale Kalzifizierungsmuster von *Calothrix gypsophila*. Der Pfeil weist auf eine vereinzelte Struktur.

Tafel 11

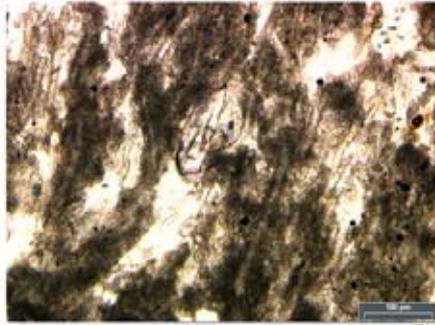


## Tafel 12

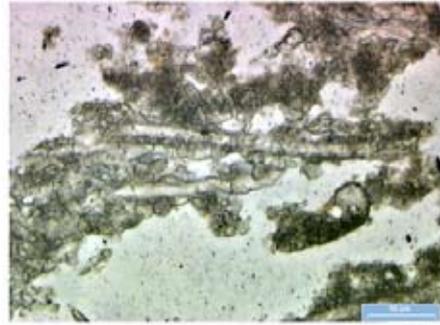
### Die vier häufigsten Kalzifizierungsmuster der Alz-Onkoide (Dünnschliffe).

- A:** typisches paralleles Kalzifizierungsmuster von *Calothrix gypsophila*. Die Kalzifizierungen konservierten die filamentösen Struktur und nicht die Filamente selbst (x 100).
- B:** Kalzifizierte Struktur von *Calothrix gypsophila* (x 200). Die Ablagerung von Karbonat-Kristallen um die Filamente herum.
- C** Typisches Kalzifizierungsmuster von *Rivularia haematites* (x 50).
- D** Eine anderes Kalzifizierungsmuster von *Rivularia haematites* im Querschnitt (x 50).
- E** Das fächerförmige Kalzifizierungsmuster von *Schizothrix calcicola* (x 50). Unterhalb dieser fächerförmigen Struktur liegt das Kalzifizierungsmuster von *Calothrix gypsophila* (A).
- F** Vereinzelte fächerförmige Struktur einer *Schizothrix calcicola*-Kolonie (x 100).
- G** Ein häufiges Kalzifizierungsmuster ohne filamentösen Einfluss (x 200). Diese Struktur ist noch keinem spezifischen Organismus sicher zuzuordnen. Eventuell handelt es sich um das Kalzifizierungsmuster von *Pleurocapsa minor* (vgl. Mit Tafel 14 G).
- H** Detail aus (G) (x 400).

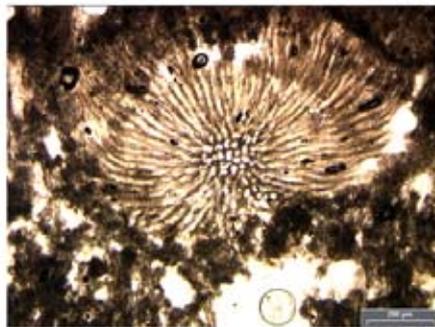
Tafel 12



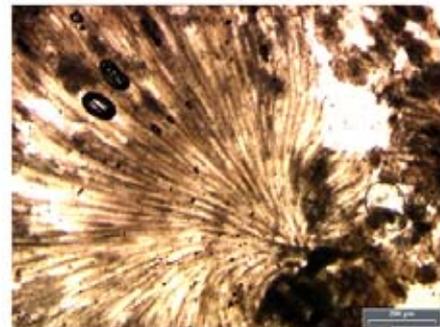
**A**



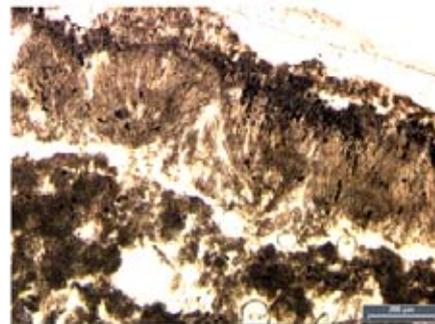
**B**



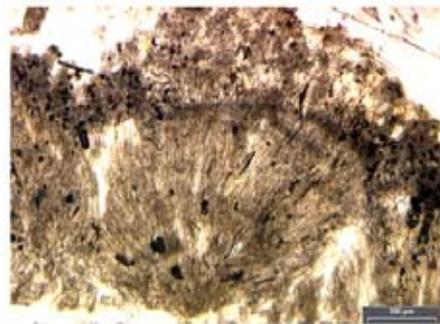
**C**



**D**



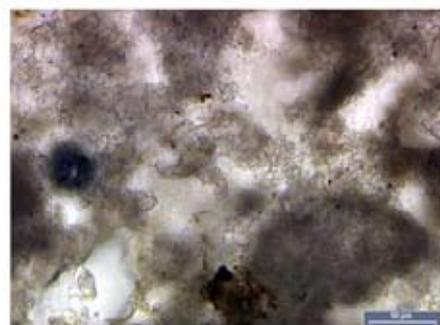
**E**



**F**



**G**



**H**

## Tafel 13

### Kalzifizierung an lebenden Cyanobakterien und ihre Kalzifizierungsmuster.

- A** Die Ausfällung von Karbonatkristallen in der EPS-Matrix einer lebenden *Rivularia haematites*-Kolonie.
- B** Radiale *Calothrix gypsophila*-Filamente innerhalb von bereits abgelagertem, jedoch noch nicht verfestigtem Kalziumkarbonat. Im Allgemeinen enthält der kalzifizierte Biofilm der Alz-Onkoide mehrere solcher *Calothrix gypsophila*-Horizonte.
- C** Charakteristisches, radiales Kalzifizierungsmuster einer *Rivularia haematites*-Kolonie in der innersten, unbesiedelten Zone (onkoidales Massenkarbonat).
- D** Charakteristisches radiales Kalzifizierungsmuster von *Calothrix gypsophila*-Filamenten

Tafel 13



**A**



100µm

**B**



**C**



**D**

## Tafel 14

### Die Fotoautotrophen Organismen der Alz-Onkoide.

- A** Die Mikrostruktur des weichen Biofilmes zeigt die aktuelle Heterogenität, die von dicht gepackten und ineinander verschlungenen Bündeln cyanobakterieller EPS-Scheiden verursacht wird.
- B** *Schizothrix calcicola* ist ein Produzent von onkoidalem Kalziumkarbonat. Die schwarzen Pfeile weisen auf ein einzelnes Filament.
- C** Die isolierten Filamente von *Rivularia haematites* (x 400). Jedes Trichom besitzt eine basale Heterozyste. *Rivularia haematites*-Kolonien siedeln sehr häufig auf der Oberfläche des Onkoids und formen dort charakteristische dunkelgrüne Halbkugeln.
- D** Der schwarze Pfeil zeigt auf die Basis eines Filamentes von *Calothrix gypsophila*. (x 400). Die Gallertscheide von *Calothrix gypsophila* ist sehr dünn und wird selten wahrgenommen.
- E** Die Pseudofilamente von *Hyella* sp.. *Hyella* sp. besiedelt die Schnittstelle zwischen weichem und kalzifiziertem Biofilm. *Hyella* sp. wird als erodierender Organismus angesehen. Das zeigt, dass auf- und abbauende Prozesse gleichzeitig stattfinden können.
- F** Eine Apikalzelle von *Hyella* sp.. Die innere Struktur sind reproduktive Stadien, Baeozysten.
- G** Nichtfilamentöse Aggregate von *Pleurocapsa minor* (x 400). Dieses kokkoide Cyanobakterium kommt sehr häufig im weichen Biofilm vor.
- H** Die hoher Diversität von verschiedenen Diatomeen-Arten (x 200). Diatomeen siedeln im weichen Biofilm und im kalzifizierten Biofilm. Die charakteristische Farbe von Onkoiden wird unter anderem von der sehr dichten Besiedlung der Onkoid-Oberfläche mit Diatomeen verursacht.

Tafel 14



**A**



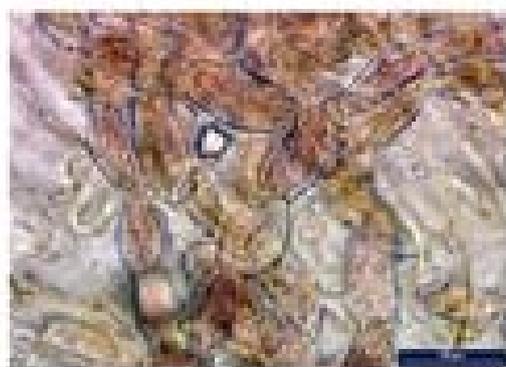
**B**



**C**



**D**



**E**



**F**



**G**



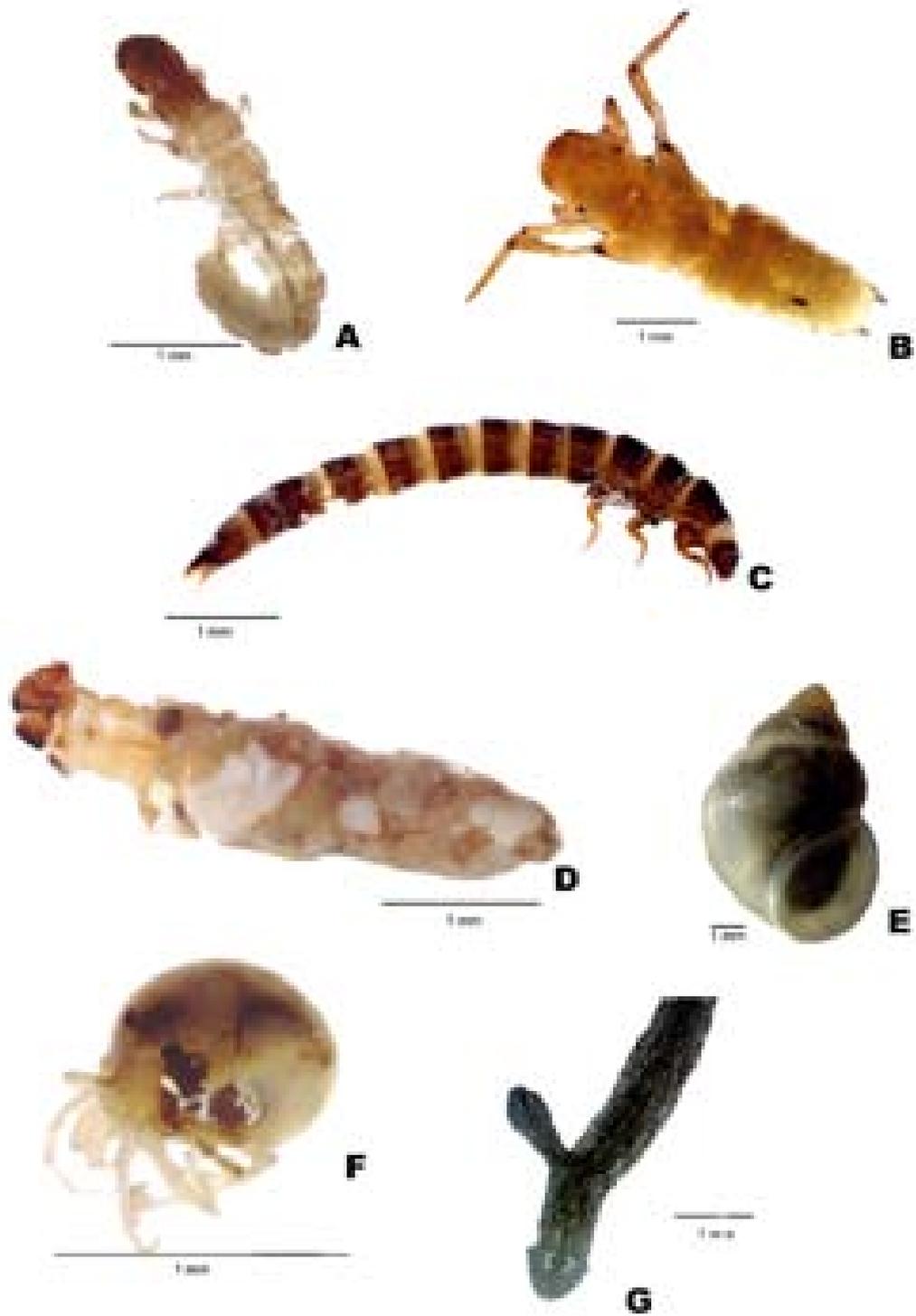
**H**

## Tafel 15

### Die häufigsten Metazoen, die auf den Alz-Onkoiden vorkommen.

- A Köcherfliegenlarve *Psychomyia pusilla* (Trichoptera)
- B Köcherfliegenlarve *Oecetis* sp. (Trichoptera)
- C Käferlarve *Limnius* sp. (Coleoptera)
- D Köcherfliegenlarve *Lepidostoma hirtum* (Trichoptera)
- E *Bithynia tentaculata* (Gastropoda)
- F eine Wassermilbe (Arachnida)
- G Plattwurm *Dugesia gonocephala* (Turbellaria)

Tafel 15



## **Tafel 16**

### **Deutliche Kalzifizierung**

**Aufenthaltszeitraum in der Alz: April 2005 bis September 2005**

**Verweildauer im Wasser: 5 Monate**

- A** Blick auf einen Nukleus, der im April 2005 ausgelegt wurde. Nach fünf Monaten (September 2005) ist er an den strömungsexponierten Randstellen dichter mit Cyanobakterien-Kolonien besiedelt (Pfeil) als an der zentralen Teil Oberseite. Die Besiedlungsdichte an den strömungsexponierten Stellen ist variabel und nicht hoch genug, um die Oberfläche des Nukleus vollständig zu bedecken. Die Besiedlung der zentralen Oberfläche ist sehr spärlich und zeigt keinerlei Kalzifizierung. Fotografische Dokumentation im September 2005.
- B** An den strömungsexponierten Rändern sind die cyanobakteriellen Kolonien teilweise kalzifiziert. Die Kalzifizierung ist punktuell auf die Kolonien beschränkt und nicht flächig. Fotografische Dokumentation im September 2005.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 16



## **Tafel 17**

### **Kalzifizierung der Oberseite, Schwarzfärbung der Unterseite**

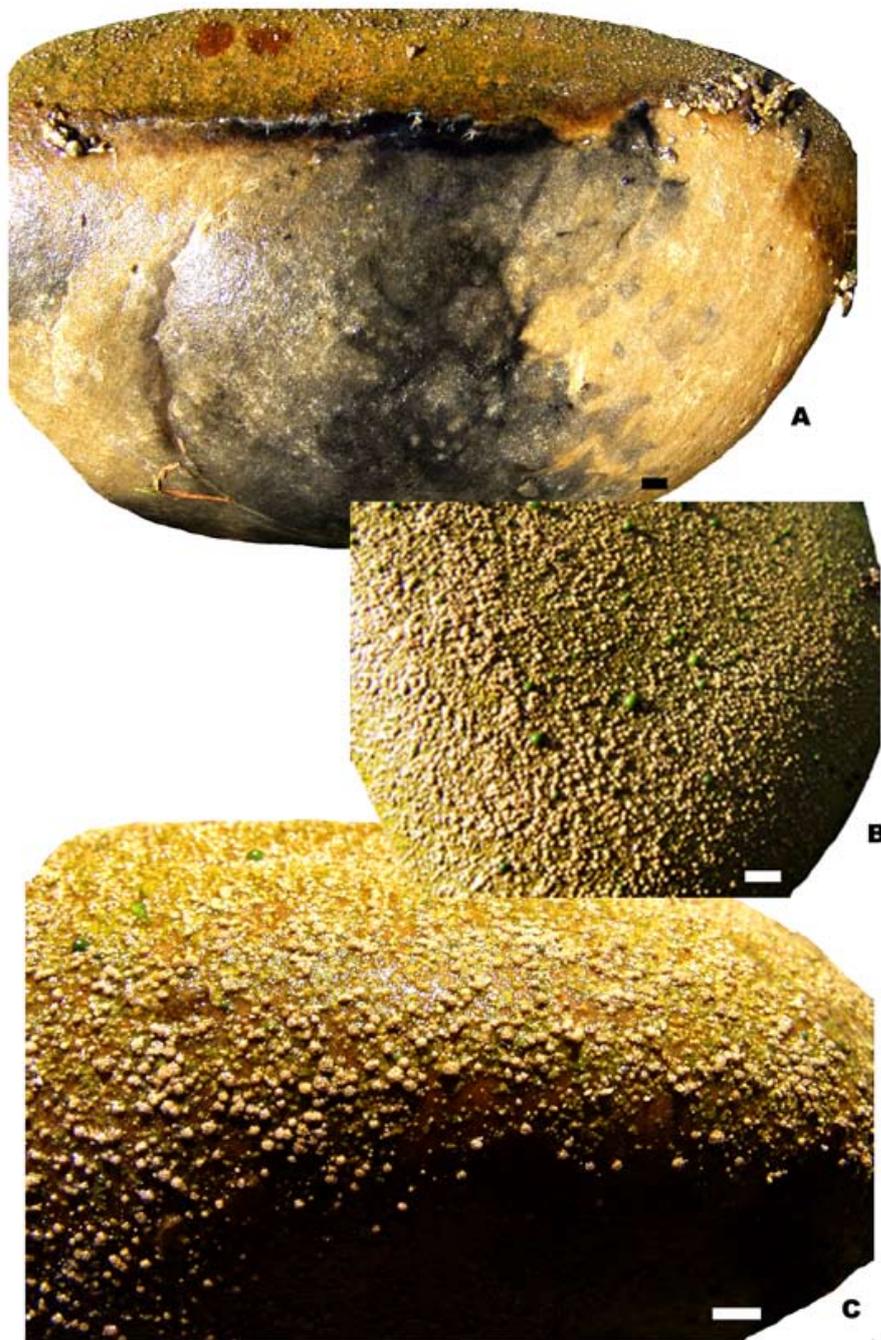
**Aufenthaltszeitraum in der Alz: April 2005 bis Oktober 2005**

**(Verweildauer im Wasser: 6 Monate)**

- A: Die im April 2005 ausgelegten Kerne sind nach sechs Monaten (Oktober 2005) an der Oberseite cyanobakteriell besiedelt und teilweise kalzifiziert. Die Unterseite weist keine Kalzifizierungen, sondern Schwarzfärbungen auf. Die Schwarzfärbung ist großflächig und weist keine Besiedlung cyanobakterieller Kolonien auf. Das steht im Gegensatz zu der Schwarzfärbung der Unterseite auf Tafel 19 A. Daran ist zu erkennen, dass die Sulfatreduzierer selbst keine punktförmigen Kolonien bilden, die im kalzifizierten Zustand den Kalzifizierungsprodukten von Cyanobakterien gleichen. Fotografische Dokumentation im Oktober 2005.
- B: Blick auf die Oberseite. Nach sechs Monaten (Oktober 2005) ist die Oberseite dichter besiedelt als im September (siehe Abbildung 2B). Die Kalzifizierung ist jedoch noch nicht soweit fortgeschritten, dass die Nukeus-Oberfläche vollständig mit Fällungsprodukten bedeckt ist. Fotografische Dokumentation im Oktober 2005.
- C: Die Besiedlung und Kalzifizierung dehnt sich über die Ränder hinweg aus, betrifft allerdings nicht die Unterseite des Nukleus. Fotografische Dokumentation im Oktober 2005.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 17



## Tafel 18

### Wintersituation: dicke Sedimentbedeckung

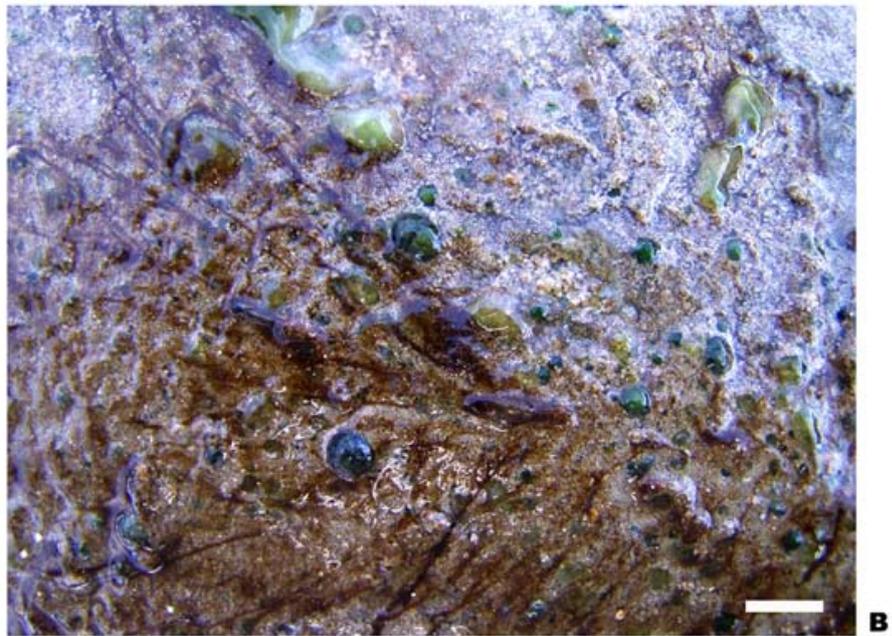
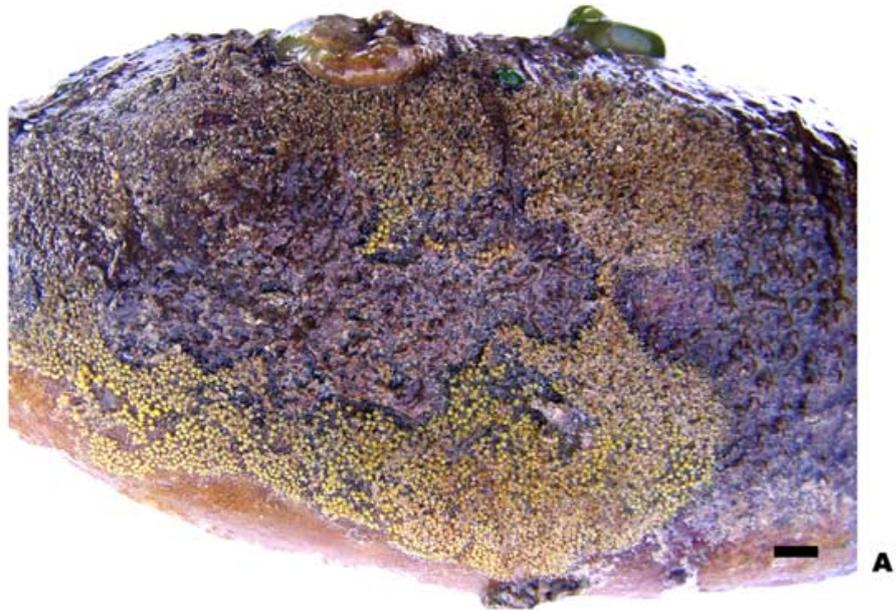
Aufenthaltszeitraum in der Alz: April 2005 bis Dezember 2005

(Verweildauer im Wasser: 8 Monate)

- A: Die Oberseite aller im April 2005 ausgelegten Nuklei sind im Dezember 2005 von einer mehrere Zentimeter mächtigen Schicht allochthoner Sedimente bedeckt, die divers besiedelt ist. Die Unterseite zeigt keine cyanobakterielle Besiedlung oder Kalzifizierung. Fotografische Dokumentation im Dezember 2005
- B: Blick auf die dicke Sedimentbedeckung der Oberseite. Büschelig wachsende Diatomeen-Kolonien (braune Fäden) und *Rivularia haematites* (grüne Halbkugeln) besiedeln die winterliche Sedimentschicht. Fotografische Dokumentation im Dezember 2005.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 18



## **Tafel 19**

### **Schwarzfärbung und kalzifizierte Kolonien**

**Aufenthaltszeitraum in der Alz: April 2005 bis März 2006 bzw. Juni 2006**

**(Verweildauer im Wasser: 11 bzw. 14 Monate)**

- A: Die Unterseite eines Nukleus, der im April 2005 ausgelegt wurde, zeigt im März 2006 eine Besiedlung mit cyanobakteriellen Kolonien (Pfeil) und in der unmittelbaren Nachbarschaft dieselben Kolonien in schwarz gefärbtem Zustand. Fotografische Dokumentation im März 2006.
- B: Ausschnitt desselben Nukleus im Juni 2006. Die Schwarzfärbungen sind nicht mehr vorhanden. Stattdessen sind kalzifizierte Kolonien erkennbar, denen eine typische cyanobakterielle Färbung als Vitalitätszeichen völlig fehlt. Fotografische Dokumentation im Juni 2006.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 19



## **Tafel 20**

### **Zustand nach Abrasion der winterlichen Sedimentbedeckung**

**Aufenthaltszeitraum in der Alz: April 2005 bis März 2006**

**(Verweildauer im Wasser: 11 Monate)**

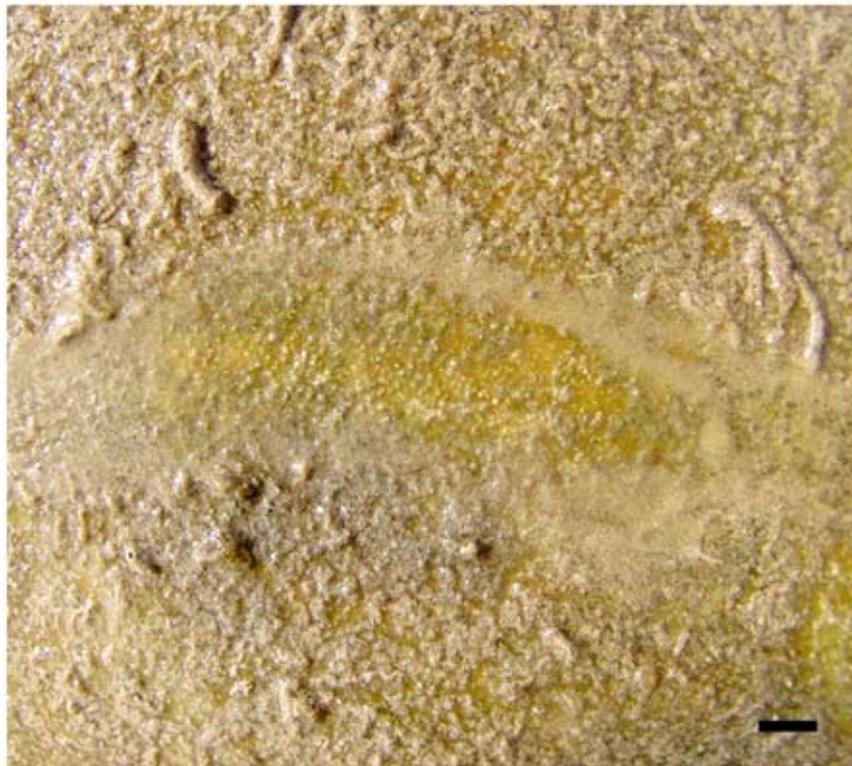
- A: Im Frühjahr (März 2006) ist die winterliche Sedimentschicht des Nukleus zum größten Teil abgetragen. Zurück bleibt eine dünne Schicht aus Feinsediment, das Insektenlarven nutzen, um Wohnbauten herzustellen. Ein Teil dieses Feinsedimentes bleibt auch in der nachfolgenden Zeit fleckenhaft vorhanden. Fotografische Dokumentation im März 2006.
- B: Ausschnitt aus A. Das feine Sediment akkumuliert sich vorzugsweise um die Cyanobakterien-Kolonien und ist deshalb auffällig punktuell verteilt. Wird das Feinsediment entfernt, tritt darunter die Besiedlung cyanobakterieller Kolonien hervor. Diese Kolonien sind lebendig und aktiv. Zusätzlich ist die Kalzifizierung der Kolonien fortgeschritten. Fotografische Dokumentation im März 2006.

Balkenlänge entspricht 1 cm

**Tafel 20**



**A**



**B**

## **Tafel 21**

**Die Unterseite ist nicht kalzifiziert.**

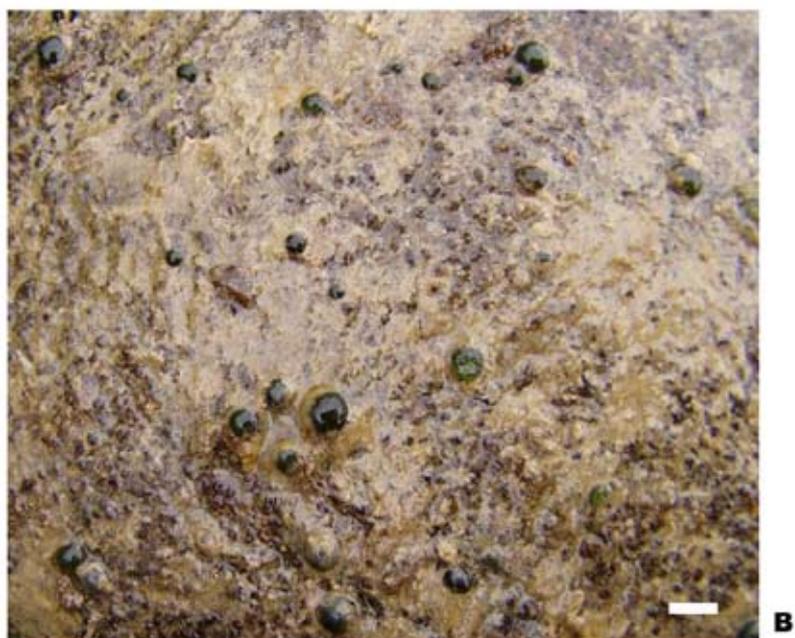
**Aufenthaltszeitraum in der Alz: April 2005 bis April 2006**

**(Verweildauer im Wasser: 12 Monate)**

- A: Ein Jahr nach der Auslegung ist die Unterseite der Nuklei weder cyanobakteriell besiedelt noch kalzifiziert. Jedoch siedeln sich von der Oberfläche Cyanobakterien-Kolonien auch über den Rand hinaus an. Fotografische Dokumentation im April 2006.
- B: Eine Sedimentbedeckung ist bei diesem Nukleus im April 2006 noch vorhanden, weil er am strömungsberuhigterem Flussrand positioniert worden ist. Allerdings fehlen die Diatomeen-Büschel, die im Dezember 2005 noch zu den häufigsten Besiedlern der typischen winterlichen Sedimentschicht gehören. Fotografische Dokumentation im April 2006.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 21



## **Tafel 22**

### **Kalzifizierung und Sulfatreduktion**

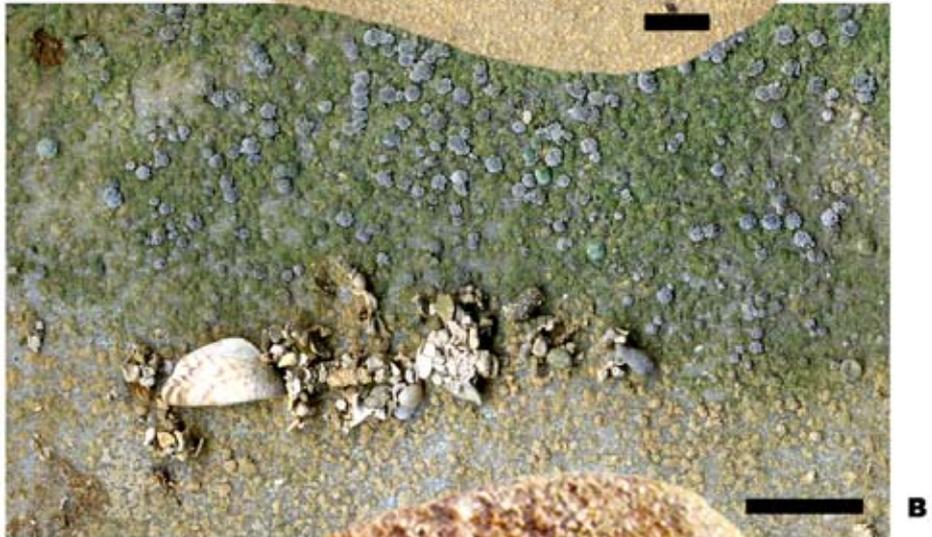
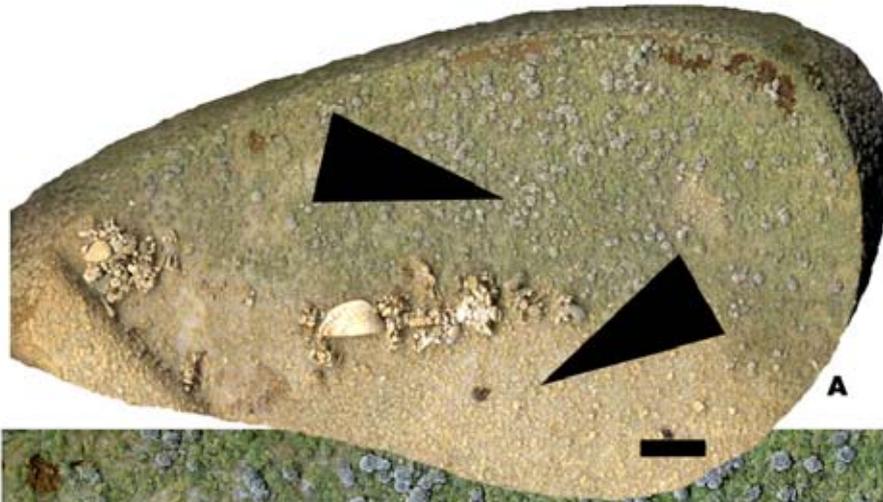
**Aufenthaltszeitraum in der Alz: April 2005 bis Juni 2006**

**(Verweildauer im Wasser: 14 Monate)**

- A: Die Oberseite des Nukleus, der im April 2005 ausgelegt wurde, ist im Juni 2006 dicht besiedelt und kalzifiziert. Die Kalzifizierungsmuster variieren in der Größe. Der obere Pfeil zeigt auf lebende und aktive Cyanobakterien-Kolonien, während der untere Pfeil auf die beigen Kalzifizierungen zeigt, die keinerlei Färbung innehaben. Die unteren Kolonie-Verkalkungen sind abgestorbene Cyanobakterien-Kolonien, die einst mit Eisensulfid überzogen worden sind. Fotografische Dokumentation im Juni 2006.
- B: Der Ausschnitt aus A zeigt, dass eine scharfe Grenze zwischen der Ansiedlung aktiver Cyanobakterien und der beigen Kolonien besteht. Fotografische Dokumentation im Juni 2006.
- C: Derselbe Nukleus im März 2006. Die Tätigkeit Sulfat-reduzierender Bakterien färbt die Seite des Nukleus im März 2006 bis zur Hälfte schwarz. Erkennbar sind auch die zahlreichen, schwarz eingefärbten, ehemaligen Cyanobakterien-Kolonien. Fotografische Dokumentation im März 2006.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 22



## **Tafel 23**

### **Allmähliche räumliche Ausbreitung cyanobakterieller Kolonien**

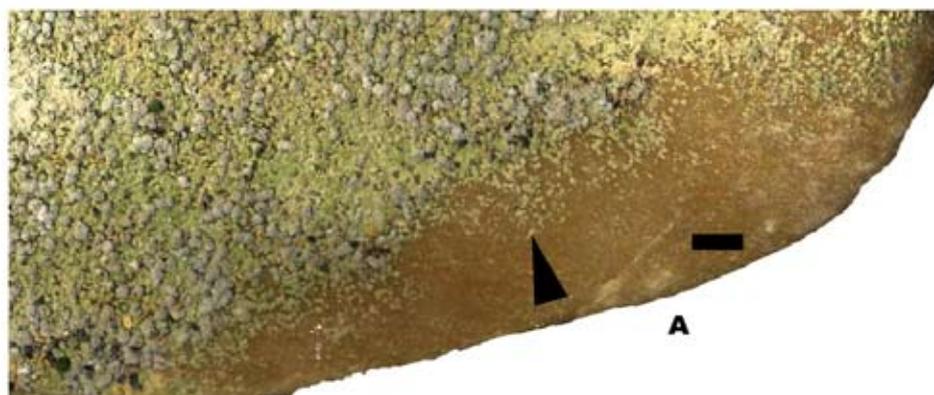
**Aufenthaltszeitraum in der Alz: April 2005 bis Juni 2006**

**(Verweildauer im Wasser: 14 Monate)**

- A: Die Oberseite der Nuklei ist so stark besiedelt und kalzifiziert, dass die Nukleus-Oberfläche nicht mehr zu sehen ist. Cyanobakterielle „Pionier-Kolonien“ weiten die Besiedlung der Oberseite auch auf die Ränder aus (Pfeil). Fotografische Dokumentation im Juni 2006.
- B: Blick auf die stark kalzifizierte Nukleus-Oberseite. Die Größe der Kalzifizierungsmuster ist unterschiedlich, jedoch die Form ist immer halbkugelig. Fotografische Dokumentation im Juni 2006.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 23



## **Tafel 24**

### **Keine Besiedlung**

**Aufenthaltszeitraum in der Alz: September 2005 bis Oktober 2005**

**(Verweildauer im Wasser: 6 Wochen)**

- A: Die gesamte Oberfläche der Nuklei, die im September 2005 ausgelegt wurden, sind fleckhaft 8 Wochen (Oktober 2005) später mit Feinsand bedeckt. Fotografische Dokumentation im Oktober 2005.
- B: Ausschnitt aus A. Die im September 2005 ausgelegten Nuklei sind nach 8 Wochen (Dezember 2005) völlig von Cyanobakterien unbesiedelt. Es kommt nur Feinsand auf den Nuklei zur Ablagerung. Fotografische Dokumentation im Oktober 2005.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 24



A



B

## **Tafel 25**

### **Winterliche Sedimentbedeckung und Zustand darunter**

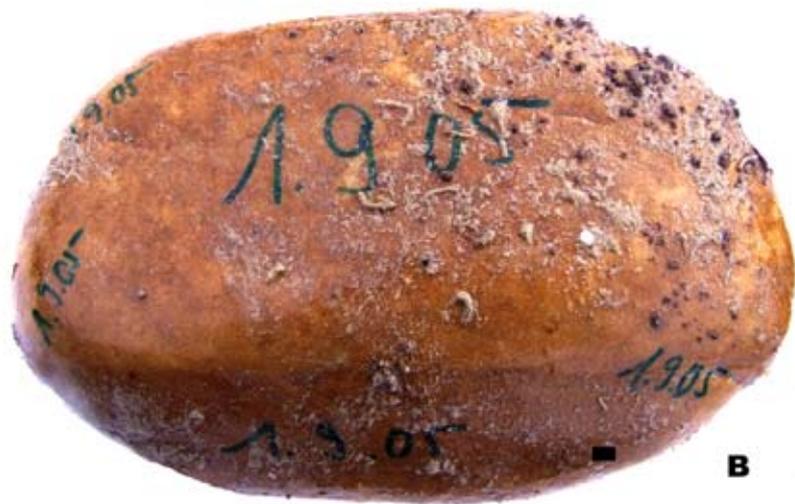
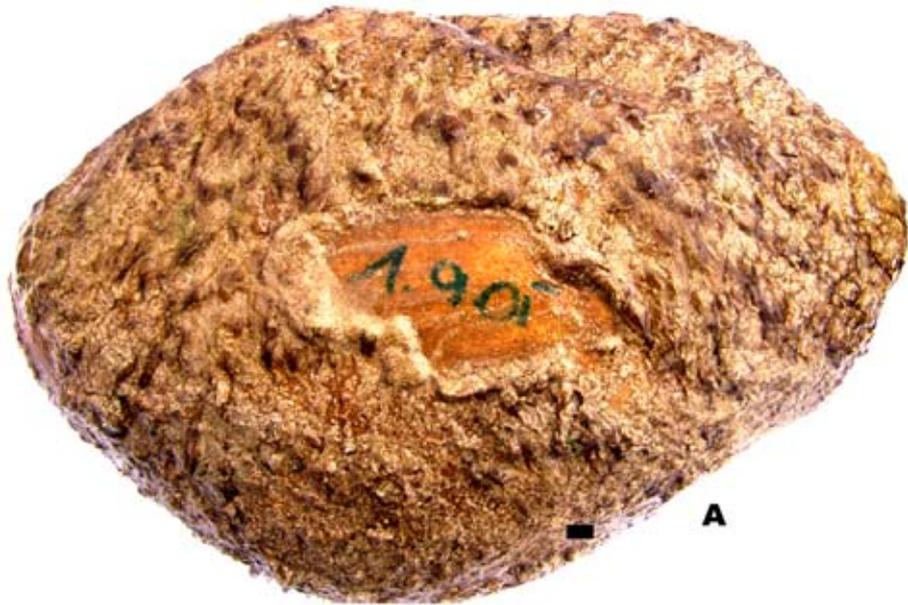
**Aufenthaltszeitraum in der Alz: September 2005 bis Dezember 2005**

**(Verweildauer im Wasser: 3 Monate)**

- A: die mehrere Zentimeter dicke winterliche Sedimentbedeckung umhüllt die gesamte Oberfläche des Kernes, der im September 2005 ausgelegt wurde. Fotografische Dokumentation im Dezember 2005.
  
- B: Nach experimenteller (künstlicher) Abtragung dieser winterlichen Sedimentbedeckung bleiben fleckenhafte Sedimentflächen zurück. Eine cyanobakterielle Besiedlung hat während der Aufenthaltsdauer von September 2005 bis Dezember 2005 nicht stattgefunden.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 25



## **Tafel 26**

### **Keine Besiedlung**

**Aufenthaltszeitraum in der Alz: September 2005 bis März 2006**

**(Verweildauer im Wasser: 6 Monate)**

- A: Die winterliche dicke Sedimentbedeckung der im September 2005 ausgelegten Nuklei ist im März 2006 abgetragen. Zurück bleibt fleckenhaft verteilter Feinsand, den Metazoen für Wohnbauten nutzen. Fotografische Dokumentation im März 2006.
- B: Ausschnitt aus A. Nach einer Verweildauer von sechs Monaten hat auf den Nuklei, die im September 2005 ausgelegt wurden, bis zum März 2006 keine cyanobakterielle Besiedlung oder Kalzifizierung stattgefunden. Fotografische Dokumentation im März 2006.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 26



## **Tafel 27**

### **Fortgeschrittene Besiedlung und Kalzifizierung**

**Aufenthaltszeitraum in der Alz: September 2005 bis Juni 2006**

**(Verweildauer im Wasser: 9 Monate)**

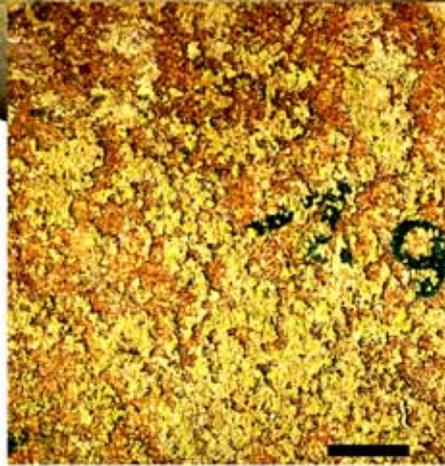
- A: Die Oberseite des im September 2005 ausgelegten Nukleus ist lückenhaft mit authochthonen oder allochthonen Sedimenten bedeckt. Die Oberfläche des Nukleus schimmert deutlich durch. Fotografische Dokumentation im Juni 2006.
  
- B: Ausschnitt aus A. Im Gegensatz zum Zustand des Nukleus im März 2006, auf dem noch keine cyanobakterielle Besiedlung stattgefunden hat, werden im Juni 2006 um die halbkugeligen Cyanobakterien-Kolonien Sedimente gefällt. Dabei handelt es sich um authochthon gefällte Karbonate, eingefangene allochthone Sedimente oder durch Organomineralisation gefällte Karbonate. Fotografische Dokumentation im Juni 2006.
  
- C: Besonders an der strömungszugewandten Seite des Nukleus hat eine dichte Besiedlung der Oberfläche mit Cyanobakterien-Kolonien stattgefunden. Fotografische Dokumentation im Juni 2006.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 27



A



B



C

## **Tafel 28**

### **Winterliche Sedimentbedeckung**

**Aufenthaltszeitraum in der Alz: Oktober 2005 bis Dezember 2005**

**(Verweildauer im Wasser: 2 Monate)**

Im Dezember 05 sind Oberseite und Ränder des Nukleus, der im Oktober 2005 ausgelegt wurde mit einer mehrere Zentimeter dicken Sedimentschicht verhüllt, die divers von *Rivularia haematites*, Diatomeen und *Ophridium versatile* besiedelt wird. Die Nukleus-Oberfläche ist cyanobakteriell nicht besiedelt. Fotografische Dokumentation im Dezember 2005.

Balkenlänge entspricht 1 cm

**Tafel 28**



## **Tafel 29**

### **Feinsand im Frühling**

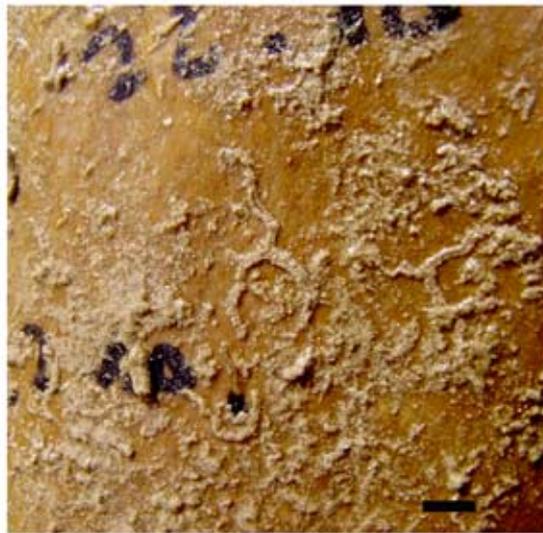
**Aufenthaltszeitraum in der Alz: Oktober 2005 bis März 2006**

**(Verweildauer im Wasser: 5 Monate)**

- A: Die im Oktober 2005 ausgelegten Kerne sind im März 2006 fleckenhaft mit Feinsand bedeckt. Die winterliche Sedimentbedeckung ist weitgehend abgetragen und die Nukleus-Oberfläche ist sichtbar. Fotografische Dokumentation im März 2006.
- B: Ausschnitt aus der Oberseite von A. Innerhalb von 5 Monaten Aufenthaltszeit im Winter in der Alz findet weder eine cyanobakterielle Besiedlung noch eine Kalzifizierung statt. Fotografische Dokumentation im März 2006

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 29



## **Tafel 30**

### **Cyanobakterien-Kolonien und flächige Sedimentation**

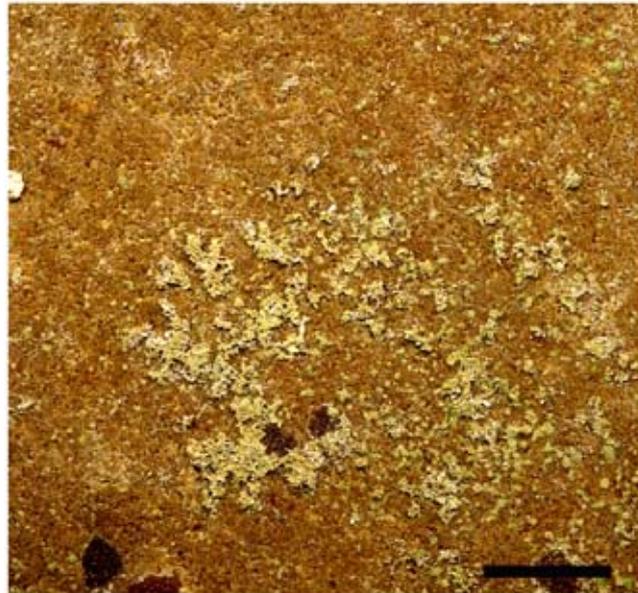
**Aufenthaltszeitraum in der Alz: Oktober 2005 bis Juni 2006**

**(Verweildauer im Wasser: 8 Monate)**

- A: Nuklei, die im Oktober 2005 ausgelegt wurden, sind an den strömungsexponierten Rändern des Nukleus dichter mit aktiven und kalzifizierten Cyanobakterien-Kolonien besiedelt (Pfeile) als andere Stellen. Fotografische Dokumentation im Juni 2006.
- B: Der Ausschnitt aus A (Region des unteren Pfeils in A) zeigt die Sedimentationsprodukte im Bereich der aktiven Cyanobakterien-Kolonien der Nukleus-Oberseite. Die punktförmigen Kolonien selber sind noch nicht vollständig kalzifiziert. Darüberhinaus existieren stellenweise unspezifische Kalzifizierungsprodukte, die nicht nur aus der Kalzifizierungstätigkeit der halbkugeligen Cyanobakterien-Kolonien stammen müssen, sondern auch aus der Organomineralisierung und dem Fangen und Binden allochthoner Sedimente. Fotografische Dokumentation im Juni 2006

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 30



## **Tafel 31**

### **Bis März keine cyanobakterielle Besiedlung**

**Aufenthaltszeitraum in der Alz: Dezember 2005 bis März 2006**

**(Verweildauer im Wasser: 3 Monate)**

- A: Der im Dezember 2005 ausgelegte Kern weist im März 2006 keine winterliche Sedimentbedeckung auf. Stellenweise ist Feinsand abgelagert.  
Fotografische Dokumentation im März 2006.
- B: Der Ausschnitt aus A zeigt das Fehlen von cyanobakterieller Besiedlung.  
Fotografische Dokumentation im März 2006.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 31



A



B

## **Tafel 32**

### **März bis Juni: cyanobakterielle Besiedlung**

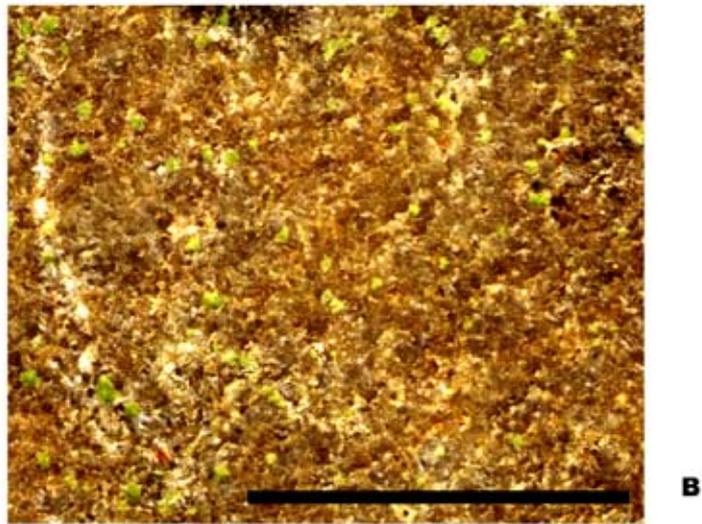
**Aufenthaltszeitraum in der Alz: Dezember 2005 bis Juni 2006**

**(Verweildauer im Wasser: 6 Monate)**

- A: Die im Dezember 2005 ausgelegten Kerne weisen im Juni 2006 eine fleckhaft (Pfeile) verteilte Besiedlung von aktiven Cyanobakterien-Kolonien auf, die vorwiegend unverkalkt sind. Die Besiedlung des Nukleus mit diesen cyanobakteriellen Kolonien ist höchstens 3 Monate her, da der Kern im März 2006 cyanobakteriell unbesiedelt war. Fotografische Dokumentation im Juni 2006.
- B: Der Ausschnitt aus A zeigt die weite Distanz zwischen den einzelnen Kolonien. Fotografische Dokumentation im Juni 2006.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 32



## **Tafel 33**

### **Dichtere Besiedlung an strömungsexponierten Stellen**

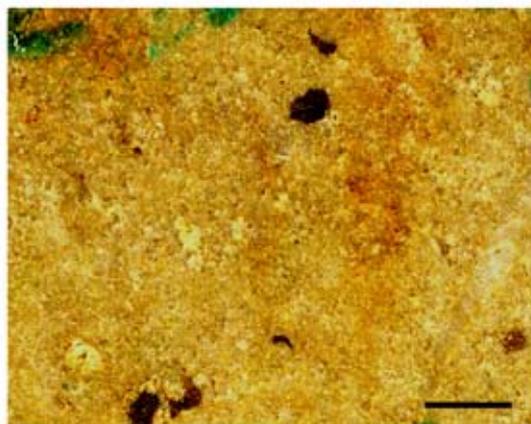
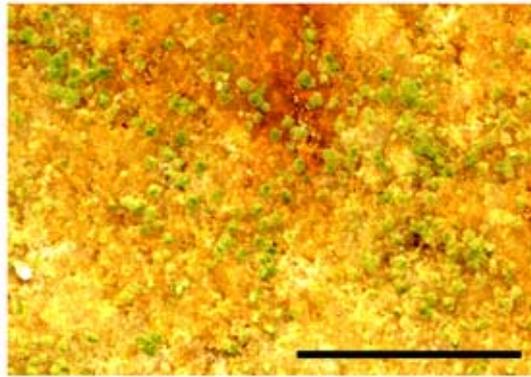
**Aufenthaltszeitraum in der Alz: März 2006 bis Juni 2006**

**(Verweildauer im Wasser: 2 Monate)**

- A: Der im März 2006 ausgelegte Nukleus zeigt vor allem an den strömungsexponierten Stellen eine dichtere Besiedlung mit cyanobakteriellen Kolonien (B) als an den strömungsabgewandten Stellen des Nukleus (C). Eine vollständige Kalifizierung der Kolonien findet innerhalb von vier Monaten nicht statt. Fotografische Dokumentationen im Juni 2006

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 33



## **Tafel 34**

### **Kalzifizierungszustand innerhalb von 2 Monaten**

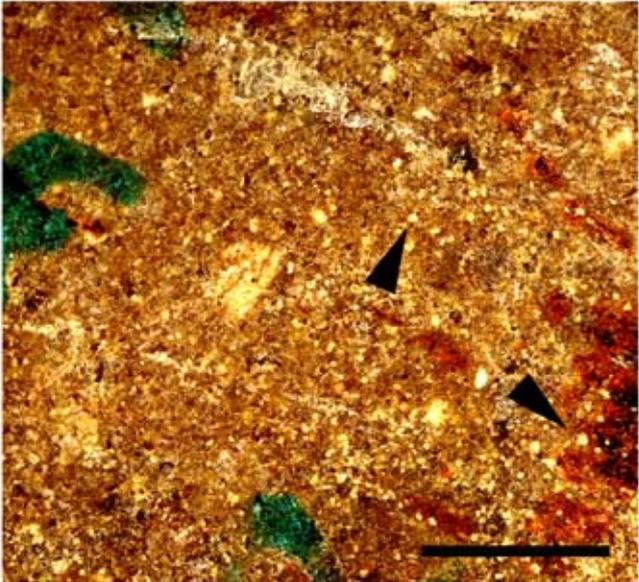
**Aufenthaltszeitraum in der Alz: April 2006 bis Juni 2006**

**(Verweildauer im Wasser: 2 Monate)**

- A: Die im April 2006 ausgelegten Nuklei zeigen im Juni 2006 sehr sporadisch verteilte Cyanobakterien-Kolonien, die kalzifizieren oder bereits kalzifiziert sind. Fotografische Dokumentation im Juni 2006.
- B. Ausschnitt aus A. Die Pfeile weisen auf die punktförmig kalzifizierenden bzw bereits kalzifizierte Cyanobakterien-Kolonien. Fotografische Dokumentation im Juni 2006.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 34



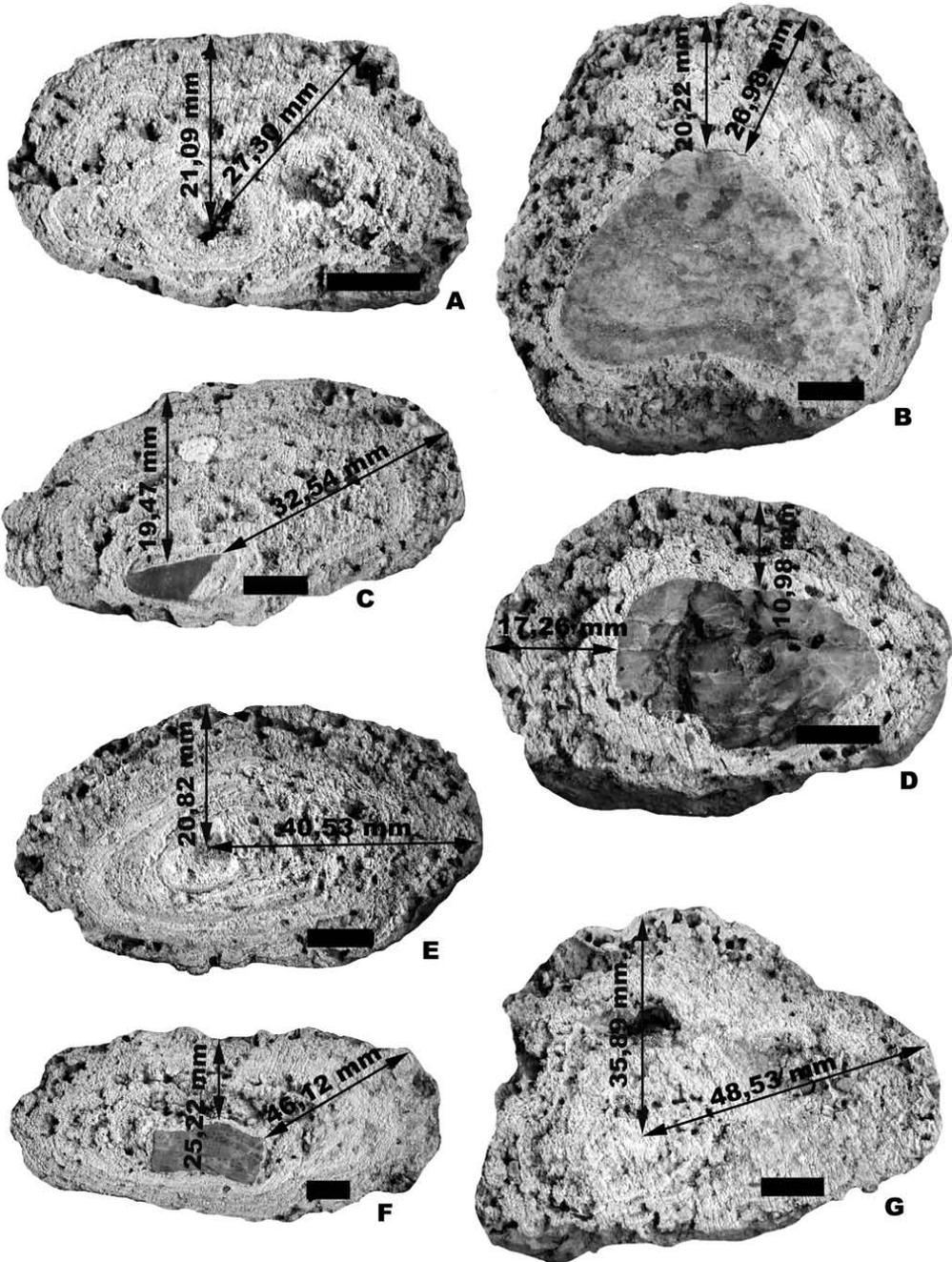
## **Tafel 35**

### **Altersbestimmung 1**

Dargestellt sind die Positionen und die Beträge der zwei Abstandsmessungen, die pro Onkoid für die Ermittlung des Alters durchgeführt worden sind.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 35



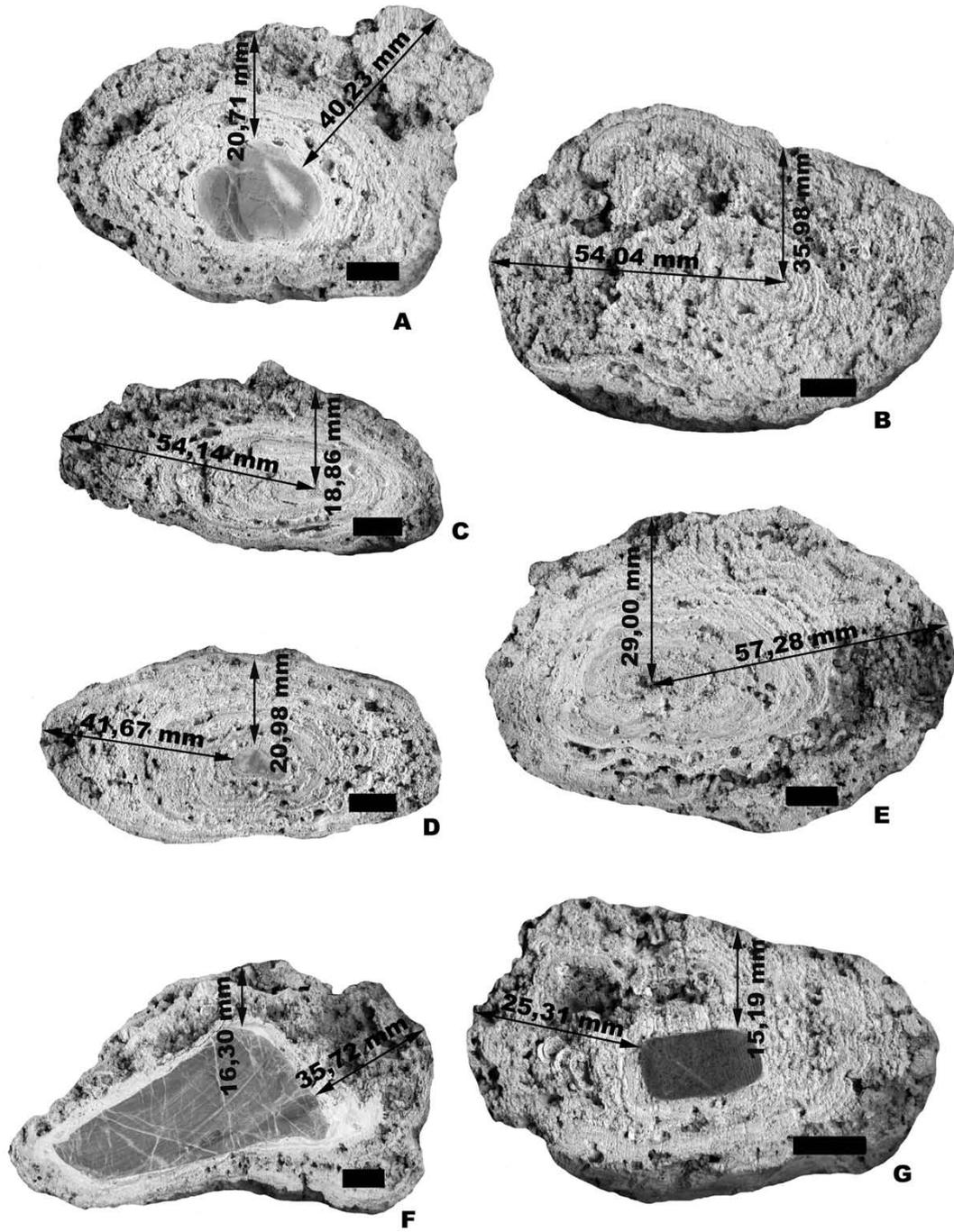
## **Tafel 36**

### **Altersbestimmung 2**

Dargestellt sind die Positionen und die Beträge der zwei Abstandsmessungen, die pro Onkoid für die Ermittlung des Alters durchgeführt worden sind.

Balkenlänge entspricht 1 cm

Tafel 36



## Daten

Grad deutscher Karbonathärte

Datum (MMJJ)	°d KH A	°d KH B
06.04	7,4	
07.04	7,3	
08.04	6,5	
09.04	7,1	
10.04	7,1	
11.04	6,9	6,8
12.04	7,0	6,8
01.05	6,8	6,7
02.05	8,0	8,0
04.05	8,0	7,9
05.05	7,9	7,9
06.05	7,8	8,0
07.05	7,7	7,9
09.05	7,6	7,8

Alkalinität

Datum (MMJJ)	Alkalinität A	Alkalinität B
06.04	2,625	
07.04	2,6	
08.04	2,337	
09.04	2,526	
10.04	2,507	
11.04	2.429	2.422
12.04	2.513	2.429
01.05	2.432	2.383
02.05	2.858	2.909
04.05	2.856	2.821
05.05	2.818	2.836
06.05	2,777	2,836
07.05	2.757	2.817
09.05	2.713	2.794

Kalzium im Alzwasser

Datum (MMJJ)	Kalzium A (mg/L)	Kalzium B (mg/L)
09.04	39,4	
10.04	28	
11.04	45,7	47,3
01.05	44,3	47,2
02.05	45,9	47,6
03.05	57,8	52,3
04.05	47,4	47,4
06.05	55,4	56,8
07.05	38,9	40,7
08.05	42,8	44,6
09.05	42,4	43,2
10.05	45,9	48,7
11.05	53,2	52,3

Kalziumkarbonat im Alzwasser

Datum (MMJJ)	CaCO <sub>3</sub> A (mg/L)	CaCO <sub>3</sub> B (mg/L)
06.04	131,3	
07.04	130	
08.04	116,9	
09.04	125,8	
10.04	125,3	
11.04	121,5	121,1
12.04	122,2	121,5
01.05	121,6	119,2
02.05	142,9	143
04.05	142,8	141,1
05.05	140,9	141,8
06.05	140,1	142,4
07.05	137,6	141,2
09.05	137,9	140,9

Nitrat-Konzentrationen im Alzwasser für 2004/2005

Datum (MMJJ)	Nitrat A (mg/L)	Nitrat B (mg/L)
06.04	2,62	
07.04	2,53	
08.04	2,02	
09.04	2,01	
10.04	2,14	
11.04	2,6	2,89
12.04	2,67	2,87
01.05	2,86	3,13
02.05	2,95	3,42
08.05	2,51	2,45
09.05	0	2,2

Nitrat-Konzentrationen für 2003 siehe HÄGELE (2004)

pH-Wert für 2004/2005

Datum (MMJJ)	pH A	pH B
06.04	8,7	
07.04	8,7	
08.04	8,5	
09.04	8,8	
10.04	8,5	
11.04	8,5	8,5
12.04	8,5	8,5
01.05	8,6	8,5
02.05	8,3	8,2
03.05	8,3	8,2
04.05	8,3	8,2
05.05	8,2	8,2
06.05	8,5	8,4
07.05	8,7	8,7
08.05	8,6	8,2
09.05	8,6	8,7
10.05	8,6	8,3

pH-Wert für 2003 siehe HÄGELE (2004)

Sauerstoff-Isotopen im  
Onkoidkarbonat

d18O Onkoid gemessen	d18O Onkoid korrigiert
-10.53	-11.1
-10.20	-10.8
-10.39	-11.0
-10.69	-11.3
-10.27	-10.9
-10.48	-11.1
-10.62	-11.2
-10.73	-11.3
-10.27	-10.9
-10.55	-11.1
-10.35	-10.9
-10.78	-11.4
-10.94	-11.5
-10.95	-11.5
-10.32	-10.9
-10.83	-11.4
-10.61	-11.2
-10.87	-11.4
-10.28	-10.9
-10.38	-11.0
-10.55	-11.1
-10.49	-11.1
-10.39	-11.0
-9.94	-10.5
-11.14	-11.7
-10.90	-11.5
-10.49	-11.1
-10.51	-11.1
-10.71	-11.3
-10.69	-11.3
-10.26	-10.8
-10.94	-11.5
-10.79	-11.4
-10.60	-11.2
-10.43	-11.0
-10.37	-11.0
-10.70	-11.3
-10.38	-11.0
-10.64	-11.2
-10.88	-11.5
-10.68	-11.3
-10.83	-11.4
-10.40	-11.0
-10.57	-11.1
-10.85	-11.4
-11.03	-11.6
-10.29	-10.9
-10.64	-11.2
-10.66	-11.2
-10.04	-10.6
-10.33	-10.9
-10.51	-11.1
-10.29	-10.9
-10.25	-10.8
-10.27	-10.9
-10.76	-11.3
-10.62	-11.2
-11.24	-11.8
-10.50	-11.1
-10.62	-11.4
-10.62	-11.2
-10.71	-11.3
-10.65	-11.2
-10.52	-11.1
-10.34	-10.9
-10.16	-10.7
-10.86	-11.4
-10.63	-11.2
-10.41	-11.0
-10.48	-11.1
-10.53	-11.1
-10.54	-11.1
-10.73	-11.3
-10.28	-10.9
-10.7	-11.3
-10.14	-10.7
-10.24	-10.8
-9.84	-10.4
-10.4	-11.0
-10.44	-11.0
-9.88	-10.5
-10.44	-11.0
-10.84	-11.4
-10.64	-11.2
-10.25	-10.8
-10.15	-10.7
-10.35	-10.9
-10.14	-10.7

Fließgeschwindigkeit

Datum (MMJJ)	Fließgeschwindigkeit A (m/s)	Fließgeschwindigkeit B (m/s)
09.04	0,63	
10.04	0,71	
11.04	0,60	0,24
12.04	0,64	0,13
01.05	0,52	0,06
02.05	0,53	0,07
03.05	0,52	0,06
04.05	0,95	0,25
05.05	0,95	0,6
06.05	0,7	0,21
07.05	0,63	0,22
08.05	0,81	0,21

Korngrößen der Flussbettsedimente

Korngröße	Probe A Mittelwert	Probe B Mittelwert
4	28,7	0
2,8	12,3	0
2	11,1	0
1,4	11,6	0,42
1	6,3	1,2
0,71	4,8	2,13
0,5	5,0	3,17
0,355	4,3	6,19
0,25	5,6	10,28
0,249	9,6	74,64

Magnesium-Konzentration im Alzwasser

Datum (MMJJ)	Mg A (mg/L)	Mg B (mg/L)
09.04	15,1	
10.04	15,4	
11.04	16,8	17
01.05	17,1	17
02.05	17	17,2
03.05	16,6	16,6
04.05	13,8	13,8
06.05	16,1	16
07.05	15,7	15,6
08.05	15,6	15,3
09.05	12,2	15,6
10.05	16,9	17,4
11.05	17	17,2
11.05	17	17,2

Phosphat-Konzentrationen

Datum (MMJJ)	Phosphat A (mg/L)	Phosphat B (mg/L)
04.05	0,12	0,26
05.05	0,14	0,26
06.05	0,15	0,45
07.05	0,13	0,36
08.05	0,14	0,3
09.05	0,13	0,28

säureunlöslicher Rückstand

Rueckstand dichtes Karbonat (g/kg Tm)	Rueckstand porös Karbonat (g/kg Tm)
94.12	72.93
91.37	44.10
100.70	65.42
127.06	81.37
102.25	64.02
83.13	100.37
64.12	69.29
107.82	188.95
103.90	134.12
137.65	61.50

Sauerstoff-Konzentration im Wasser

Datum (MMJJ)	O2 A (ml/L)	O2 B (ml/L)
09.04	9,66	
10.04	9,49	
11.04	10,31	10,84
01.05	13,12	12,63
02.05	13,6	13,4
03.05	13,9	14,02
04.05	12,99	12,99
06.05	9,61	9,41
07.05	7,92	7,87
08.05	9,36	9,18

Sulfat-Konzentration im Alzwasser

Datum (MMJJ)	Sulfat A (mg/L)	Sulfat B (mg/L)
06.04	19,6	
07.04	19,6	
08.04	19,6	
09.04	20,5	
10.04	20,8	
11.04	21,8	20,9
12.04	21,5	21,0
01.05	21,7	20,9
02.05	21,9	20,8
08.05	17,6	17,1
09.05	18,4	18,9

Konzentrationen an Schwebstoffen im Alzwasser

Datum (MMJJ)	Schwebstoffe A (mg/L)	Schwebstoffe B (mg/L)
06.05	1,8	3,5
07.05	2,6	3,2
08.05	2,6	10,2
09.05	2,6	3
10.05	2,6	2,7
11.05	1,3	2,6
12.05	2,9	2,6
02.06	1,2	1,2
04.06	1,8	4
06.06	2,4	3,1

Temperaturdaten der Alz

Datum (MMJJ)	T (°C) A	T (°C) B
09.04	18,3	
10.04	12,1	
11.04	8,3	8,1
01.05	4,6	4,5
02.05	2,7	2,5
03.05	5,1	5,1
04.05	7,6	7,6
06.05	17,6	18,4
07.05	19,5	19,3
08.05	17,7	18,5

Attenuation

	Tiefe (m)	Licht April 05 (A)	Licht April 05 (A)	Licht Juni 05 (A)	Licht Juni 05 (A)	Licht Okt 05 (A)	Licht Okt 05 (A)	Licht April 05 (B)	Licht April 05 (B)	Licht Juni 05 (B)	Licht Juni 05 (B)	Licht Okt 05 (B)	Licht Okt 05 (B)
		in $\mu\text{mol} / \text{m}^2\text{s}^{-1}$	in %	in $\mu\text{mol} / \text{m}^2\text{s}^{-1}$	in %	in $\mu\text{mol} / \text{m}^2\text{s}^{-1}$	in %	in $\mu\text{mol} / \text{m}^2\text{s}^{-1}$	in %	in $\mu\text{mol} / \text{m}^2\text{s}^{-1}$	in %	in $\mu\text{mol} / \text{m}^2\text{s}^{-1}$	in %
Zelle 1													
Zelle 2	0,30	1070	43,9	512	46	933	44,5	335	73,5	606	46	1003	47,9
Zelle 3	0,60	701	26,7	392	36,6	852	40,7	256	56,1	602	45,7	582	27,8
Zelle 4	1,10	491	20,1	280	26,3	675	32,2	151	33,1	449	34,1	377	18
Zelle 5	2,40	232	9,5	297	18,5	485	23,1	45	9,9	210	16	272	13
Zelle 6	3,30	105	4,3					24	5,3				



## Oncoids from the river Alz (southern Germany): Tiny ecosystems in a phosphorus-limited environment

Daniela Hägele<sup>a</sup>, Reinhold Leinfelder<sup>a,b,\*</sup>, Jürke Grau<sup>a,c</sup>,  
Ernst-Gerhard Burmeister<sup>a,d</sup>, Ulrich Struck<sup>a</sup>

<sup>a</sup> GeoBio-Center<sup>LMU</sup> München, Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München, Germany

<sup>b</sup> Department of Earth and Environmental Sciences, Ludwig-Maximilians-Universität, Richard-Wagner-Str. 10, 80333 München, Germany

<sup>c</sup> Botanische Staatssammlung München, Menzinger Straße 67, 80638 München, Germany

<sup>d</sup> Zoologische Staatssammlung München, Münchhausenstraße 21, 81247 München, Germany

Received 6 February 2005; received in revised form 8 December 2005; accepted 13 December 2005

### Abstract

Spectacular modern freshwater oncoids from the river Alz (Bavaria, Southern Germany) grow in-situ, without being regularly overturned. In order to understand growth processes, properties of Alz river waters such as nutrient balance and pH were analysed and monitored, and the biotic composition of the oncoids was examined. Key features for the understanding of the growth of the Alz oncoids include (1) the presence of subconcentric calcareous laminae; (2) the existence of extracellular polymeric substances (EPS) within the enveloping biofilm that are produced by cyanobacteria and diatoms and cover the entire oncoid except for the contact area with riverbed sediments; (3) a stratified, 'telescoping' pattern of cyanobacteria living both intertwined within the soft outer biofilm and in radial arrangement within the partially calcified cortex below; (4) the calcification pattern of individual cyanobacterial colonies; (5) the presence of an oncoidal food web; (6) the occurrence of destructive processes such as boring by endolithic cyanobacteria and EPS-burrowing of animals; (7) a lack of multicellular algae and higher plants owing to pronounced phosphate limitation.

Organismic interactions important in the extant Alz oncoids are believed to be important for a more complete understanding of fossil oncoids.

© 2006 Elsevier B.V. All rights reserved.

**Keywords:** Oncoids; Fluvial carbonates; Microbial; Biomineralisation; Recycling processes

### 1. Introduction

Oncoids are considered to be a spherical form of calcareous stromatolites (SS-stromatolites of Logan et al., 1964). Modern oncoids occur in a wide variety of environments, ranging from marine conditions to fresh-

water. Pentecost and Whitton (2000) interpret them as rounded and concentrically laminated travertine pebbles, which are widespread in calcareous streams, and contain a wide range of cyanobacteria. Successive laminae grow around a nucleus (e.g. shells, plant debris, rock pebbles) in response to both carbonate saturated environmental conditions (Kile et al., 2000) and the withdrawal of carbon dioxide during microbial and algal photosynthesis (Schäfer and Stapf, 1978; Monty, 1981; Richter and Sedat, 1983; Riding, 1983; Wright, 1983).

\* Corresponding author. Museum of Natural History, Humboldt-University, Invalidenstr. 43, 10115 Berlin, Germany.

E-mail address: [leinfelder@museum.hu-berlin.de](mailto:leinfelder@museum.hu-berlin.de) (R. Leinfelder).

Occasional to frequent overturning of oncoids by agitated water is generally considered the cause of the rounded shape, and the uniform and concentric development of laminae in such biosedimentary particles (Bathurst, 1975; Tucker and Wright, 1990; Flügel, 2004). The presence of oncoids in sedimentary successions has therefore been considered an indicator of a particular water current speed or intermittent turbulence leading to frequent overturning (Logan et al., 1964; Flügel, 1978, 2004). While occasional overturning might be a significant process in many cases, it is however also possible for oncoids to grow in situ without ever being toppled over, given the extremely low illumination necessary for their growth (Pia, 1933; Golubic and Fischer, 1975; Leinfelder and Hartkopf, 1988; Hartkopf-Fröder et al., 1989; Leinfelder and Hartkopf-Fröder, 1990). Irrespective of whether growth of oncoids occurs with or without toppling, oncoids are largely viewed as a 'microbial black box', with microbial calcification taking place whenever physicochemical parameters favour calcification of microbially derived matter. The aim of the present study is to take a first step away from a merely microbial view of oncoid growth and towards a better understanding of oncoid ecology.

## 2. Material and methods

### 2.1. Locality and sampling

The summer-warm river Alz, the outlet of lake Chiemsee and a tributary to the Inn-Danube system, is categorised as mildly polluted (water quality category II), and is 63 km in length, crossing the foreland of the Bavarian Alps. The sample site is located between Pullach and Truchtlaching (Fig. 1), in close proximity to the outlet position from the Lake Chiemsee. At the sampling site, the river channel is approximately 25 m wide, with water depths ranging from 1.30 m to 2.00 m (fluctuations are of seasonal as well as morphological nature) and a water current of 0.5 to 1.0 m s<sup>-1</sup> (measured once per month). Riverbed sediments are sand- and silt-rich mud which contains tillitic material from the Würm glacial period. Oncoids develop on top of the fluvial sediments and primarily occur in the centre of the riverbed. Oncoids in the riverbed thalweg are generally larger in size and more densely spaced than those that occur closer to the river margins. During the entire sampling period, oncoids were covered with water at least 1 m deep. The present

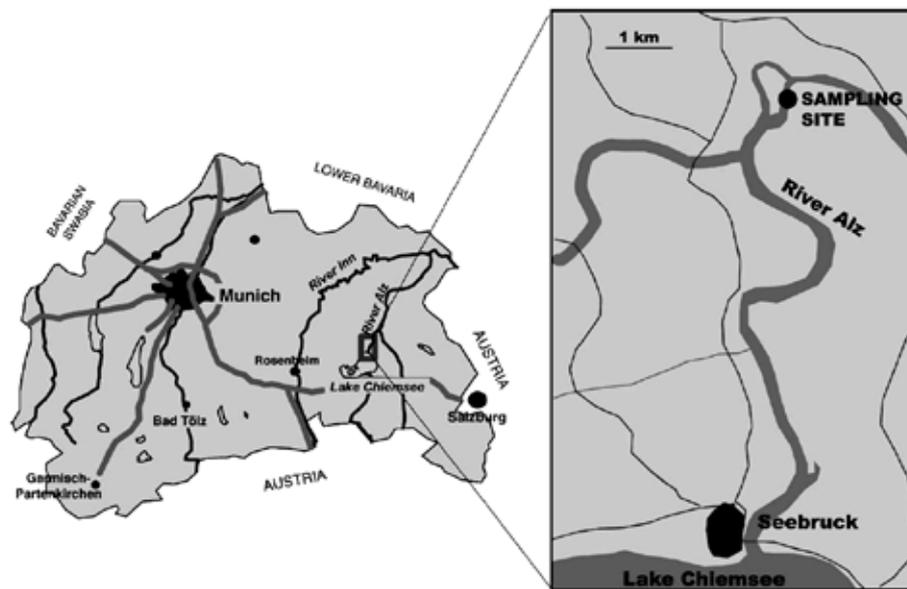


Fig. 1. Position of the sampling site in the river Alz. The river Alz is an outlet of Lake Chiemsee (Upper Bavaria, Germany). Left: overview showing major highways, rivers and lakes of Upper Bavaria; right: river Alz area to the north of Lake Chiemsee. Thin lines represent local roads.

study is based on a field survey period of 4 months (August through November 2003), using 22 water samples and 28 oncoïds.

## 2.2. Water samples

Water samples were collected directly above the oncoïds by using brown 250 ml Kautex-bottles. Bottles were rinsed three times with river water prior to the collection of samples. On each sampling occasion, one water sample was taken from the margin and another from the midstream of the river. After measurements of anionic

water components and pH determination, mean values were calculated. For transportation to the laboratory, the Kautex-bottles were stored in a dark cool box. They were then kept in a refrigerator at 4 °C for no longer than 1 day. The anionic water components ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ) were analysed with a Dionex IC S90 ion chromatograph. Its detection limit for  $\text{NO}_3^-$  is 0.1 mg/L and for  $\text{PO}_4^{3-}$  0.5 mg/L. Additionally, phosphate concentration data were provided by the 'Department of Water Management, Traunstein'. The sample location for those data was a surface water site of Lake Chiemsee near Seebruck, which is within the drainage area of Lake Chiemsee into the river Alz, thus

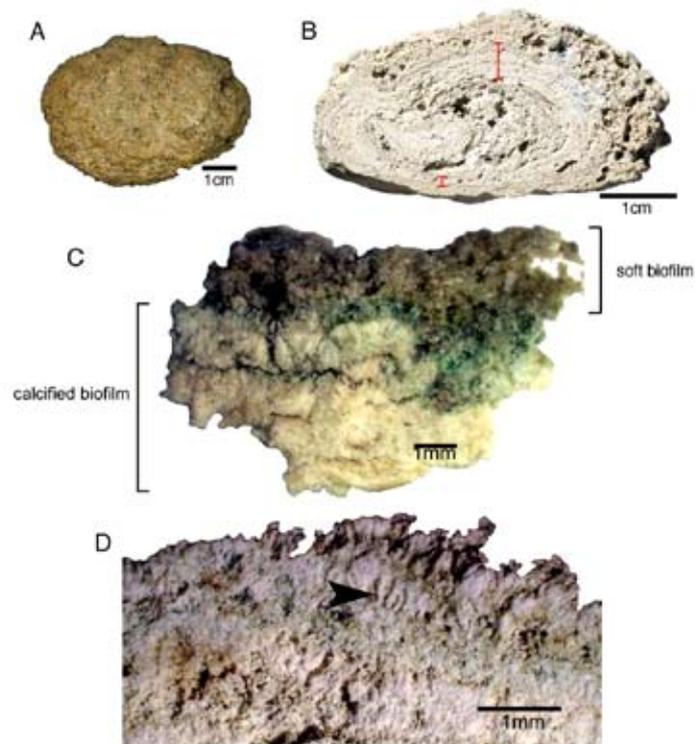


Fig. 2. Morphological characteristics of oncoïds. (A) Top side view from an Alz-oncoïd, exhibiting a brownish green biofilm coloured by cyanobacteria and amounts of diatoms. (B) Cross-section view shows the irregularly concentric internal carbonate structure of an oncoïd. The elliptical shape is an indicator of in-situ growth. Note frequent cavities mostly representing dwelling sites of insect larvae. Oncoïd layers commonly vary in thickness. The red brackets indicate the thinner part on the underside and the thicker part of the same layer on the top side, indicating polar growth. Polar growth is a typical feature indicating in-situ growth of oncoïds but is not necessarily or exclusively developed in in-situ oncoïds. (C) The outermost zone of an oncoïd in cross section. EPS material forms the main fraction of the soft biofilm which contains embedded microspartic aggregates. The calcified biofilm consists of a dense microspartic framework which is still embedded in organic biofilm matter with active growth of cyanobacteria. (D) Characteristic radial calcification patterns of *Calothrix gypsophila*. Arrow points of a single radial structure.

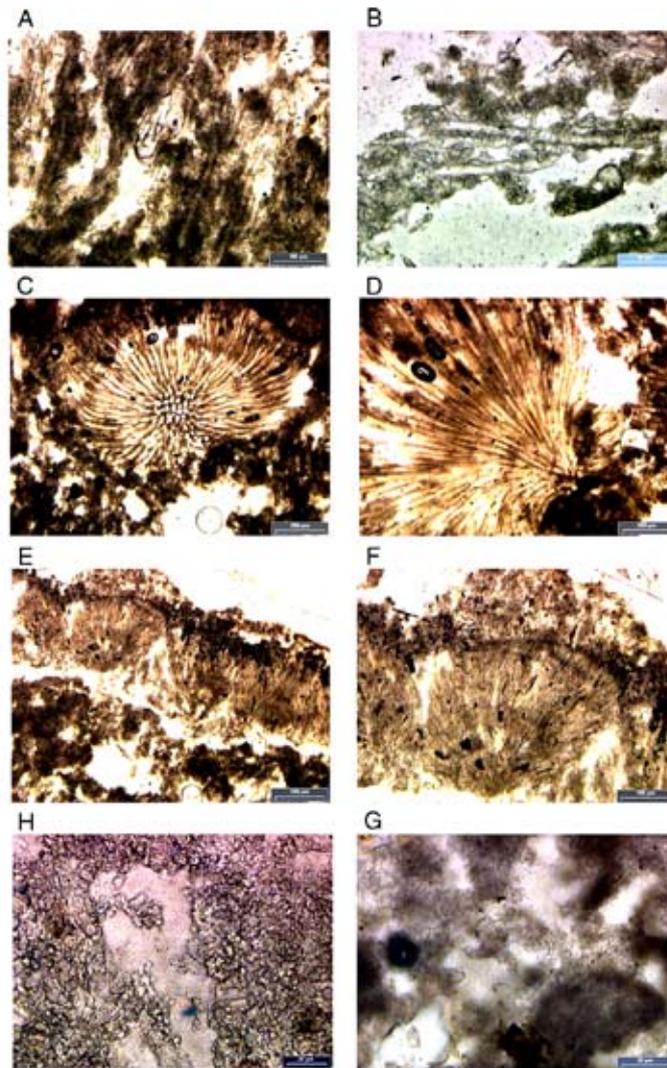


Fig. 3. The four most common calcification pattern within Alz-oncoïds. Thin sections. (A) Typical parallel calcification pattern of *Calothrix gyrophila*. The filamentous structures were conserved, not the filaments by themselves ( $\times 100$ ). (B) Calcified structure of *C. gyrophila* ( $\times 200$ ). Around the filaments are carbonate crystals deposited. (C) Typical calcification pattern of *Rivularia baomaites* ( $\times 50$ ). (D) Another calcification pattern of *R. baomaites* ( $\times 50$ ). (E) The fan-like calcification pattern of *Schizothrix calcicola* ( $\times 50$ ). Below this fan-like structure the calcification pattern of *C. gyrophila* is situated (A). (F) A single fan-like structure of a *S. calcicola*-colony ( $\times 100$ ). (G) Common calcification pattern without any filamentous remains ( $\times 400$ ). This structure is not clear attributable to one specific originator. (H) Like (G) ( $\times 200$ ).

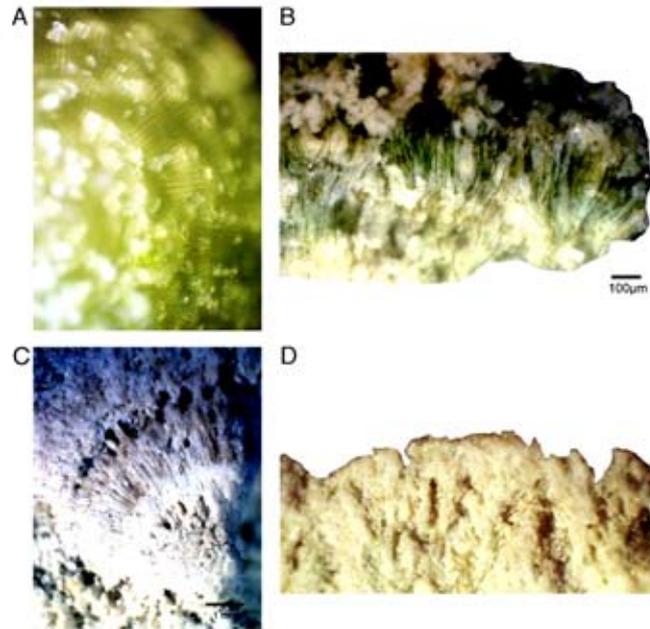


Fig. 4. Calcification in living cyanobacteria and their precipitation pattern. (A) Precipitation in a living *Rivularia haemattis*-colony. The microsparitic crystals were precipitated in the EPS matrix of the hemispherical colony. (B) Vertical *Calothrix gypsophila*-filaments in precipitated, deposited, but still unconsolidated calcium carbonate. In general, on Alz-oncoid contains multiple *Calothrix*-horizons. (C) Characteristic, radial calcification pattern of a *R. haemattis*-colony from an inner, macroscopic unpopulated, oncoid-lamina. (D) Characteristic radial calcification pattern of *C. gypsophila*-filaments.

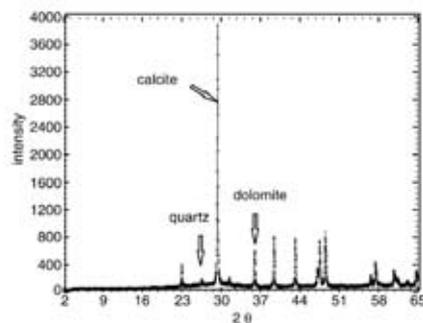


Fig. 5. Typical oncoid-X-ray diffractogram. All 20 diffractograms measured were largely identical. The main peaks of calcite, dolomite and quartz are demonstrated, which represent the most frequent mineral components in the oncoidal framework.

justifying the incorporation of these additional data into our own analysis. The detection limit for the phosphate measurements provided by the 'Department of Water Management, Traunstein' is 0.005 mg/L.

pH values were determined by potentiometric titrations with a Methrom 625 titration device.

### 2.3. Oncoid sampling and treatment

Oncoids were collected from the broad thalweg of the stream. The selected oncoids were positioned into conventional plastic boxes without overturning them.

Photoautotrophic microorganisms were collected from various parts of the oncoid-cortex using a scalpel. The carbonate was removed with citric acid in supersaturated concentration. Identification, analysis, and documentation of the photoautotrophic oncoid inhabitants were carried out using a camera-connected light microscope (*LEICA DM LB*) or using a camera-connected binocular microscope (*LEICA MZ APO*). In order to study the

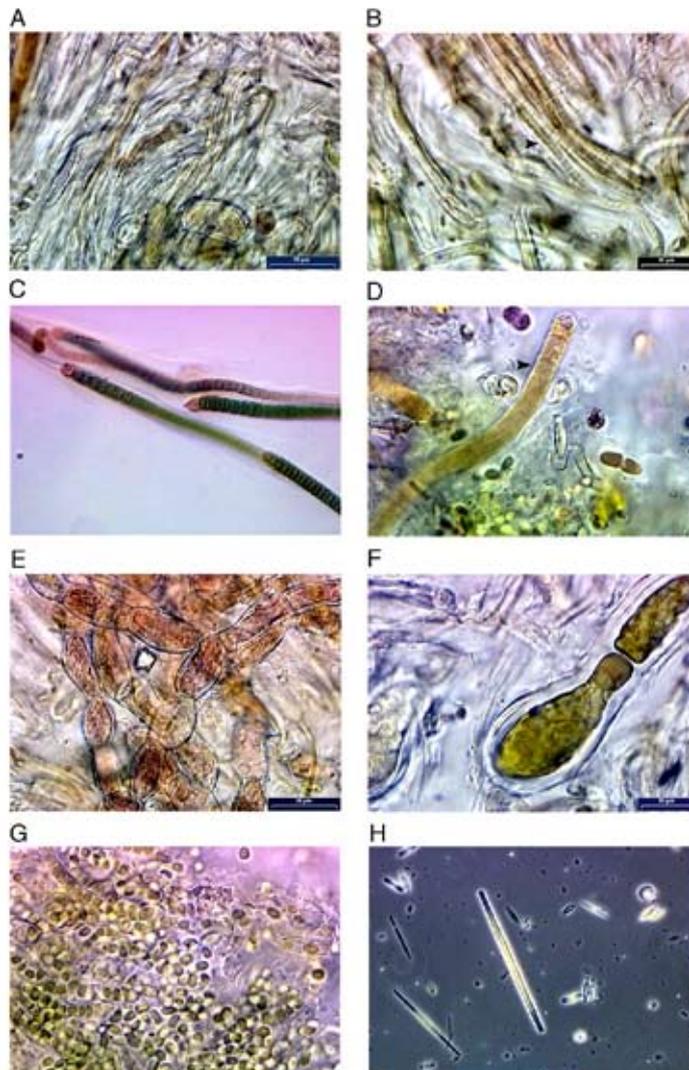


Fig. 6. Photoautotrophic organisms from the Alz-oncoids. (A) Microstructure of the soft biofilm showing the acute heterogeneity, mostly caused by closely attached and interwoven bundles of cyanobacterial EPS sheaths. (B) *Solirothrix calcicola* is the primary producer of oncoidal calcium carbonate. The black arrow points at a single filament. (C) Isolated filaments of *Rivularia haematina* ( $\times 400$ ). Every trichome possesses a heterocyst at the base. *Rivularia*-colonies settle very frequently on the top side surface, forming green hemispheres. (D) Black arrow points at a filamental base of *Calothrix gyrophila* ( $\times 400$ ). *Calothrix* sheath are very thin and can seldom be identified. (E) Pseudofilaments of *Hyella* sp., which populated the interface between soft biofilm and calcified biofilm. *Hyella* is deemed to be a bioeroder. This fact clarifies that constructing and retrenching processes coevally take place. (F) Apical cell of *Hyella* sp. The inner structures are reproductive basocytes. (G) Nonfilamentous aggregates of *Pleurocapsa minor* ( $\times 400$ ). This coccoidal cyanobacterium is very common in the soft biofilm. (H) High diversity of different diatoms ( $\sim 200$ ). Diatoms settle in the soft biofilm as well as in the calcified biofilm. The characteristic oncoid colour stems from the extremely dense colonisation by diatoms.

stratification pattern of the photoautotrophs, subsamples (of up to 8 mm depth) were taken vertically to the oncoid cortex and microscopically examined. The most frequent inhabitants were identified based on morphological characteristics (Geitler and Pascher, 1925; Desikachary, 1959; Bourelly, 1970; Rott, 1991).

After the identification of the most common photoautotrophs, the analysis of the invertebrates required several steps. First, all macroscopically visible animals found on the surface were sampled using spring steel forceps and placed in sample glasses filled with 99.7% alcohol. In a second step, the outermost cortex surrounding the oncoids (up to 8 mm deep) was removed, forcing further inhabitants to withdraw from the crust fragments and remaining oncoid. In a third step, the remainder of the oncoid (i.e. 'peeled' oncoid without the outer 8 mm part of the cortex) was positioned in a bowl of fresh tap water. This forced the inhabitants of deeper layers to leave their locations due to the drastic deterioration of environmental conditions and nutrition supply, thus enabling collection. In a final step, oncoids were cut with a Woko-50 diamond-blade saw. In order to study the microstructure of oncoid cortices, 10 oncoids were collected separately and cut without further treatment.

X-ray diffraction patterns were obtained using a Philips PW 1800 diffractometer with  $\text{CuK}\alpha$  radiation, operated at 40 kV and 40 mA. 20 carbonate samples derived from 8 various oncoids were analysed.

### 3. Results

#### 3.1. Oncoids

The mostly elliptical Alz oncoids (Fig. 2A,B) grow in situ without being regularly overturned in a river with a water current speed of 0.5–1.0  $\text{ms}^{-1}$ . No overturning of Alz oncoids was ever observed during the regular, mostly weekly, surveys for more than 2 years. In the oncoids, the concentric lamination around a nucleus is relatively regular but not always consistently developed. There are also distinctive areas of stronger and weaker carbonate precipitation causing variation in thickness, and thus asymmetries can occur within a given cortical carbonate layer (Fig. 2B). In general, concentric laminae tend to be more massive on the top side of the oncoids.

Three distinct zones can be distinguished macroscopically in the interior of the oncoids: (1) the inmost zone, which is heavily calcified and composed of several carbonate laminae, represents the oncoid bulk. These laminae are composed of radially oriented elongate elements (Fig. 2D). Within the entire bulk carbonate (top and bottom side), four different carbonate patterns can be

discerned. Three of these are radial in nature and can be attributed to the cyanobacteria species *Calothrix gypsophila* (Figs. 3A, B and 4B, D), *Schizothrix calcicola* (Fig. 3E, F) and *Rivularia haematites* (Figs. 3C, D and 4A, C), respectively. The radial calcitic arrays show parallel (Fig. 3A) as well as fan-like arrangements (Fig. 3C, D, F). The fourth calcification pattern is common, but cannot at present be linked to a specific organism (Fig. 3G,H). All carbonate layers are composed of calcite, with additional detrital dolomite and detrital quartz (Fig. 5). Under the microscope, carbonate layers are either compact or possess microcavities (Fig. 2B). The other two zones form the oncoid cortex. On the inmost zone follows (2) the calcified biofilm. This second zone is up to 8 mm thick and composed of precipitated carbonate and centrifugally growing, greenish, living filamentous cyanobacteria (Fig. 4B), which are absent from the inmost zone.

The calcified biofilm surrounds the entire oncoid, but is thicker on the top side. Finally, all oncoids are coated with (3) a soft brownish-green active biofilm (Fig. 2C) in which calcite crystals only sporadically occur. The soft active biofilm represents the outmost zone and is

Table 1  
Zoological inventory

Group	Genus/species
Plecoptera	<i>Leuctra</i> sp.
Coleoptera	<i>Limnius</i> sp. <i>Oulimnius</i> sp. <i>Elais</i> sp. <i>Oulimnius tuberculatus</i> <i>Limnius volckmari</i> <i>Oreochilus villanus</i>
Turbellaria	<i>Dugesia goniocephala</i>
Oligochaeta	Tubificidae
Diptera	Chironomidae Ephydriidae Psychodidae Limoniidae Ceratopogonidae
Trichoptera	<i>Oecets</i> sp. <i>Ceraclia</i> sp. <i>Micrasoma minimum</i> <i>Micrasoma setiferum</i> <i>Lepidostoma hirsutum</i> Leptoceridae <i>Psychomyia pupilla</i> <i>Chaumatopsyche lepida</i> <i>Setodes orgerlipunctatus</i>
Gastropoda	<i>Bithynia tentaculata</i>
Lamellibranchia	<i>Dreissena polymorpha</i> <i>Sphaerium cornutum</i>
Arachnida	Acar
Crustacea	Ostracoa
Cnidaria	<i>Hydra</i> sp.

absent on the bottom side where the oncoïd rests on the riverbed. However, this contact area is relatively small due to the near-spherical shape of the oncoïds.

Although the oncoïds generally display the same internal stratification (zones (1)–(3)) on both top and bottom side, there are also distinct differences. On the

bottom side, the individual zones are less thick. Moreover, the predominant one-storied arrangement of *Calothrix*-horizons (see Organisms), the absence of the soft biofilm in the contact area, and the generally lower density in cyanobacteria are additional features that characterise the bottom side and distinguish it from the

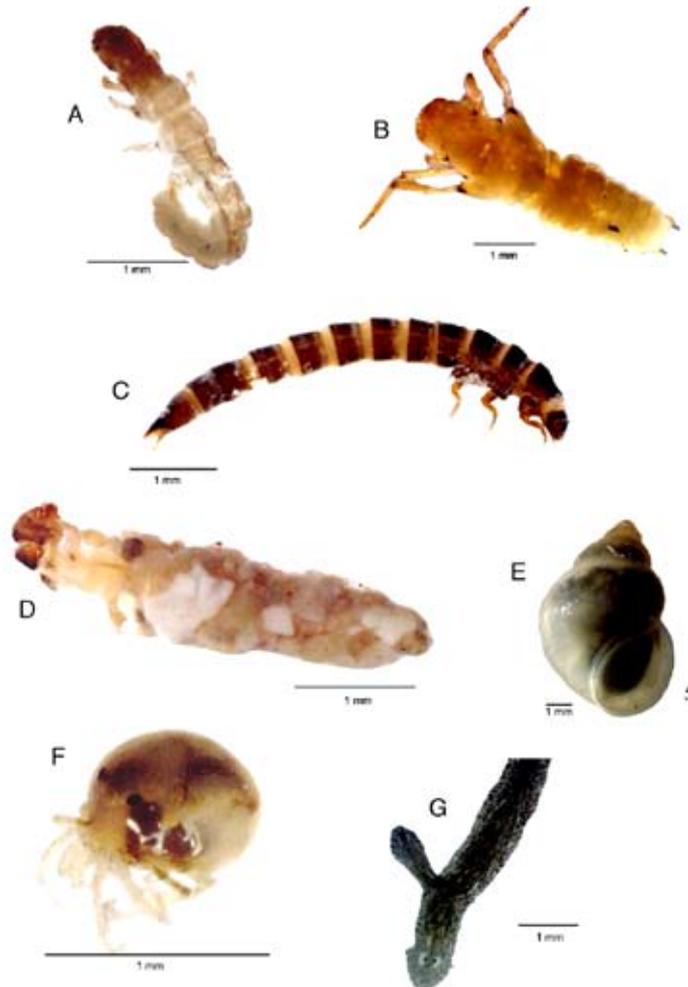


Fig. 7. The most frequent metazoans settling on Alz-oncoïds. (A) The caddisfly larva *Psychomyia pusilla* (Trichoptera). (B) The caddisfly larva *Oecetis* sp. (Trichoptera). (C) The beetle larva *Limnius* sp. (Coleoptera). (D) The caddisfly larva *Lepidostoma hirtum* (Trichoptera). (E) *Bithynia tentaculata* (Gastropoda). (F) A mite (Arachnida). (G) The flatworm *Dugesia gonocephala* (Turbellaria).

top side. The filamentous cyanobacteria in the entire calcified biofilm (top and bottom side) display a centrifugal growth. This centrifugal orientation also occurs with regard to the calcification pattern in the oncoidal bulk (innermost zone). On the other hand, in the soft biofilm cyanobacteria do not show preferential orientation. Rather, they are intertwined. The density of calcifying cyanobacteria on the bottom side still suffices for calcite precipitation.

### 3.2. Organisms

The soft biofilm (outmost zone (3)) and the calcified biofilm below (zone (2)) are populated by a great variety of organisms. Most abundant are filamentous cyanobacteria, including *Schizothrix calcicola*, *Calothrix gypsophila*, *Rivularia haematites*, *Phormidium incurtatum*, *Pleurocapsa minor*, *Aphanotece saxicola*, and *Hyella* sp. (Fig. 6B–G). These organisms do not only live on the surface of the oncoid, but are also arranged in a vertical stratification pattern within the outer oncoid cortex.

The soft biofilm is populated by the same cyanobacterial species. In addition, sheathless cyanobacteria, a variety of diatoms and various metazoans occur, while the calcified biofilm is dominated by *Calothrix gypsophila* and *Schizothrix calcicola*. *Hyella* sp. occurs at the interface between soft and calcified biofilm.

As a result, we have defined an outer soft active biofilm and an inner, partially to mostly calcified active biofilm (Fig. 2C).

In addition, the soft biofilm is densely populated by diatoms (Fig. 6H). In most cases, the soft biofilm has a

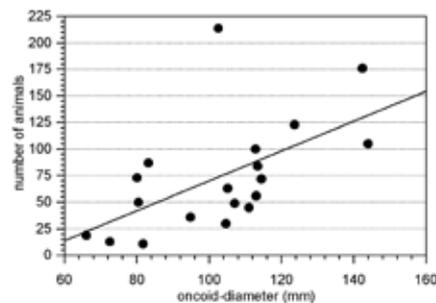


Fig. 8. Number of oncoid-colonising metazoan plotted against oncoid size, with regression line following the equation:  $y = 1.4x - 70.12$ . The statistical probability of a positive correlation is 98.055%.

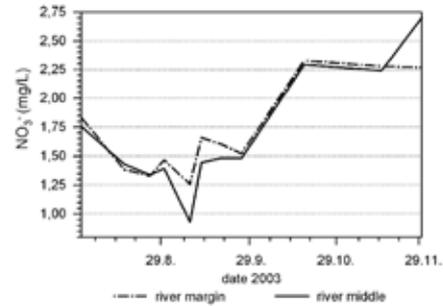


Fig. 9. Nitrate concentration in water samples collected within the sampling period from August to November 2003.

brownish colour, owing to the high abundance of diatoms. Individual diatom species have not been determined within the framework of this study.

Oncoid colonising metazoans include larvae of various insect groups as well as different types of worms, water-mites, ostracods, gastropods, and bivalves (Table 1; Fig. 7). The zoological inventory of 28 oncoids is illustrated in Fig. 7. Increasing oncoid size and abundance of metazoans is positively correlated (Fig. 8).

### 3.3. Water chemistry

The  $[\text{NO}_3^-]$  concentration varied between 0.93 and 2.7 mg  $\text{NO}_3^-/\text{L}$  (Fig. 9). The  $[\text{PO}_4^{3-}]$  values were below the detection limit (0.5 mg  $\text{PO}_4^{3-}/\text{L}$ ) of the GeoBio-Center equipment, and thus  $[\text{PO}_4^{3-}]$  values from the 'Department of Water Management Traunstein', determined monthly between January 2003 and November 2003, were incorporated. However, their  $[\text{PO}_4^{3-}]$  values

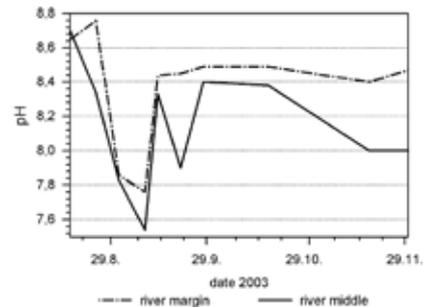


Fig. 10. The pH data from water samples collected within the sampling period from August to November 2003.

were again mostly below the detection limit (i.e.  $<0.054 \mu\text{mol P/L}$ ), with the exception of January 2003 when a value of  $0.006 \text{ mg/L}$  was recorded. For calculation of the N/P ratio, the mean nitrogen concentration of  $6.2 \mu\text{mol N/L}$  and the largely prevailing  $[\text{PO}_4^{3-}]$  value of  $<0.054 \mu\text{mol P/L}$  were used. The N/P ratio for the entire sampling time (August to November 2003) is therefore  $>115$ .

During the sampling period, pH values ranged between 7.65 and 8.68 (Fig. 10). The average pH value is 8.26.

#### 4. Discussion

Oncoids are frequent in geological sequences dating from the Precambrian onwards and can provide important microfacies data (Flügel, 2004). This study focuses on features normally not fully considered for oncoid growth such as telescoping patterns of cyanobacterial growth and related microfabrics, importance of other organisms, role of nutrient supply, and in-situ growth mechanisms.

Oncoids grow in-situ because there are no mechanical perturbances by overturning in the river Alz, with the possible exception of rare overturning by fishes, birds, or tourists. The in-situ growth results in polar, i.e. upwards-facing areas of higher carbonate production, and constantly riverbed-facing surfaces with reduced carbonate production (Fig. 2B). Concentric in-situ growth is interpreted as an adaptation of the biofilm growth (see below) to slightly unstable substrates, such as pebbly surfaces, which are gently but continuously rocked by water currents. Such interpretation is corroborated by the existence of Jurassic tidal channel oncolites composed of excentric, polar oncoids which develop a fitting fabric during later growth stages and then coalesce to form purely upwards-growing stromatolites as an expression of full stabilisation (Leinfelder, 1994). The excentricity of the concentric carbonate layers of the Alz oncoids is a result of differences in illumination on upper and lower oncoid surfaces. Carbonate layers situated on the top side are thicker than the respective layers on the underside, because lower illumination results in a thinner calcifying biofilm matrix on the bottom sides (Fig. 2B). Hence, Alz oncoids are a good modern example for the relevance of subpolar oncoid growth as an indicator for in-situ growth. Such criteria have been used by Leinfelder and Hartkopf-Fröder (1990) and Leinfelder (1994) for identifying in-situ growth of ancient oncoids. However, it should be noted that Leinfelder and Hartkopf (1988) and Hartkopf-Fröder et al. (1989) have shown that in-

situ growth of oncoids may even result in fully concentric oncoids with similar thicknesses around the oncoid nuclei, provided that the substrate is coarse enough and the stream is shallow enough to diffusely reflected sufficient light on the bottom side of oncoids allowing full cyanobacterial growth even there.

Some Alz oncoids may have been flipped over by fish or birds feeding on the biofilm, or tourists. This must be assumed for the few oncoids, which display a change in polar cortical growth. Flipping appears to be more frequent in smaller, more spherical oncoids, whereas the strongly elliptical shape of larger specimens provides better stabilisation, and a lower risk of being tumbled over.

The interior part of oncoids is subject to various physicochemical conditions and biological processes leading to calcium carbonate precipitation (Sommer, 1998; Castanier et al., 1999; Kile et al., 2000). Apart from the physical and chemical carbonate precipitation conditions, precipitation is triggered, or partially controlled by, metabolic activities of organisms. This can be in a direct manner via matrix-mediated biomineralisation, or through subsequent organo-mineralisation (chemical changes leading to precipitation in consequence of diagenetic alteration of organic matter) (Sommer, 1998; Castanier et al., 1999; Neuweiler et al., 2000; Reitner et al., 2000; Arp et al., 2001, 2003). The combination of physical and chemical factors is also responsible for the hitherto largely unknown control of growth, proliferation, diversity, composition, and abundance of certain species (Begon et al., 1998; Stolz, 2000), which in turn exert a biological control on microenvironments, eventually leading to carbonate precipitation or dissolution (Hammes and Verstraete, 2002).

An EPS-biofilm is heterogeneous (Wingender et al., 1999), comprised of numerous microenvironments, and is commonly involved in the formation of mineral precipitates (Krumbein et al., 1977; Stolz, 2000; Reitner et al., 2000). The soft gelatinous and heterogeneous biofilm that covers the Alz oncoids from the river Alz (Figs. 2C and 6A) is colonised by a wide range of organisms. Microorganisms and their extracellular polymeric substances (EPS) are bound to the solid surface (oncoid nucleus) where they form a gelatinous substrate. This creates microenvironments wherein calcium carbonate precipitation takes place and consecutive carbonate layers are deposited (Marshall, 1984, 1992; Neu, 1994; Stolz, 2000). As in other microbial carbonates, development of the laminated carbonate structure of the Alz oncoids is thus also clearly mediated by EPS-biofilm development.

#### 4.1. Organism inventory

Cyanobacteria dominate the biofilms in the Alz oncoids. Most abundant are *Schizothrix calcicola*, *Calothrix gypsophila*, *Rivularia haematites*, *Phormidium incurstatum*, *Pleurocapsa minor*, *Aphanothece saxicola*, and *Hyella* sp. (Fig. 6B–G). Rott (1991) additionally identified *Chamaesiphon polymorphus*, several species of *Homoeothrix*, *Phormidium autumnale*, *Microcystis anodontae* and *Schizothrix fasciculata* on the surfaces of Alz oncoids.

Pentecost and Riding (1986) state, that species belonging to *Rivularia*, *Phormidium*, *Schizothrix*, *Homoeothrix* and *Scytonema* are commonly affected by freshwater calcification and are therefore able to produce oncoids.

Although there is a notable participation of other photoautotrophs in the Alz oncoids, cyanobacteria are by far the most and important producer for oncoidal EPS (Fig. 6A). The sheath-dominated type of EPS from the Alz oncoids shows that the cyanobacteria are capable of successfully producing large amounts of biomass as a result of efficient photosynthesis (Bhaya et al., 2000). Among other factors e.g. the disposal of cyanobacterial toxins, the mere coping with encrustation and grazing preferences of the metazoans, two physiological features may explain the abundance of cyanobacteria on oncoids. Firstly, cyanobacteria can take advantage of the hydrogen carbonate-rich, carbon dioxide-poor environment that occurs in the river Alz because they are equipped with an active DIC pump that enables to accumulate inorganic carbon at a higher concentration than in the aquatic medium outside the cyanobacterial cell (Karagouni et al., 1990; Kaplan et al., 1991, 1994). Secondly, it seems that a carboanhydrase-like enzyme exists in the cell wall that utilises both hydrogen carbonate ( $\text{HCO}_3^-$ ) and carbon dioxide (Miller and Colman, 1980; Badger et al., 1985; Espie et al., 1989; Merz, 1992). These physiological features provide cyanobacteria with a competitive advantage over other photoautotrophic organisms, which can only utilise carbon dioxide as their carbon source. We interpret this stimulation of higher cyanobacterial biomass production over that of other photoautotrophs as crucial with regard to oncoid growth. However, not all cyanobacteria calcify (Merz, 1992). Cyanobacterial calcification is primarily associated with both the polysaccharide sheath and suitable environmental conditions (Pentecost and Riding, 1986). Different mechanisms lead to the calcification of the cyanobacterial sheath (Pentecost and Riding, 1986; Merz and Zankl, 1993; Merz-Preiß, 2000). Firstly, the cyanobacterial gelatinous sheath

forms a diffusion-limiting space in which a steep chemical gradient can build up (Borowitzka, 1989; Merz, 1992; Merz-Preiß, 2000). Secondly, polysaccharides in the sheath possess their highest  $\text{Ca}^{2+}$ -binding capacity at pH 8 (which is the prevailing pH in the river Alz) (Decho, 1990).  $\text{CO}_3^{2-}$  can then become chemically bonded to polysaccharide-fixed  $\text{Ca}^{2+}$ . However, we have also found other, to date unstudied, cyanobacteria in the oncoid biofilm that do not possess sheaths. So far, their role in oncoid formation remains unsolved.

Carbonate precipitation by filamentous cyanobacteria forms characteristic patterns (Figs. 3 and 4C, D), as has been previously documented from *Phormidium*-oncoids by Leinfelder and Hartkopf (1988) and Rott (1991). The calcification pattern of *Schizothrix calcicola* (Fig. 3E, F), *Calothrix gypsophila* (Figs. 3A, B and 4B, D) and *Rivularia haematites* (Figs. 3C, D and 4A, C) are distributed over the entire cross section. Different microfibrils of Jurassic freshwater oncoids have also been attributed to distinct cyanobacterial associations (Leinfelder, 1985). However, there are also calcification areas where no connection to filamentous cyanobacterial activity can be concluded (Fig. 3G, H). These areas may result from: (1) calcification of coccolidal cyanobacteria, possibly *Pleurocapsa minor* (Fig. 6G); (2) organo-mineralisation; (3) disarranged and reaccumulated carbonate crystals or particles as effects of water currents, grazing or bioturbation.

An interesting feature is that the dominant cyanobacterial taxa in the Alz oncoids grow in a multi-storied order. We identified a distinct vertical biological stratification that comprises the soft outer biofilm and a calcified biofilm (up to 8 mm depth) underlying the soft biofilm (Fig. 11). The dominant calcifying cyanobacteria in the soft biofilm layer are *Phormidium incurstatum*, *Schizothrix calcicola*, *Pleurocapsa minor*, *Aphanothece saxicola* and *Rivularia haematites*. *Hyella* sp. settles endolithically in high densities at the interface between the soft and the calcified biofilm. *Hyella* is deemed to be a bioeroder. This is a clear indication that constructing and retrenching processes take place simultaneously.

The dominant species underneath the *Hyella*-layer, and down to a depth of 8 mm, are *Calothrix gypsophila* and *Schizothrix calcicola*. In this position, *C. gypsophila* is very abundant and can easily be identified in cross sections as dark green filaments (Fig. 4B). Observations under low magnification show that the actively growing layer does not occur below 8 mm from the outer calcified surface. Winsborough and Golubic (1987) found Mexican freshwater stromatolites covered by actively growing layers of microorganisms down to an

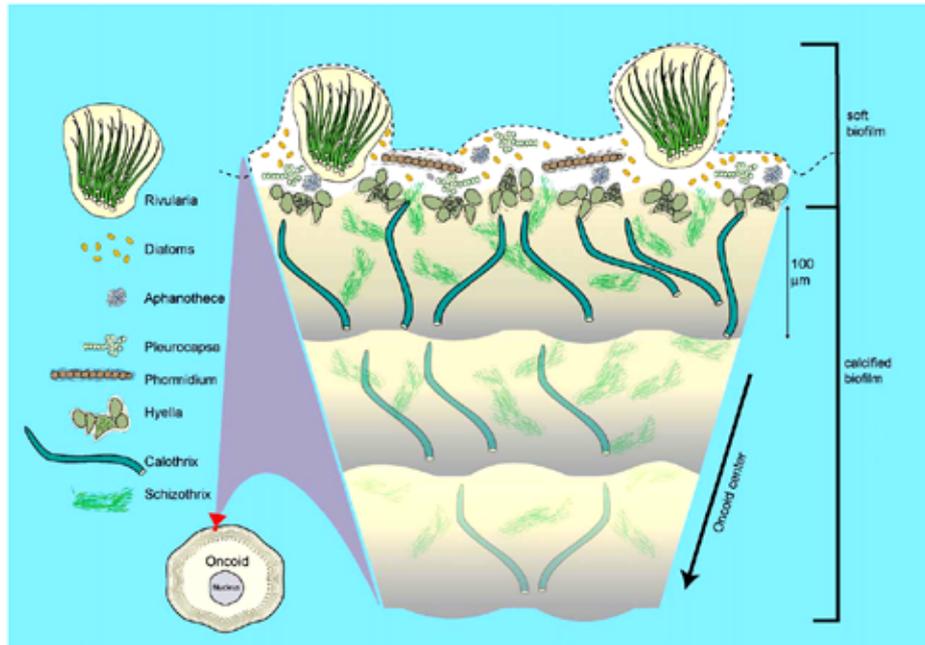


Fig. 11. Stratification of living cyanobacteria in multi-storey order of the active oncoidal growing zone. The soft biofilm is colonised by *Pleurocapsa minor*, *Schizothrix calcicola*, *Rivularia haematites*, *Phormidium incrustatum* and *Aphanotheca saxicola*. *Hyella* sp. settles at the interface between the soft and the calcified biofilm. *S. calcicola* and *Calothrix gypsophila* live in deeper zones, down to a depth of 8 mm.

average depth of 10 mm. Apparently, the residence range of actively growing layers in freshwater oncoids and stromatolites lies within a millimetre scale, whereas the older calcified layers beneath the active layer mostly reach thickness of a few centimetres. Therefore, dynamic and complex precipitation processes of the biotic community and their upward or even occasional downward shift produce and shape the calcareous oncoid cortices. Alternating layers of different calcification patterns have been documented in fossil freshwater oncoids and have been considered to be a result of different cyanobacterial communities representing subtle temporal changes in the parameters of ambient waters (e.g. Leinfelder, 1985). However, the vertical layering that characterises the Alz oncoids demonstrates that different cyanobacterial colonies live concurrently at different depths within and on top of the oncoids, demonstrating the existence of vertical, coeval, multi-storey microniches within the oncoid. Woodruff et al. (1999) evaluated the effects of a photosynthetically active biofilm on chemical fluxes at the sediment–water

interface using microelectrodes. They found that biofilm development had a large influence on the vertical concentration gradients of solutes in the underlying sediment. Apart from other environmental conditions (e.g. wavelength of light,  $O_2$  gradient, competition), this vertical concentration gradient could also, at least in part, be responsible for a vertical stratification settling-pattern in Alz oncoids. In this way, the vertical stratification may result from an adaptation process to a habitat that is densely populated by different cyanobacteria species, each of them striving for optimal ecological conditions and settling in a particular microniche within the oncoid. These microniches could lead to the vertically stratified habitat in the upper few millimetres of the oncoid cortices (Fig. 11).

The following concatenation of events might proceed during oncoidal growth: (1) settling of an EPS-producing community around a nucleus, (2) calcification of the gelatinous EPS sheath during the life of the cyanobacteria (Fig. 4A), (3) escape of some cyanobacteria and release of reproduction units (hormogonia) in

favour to a new living surface, (4) settlement of other cyanobacterial types beneath the new outer surface (Fig. 3E), and (5) modification of the biofilm into a multi-storied-structure, and (6) enhancement of the calcification process. However, further studies are necessary to better differentiate microniche development and resulting telescoping of microniche organisms during oncoid growth. Tightening and further solidification of calcification might occur during later organo-mineralisation. The dominance of distinct radial carbonate structures (Fig. 3A–F) and the maintained porosity in carbonates beyond the actively growing layer (Fig. 4C, D) demonstrate that early, direct calcification of filamentous cyanobacteria has probably been more important than late organo-mineralisation.

On the Alz oncoid cyanobacterial community lives a diverse assemblage of benthic diatoms. Winsborough (2000) stated that benthic diatoms on microbial freshwater carbonates live in the same ecological niche and with the same functional behaviour as cyanobacteria, which is a gross generalisation given the fact that Alz oncoid cyanobacteria are separated into different microniches. Nevertheless, sediment-binding capacity and the production of EPS are prominent common features among benthic diatoms and many cyanobacteria.

Diatoms often occur as epiphytes on the cyanobacterial sheaths of the Alz oncoids, and are very abundant and diverse, although they show indistinct dominance patterns. Pentecost (1990) observed similarly abundant accumulations of diatoms on other freshwater microbialites. Diatomaceous EPS production may also lead to calcification and thus to oncoid growth. Winsborough and Golubie (1987) found an accumulation of calcium carbonate particles in a matrix of diatoms and their EPS within diatomaceous laminae of freshwater stromatolites. However, we did not find indications for diatomaceous calcification in Alz-oncoids. As a result, the oncoid diatoms are regarded as physiological contributors and not a structural component of the oncoid biotic community.

However, both microbial and diatomaceous EPS may trap considerable amounts of sediment particles from the water column (Vos et al., 1988; Characklis and Marshall, 1990; Winsborough, 2000; Decho, 2000), which may contribute to the growth of successive oncoid layers. A moderate input of allochthonous particles is demonstrated by the occurrence of dolomite, detrital quartz and other subordinate mineral components in the cortices of Alz oncoids (Fig. 5).

Dolomite and detrital quartz eroded from limestone and sandstones originating in the adjacent Alpine range

and its foreland are transported as particles by rivers from the Alps and are largely deposited in Lake Chiemsee as sediments. A small fraction is transported further into the river Alz where it may be trapped by the outer EPS matrix of the oncoids.

#### 4.2. Effects of high N/P ratio

With a nitrogen-to-phosphorus ratio (N/P) of more than 115, the river Alz is a strictly phosphorus-limited aquatic system. Inorganic phosphate can be a limiting factor in many natural aquatic environments (Healy, 1982; Hecky and Kilham, 1988). Hoagland et al. (1993) already assumed that a high N/P ratio has a stimulating effect on EPS synthesis. This implies that calcification processes on oncoids formed by thick EPS-biofilms owing to photoautotrophic and possibly heterotrophic microbes is dependent on a suitable nutrient situation supporting such a system. When essential nutrients, such as phosphorus or nitrogen, are absent even for only short periods, biomass production of photoautotrophs is significantly reduced or temporarily shut down. If the situation continues for longer periods, photoautotrophs eventually perish and growth of the oncoid stops. For a short period, heterotrophic bacteria alone could maintain the calcification processes in the oncoids (Drew, 1914; Krumbein et al., 1977; Chafetz and Buczynski, 1992; Knorre and Krumbein, 2000; Hammes and Verstraete, 2002), but only as long as primary products remain available and the EPS matrix is not used up or reprocessed. However, a phosphorus limitation does not inevitably mean that there is no supply at all, but that the nutrient supply could be used up, if a nutrient system with rapid turnover rates prevails. Furthermore, cyanobacteria possess several strategies to compensate for phosphorus depletion (Grossmann et al., 1994; Bhaya, 1996).

Sekar et al. (2002) reported that the matrix water within biofilms exhibits a nutrient concentration that is qualitatively (particularly in terms of N/P ratio) different from that of the ambient water. They observed an N/P ratio in the light-grown biofilm that was lower than in the water, as a result of phosphate accumulation. However, the reason for this phosphate accumulation is not yet understood. Leadbeater and Callow (1992) suggest a co-precipitation of phosphate together with calcium in the biofilm. In contrast, we argue for a partial nutrient management in a highly sophisticated in-situ nutrient recycling system managed by the oncoid food web (see below). Recycling processes release inorganic substances from the food web into the biofilm, including phosphorus. The fact that so many higher organisms live

on and in the Alz oncoids is interpreted as those animals (and their excrements) and heterotrophic bacteria (their degradation products) play a pivotal role in recycling, or importing, and providing phosphorus for the oncoid system. The recycled phosphorus and other inorganic substances are embedded in the EPS matrix, and thus available for photoautotrophs.

Phosphate-limitation appears to represent the key factor responsible for the cyanobacteria-based community of the Alz oncoids. Multicellular algae and vascular plants are sparse in the river Alz, which is a direct expression of the phosphate-depleted water environment, since there is no sufficient phosphorus to support growth of macrophytes (Robertson, 1997). Such macrophyte vegetation would be inimical to oncoid formation by rubbing on and shadowing oncoids, and in particular by overgrowing the entire riverbed. Occasional fish browsing has been observed on Alz oncoids but fishes seem to target animals living in the oncoidal biofilms. We therefore interpret the extremely reduced phosphorus availability as essential for the establishment of the microbial oncoid systems, and hypothesise that oncoids would rapidly perish and subsequently become overgrown by algae or vascular water plants as soon as phosphorus levels increase. In addition, orthophosphates exhibit a crystal-poisoning effect on calcium carbonate, and high concentrations of phosphate reduce calcification or even dissolve precipitated carbonates (Simkiss, 1964). Golubic (1973) and Kann (1985) described the cessation of oncoid growth owing to pollution that killed the calcifying cyanobacteria. Increased nitrogen concentration does not have a similarly disrupting effect on the calcification process in cyanobacteria and algae (Delgado and Lapointe, 1994) but would indirectly also favour growth of higher algae and vascular plants over cyanobacteria, given sufficient phosphate availability. We therefore conclude that the crucial role of impoverished phosphate availability in Alz waters for oncoid growth is not potential crystal poisoning by increasing phosphate but rather an expected displacement of the microbial community by multicellular algae and vascular plants, which would occur at a much lower phosphate concentration than that required for crystal poisoning.

#### 4.3. Food web

The biocoenosis displayed by the Alz oncoids consists of various groups of organisms, all of which are in a food web relationship with each other. The first level of the food web is occupied by oncoidal

photoautotrophs: cyanobacteria, diatoms and other unstudied microalgae using inorganic substances to accumulate biomass.

*Bithynia tentaculata* (Fig. 7E), larvae of Elminthidae (Fig. 7C) (*Elmis* sp., *Limnius* sp., *Oulimnius* sp.) and a few species of *Leuctra* (larval stage) feed by grazing. Chironomid larvae are typical suspension feeders that feed on bacteria and diatoms. Delettre (2000) observed that terrestrial chironomids also feed on lichens, a mutualistic association in which cyanobacteria commonly occur. It appears likely that the chironomids that inhabit the Alz oncoids may also use cyanobacteria as food. Trichoptera, represented by *Oecetis* sp. (Fig. 7B), *Ceraclea* sp., *Micrasema minimum*, *Micrasema setiferum*, *Lepidostoma hirtum* (Fig. 7D), *Lepidoceridae* gen. sp., *Psychomyia pusilla* (Fig. 7A), *Cheumatopsyche lepida*, and *Setodes argentipunctillus*, represent predators, algal and microbial grazers, shredders, scavengers, and filter-collectors. Active filter feeders are Rotatoria, whereas *Dreissena polymorpha* and *Sphaerium corneum* are passive filter feeders. Filter feeders are important for the accumulation of additional phosphoric compounds from the water column. The consumer preferences of *C. lepida* (Hydropsychidae) are small invertebrates that are caught within a net built by their larvae. Moreover, detritus is collected and fixed in these nets. Secondary production was estimated for Plecoptera (Benke et al., 2001). Oncoids are intensely inhabited (Fig. 12) by *Dugesia gonocephala* (Fig. 7G), which is a predator (Beier et al., 2004). *Plectrocnemia conspersa* is also a predator that uses a sophisticated trapping strategy in the form of a trapping web (Schönborn, 1992). Oncoid-settling invertebrates mentioned above and listed in Table 1 only represent a small portion of the Alz settling invertebrates as a whole (Burmeister, 1985). Metazoan abundance and diversity increases with increasing oncoid size (Fig. 8), leading to a more complex food web and recycling processes.

Destructors and reducers are ubiquitous, occur in all natural systems and therefore their occurrence can be expected in oncoidal biofilms. In general, the EPS matrix of oncoid biofilms offers a suitable culture substrate for heterotrophic bacteria. Kühl et al. (2003) found that bacterial density tends to correlate with cyanobacterial density, and they observed bacteria colonising the outer and inner surfaces of cyanobacterial sheaths.

These organisms degrade Particulate Organic Matter (POM), such as dead organisms, and Dissolved Organic Matter (DOM) that is embedded in the EPS matrix, into inorganic compounds, which are the starting substances for primary producers. Each organism of the oncoid

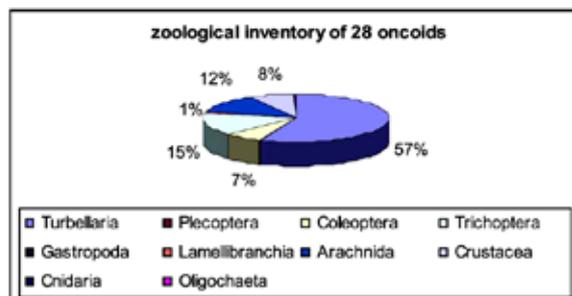


Fig. 12. Zoological inventory based on counts of animals specimens from 28 Alz oncoids. More than half of the animal specimens belong to the Turbellaria, represented by *Dugesia gonocapitata*.

provides nourishment to other organisms that live on or in the oncoids, and thus functions as a part of a complex food and recycling web. All this takes place inside the

diffusion-limiting biofilm matrix, which keeps the recycling products in situ. As an input process, the sticky property of EPS enables capture of allochthonous

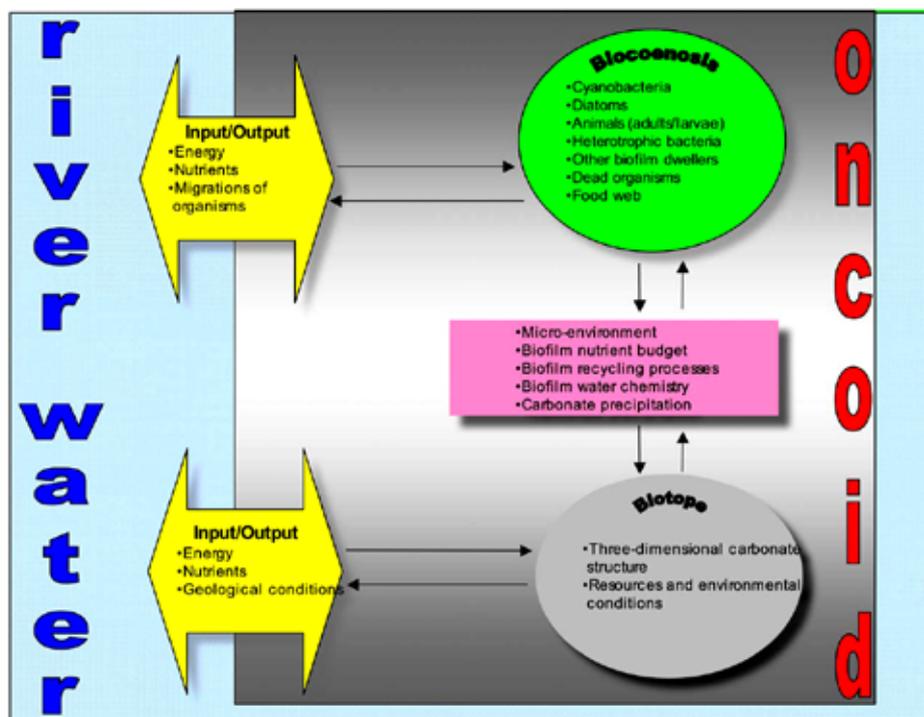


Fig. 13. Simplified ecosystem model of an Alz-oncoid, indicating the complex ecological relations (arrows) between biocoenosis and biotope of the oncoid (grey box) and river water (wavy lines).

organic material (Characklis and Marshall, 1990; Decho, 2000). The recycling products, together with additional resources imported from the outside of the biofilm into the food web, cover the nutrient requirements of the oncoïd inhabitants. In this way even phosphorus, the critical limiting factor in the Alz system is within reach for the benthic oncoïdal community. The stacked micritic layers, which are the cumulative result of activity of the biofilm biocoenosis, create a biotope for organisms that settle in deeper regions of the oncoïds. Alz oncoïds are therefore systems that consist of complex interactions formed by biofilm organisms and their inorganic aquatic environment. Stolz et al. (1989) and Stolz (2000) stated that, with regard to microbial mats and biofilms, 'In many cases, these complex communities may fulfil the definition of an ecosystem, in that all necessary trophic levels (e.g. primary producers, consumer, and decomposers) are present.' We concur with these authors because oncoïds possess a three-dimensional biotope formed by, and populated with, a biocoenosis that supplies a food web containing all relevant trophic levels (Fig. 13). Hence, Alz oncoïds fulfil the definition of an ecosystem as advanced by Ellenberg (1973), Odum (1975) and Nybakken (1982).

## 5. Conclusion

Freshwater oncoïds from the river Alz, southern Bavaria, add to a few other examples of in-situ growth of free-living microbially dominated systems, which is in contrast with the common view of oncoïds as being regularly overturned by water energy. Alz oncoïds exhibit concentric calcite laminae typical of all known oncoïds, but show a slight increase in layer thickness on their upper sides. The actively growing zone, in which the photoautotrophs are arranged in a vertical stratification pattern, involves the upper 13 mm of the oncoïd cortex, which is subdivided into a soft biofilm (5 mm) and a calcified biofilm (8 mm). The biofilm, formed by and populated with a multitrophic cyanobacteria–diatom–metazoan–community, is the key feature with respect to the oncoïd formation and growth. Severe phosphate limitation with an N/P-ratio > 115 through the entire year inhibits growth of multicellular algae and higher plants that, under higher phosphate concentrations, would replace the cyanobacteria-dominated oncoïd-constructive community. Cyanobacteria are capable of dealing with phosphorus limitation, but phosphorus is necessary for the establishment of a benthic oncoïd community. Recycling products are released by complex food web fluxes and additional

resources from the outside are trapped and imported by the sticky property of the biofilm, which maintains the nutrient requirement of the oncoïd inhabitants. Alz oncoïds represent a close alliance of a biotope and a biocoenosis, in which complex interactions of populations between each other and with their environment take place. As a consequence, Alz oncoïds should be regarded as represent tiny but nevertheless relatively complex ecosystems.

## Acknowledgements

We thank the 'Department of Water Management Traunstein' for kindly providing water chemistry data. Thanks also go to Albert Gilg for XRD analysis, Lisa Böck, Marianne Falk and Cathleen Helbig for laboratory work, and Georg Janßen for photographic work. An early version of the manuscript benefited from the comments of Robert Riding, Cardiff, and Joachim Reitner, Göttingen, which is gratefully acknowledged. We also acknowledge the helpful comments of Gregory Webb, Brisbane, and an anonymous reviewer. Many thanks also to Alison Davies, Munich, for improving the English of this manuscript.

## References

- Arp, G., Reimer, A., Reitner, J., 2001. Photosynthesis-induced biofilm calcification and calcium concentrations in Phanerozoic Oceans. *Science* 292, 1701–1704.
- Arp, G., Reimer, A., Reitner, J., 2003. Microbialite formation in seawater of increased alkalinity, Satonda Crater Lake, Indonesia. *Journal of Sedimentary Research* 73, 105–127.
- Badger, M.R., Bassett, M., Commins, H.N., 1985. A model of HCO<sub>3</sub> accumulation and photosynthesis in cyanobacterium *Synechococcus* sp. *Plant Physiology* 77 (2), 465–471.
- Bathurst, R.G.C., 1975. Carbonate sediments and their diagenesis. Elsevier Science Publications & Co, New York. 658 pp.
- Begon, A.E., Harper, J.L., Townsend, C.R., 1990. Ökologie. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin.
- Beier, S., Bolley, M., Traunspurger, W., 2004. Predator–prey interactions between *Dugesia gonocephala* and free-living nematodes. *Freshwater Biology* 49, 77–86.
- Benke, A.C., Wallace, J.B., Harrison, J.W., Koebe, J.W., 2001. Food web quantification using secondary production analysis: pre-calcareous invertebrates of the snag habitat in a subtropical river. *Freshwater Biology* 46 (3), 329–346.
- Bhaya, D., 1996. Molecular responses of cyanobacteria to macronutrient limitation. *Journal of Scientific and Industrial Research* 55, 630–637.
- Bhaya, D., Schwarz, R., Grossman, A.R., 2000. Molecular responses to environmental stress. In: Whitten, B.A., Potts, M. (Eds.), *The Ecology of Cyanobacteria*. Kluwer Academic Publishers, pp. 397–442.
- Borowitzka, M.A., 1989. Carbonate calcification in algae—initiation and control. In: Mann, S., Webb, J., Williams, R.J.P. (Eds.), *Biomining*. VCH Verlag, pp. 63–94.

- Bourrelly, P., 1970. Les Algues d'eau douce: Initiation à la Systematique, Tome III: Les Algues bleues et rouges. Editions N. Boubée & Cie 3, Place Saint-André-des-Arts, Paris.
- Burmeister, E.-G., 1985. Bestandsaufnahme wasserbewohnender Tiere der oberen Alz (Chiemgau, Oberbayern)-1982 und 1983 mit einem Beitrag (III.) zur Köcherfliegenfauna Oberbayerns (Insecta, Trichoptera). Forschungen und Berichte zu Naturschutz und Landschaftspflege 9, 4–28.
- Castanier, S., Le Métayer-Level, G., Perthuisot, J.P., 1999. Carbonates precipitation and limestone genesis—the microbiologist point of view. *Sedimentary Geology* 126, 9–23.
- Chafetz, H.S., Buczyński, C., 1992. Bacterially induced lithification of microbial mats. *Palaios* 7, 277–293.
- Characklis, W.G., Marshall, K.C., 1990. *Biofilms*. Wiley Interscience, New York.
- Decha, A.W., 1990. Microbial exopolymer secretions in ocean environments: their role(s) in food webs and marine processes. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review* 28, 73–153.
- Decho, A.W., 2000. Exopolymer microdomains as a structuring agent for heterogeneity within microbial biofilms. In: Riding, R.E., Awramik, S.M. (Eds.), *Microbial Sediments*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, pp. 9–15.
- Deletre, Y.R., 2000. Larvae of terrestrial Chironomidae (Diptera) colonize the vegetation layer during the rainy season. *Pedobiologia* 44, 622–626.
- Delgado, O., Lapointe, B.E., 1994. Nutrient-limited productivity of calcareous versus fleshy macroalgae in an eutrophic, carbonate-rich tropical marine environment. *Coral Reefs* 13, 151–159.
- Desikachary, T.V., 1959. *Cyanophyta*. Academic Press, New York and London, Indian Council of Agricultural Research, New Delhi.
- Drew, G.H., 1914. On the precipitation of calcium carbonate in the sea by marine bacteria. *Carnegie Publication* 182, 7–45.
- Ellenberg, H., 1973. *Ökosystemforschung*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- Espie, G.S., Miller, A.G., Canvin, D.T., 1989. Selective and reversible inhibition of active CO<sub>2</sub> transport by hydrogen sulfide in a Cyanobacterium. *Plant Physiology* 91, 387–394.
- Flügel, E., 1978. *Mikrofaunale Untersuchungsmethoden von Kalken*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- Flügel, E., 2004. *Microfacies of Carbonate Rocks. Analysis, Interpretation and Application*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- Geitler, L., Pascher, A., 1925. *Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz*. Heft, vol. 12. Verlag von Gustav Fischer.
- Golubic, S., 1973. The relationship of blue-green algae and carbonate deposits. In: Carr, N.G., Whitton, B.A. (Eds.), *The Biology of Blue-Green Algae*. Blackwell, Oxford, pp. 434–472.
- Golubic, S., Fischer, A.G., 1975. Ecology of calcareous nodules forming in Little Conestoga Creek near Lancaster, Pennsylvania. *Verhandlungen-Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 19, 2315–2323.
- Grossmann, A.R., Bhaya, D., Collier, J.L., 1994. Specific and general responses of cyanobacteria to macronutrient deprivation. In: Torriani-Gorini, A., Yagil, E., Silver, S. (Eds.), *Phosphate in Microorganisms*. ASM Press, Washington, pp. 112–118.
- Hammes, F., Verstraete, W., 2002. Key role of pH and calcium metabolism in microbial carbonate precipitation. *ReViews Environmental Science & BioTechnology* 1, 3–7.
- Hartkopf-Fröder, C., Hiss, M., Leinfelder, R.R., 1989. Holozäne Süßwasserkalke im Alme- und Albetal südlich von Büren (Kreis Paderborn Nordrhein-Westfalen). *Mürstische Forschungen zur Geologie und Paläontologie* 69, 261–289.
- Hoaly, F.P., 1982. Phosphate. In: Carr, N.G., Whitton, B.A. (Eds.), *The Biology of Cyanobacteria*. Botanical Monographs, vol. 19. University of California Press, pp. 105–124.
- Hecky, R.E., Kilham, P., 1988. Nutrient limitation in phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidences on the effects of enrichment. *Limnology and Oceanography* 33, 796–822.
- Hoagland, K.D., Rosowski, J.R., Gretz, M.R., Roemer, S.C., 1993. Diatom extracellular polymeric substances: function, fine structure, chemistry and physiology. *Journal of Phycology* 29, 537–566.
- Kann, E., 1985. Benthische Cyanophyten-Gemeinschaften in Bächen und Seen. *Archives of Hydrobiology* 71, 307–310 (Suppl.).
- Kaplan, A., Schwarz, R., Lieman-Hurwitz, J., Reinhold, L., 1991. Physiological, molecular aspects of the inorganic carbon concentrating mechanism in cyanobacteria. *Plant Physiology* 97, 851–855.
- Kaplan, A., Schwarz, R., Lieman-Hurwitz, J., Ronan-Tarazi, M., Reinhold, L., 1994. Physiological and molecular studies on the response of cyanobacteria to changes in the ambient inorganic carbon concentration. In: Bryant, D.A. (Ed.), *The Molecular Biology of Cyanobacteria*. Kluwer, Dordrecht, pp. 469–485.
- Karagouni, A.D., Bloyce, S.A., Carr, N.G., 1990. The presence and absence of inorganic carbon concentrating systems in unicellular cyanobacteria. *Federation of European Microbiological Societies Microbiology Letters* 68, 137–142.
- Kile, D.E., Eberl, D.D., Hoch, A.R., Reddy, M.M., 2000. An assessment of calcite crystal growth mechanisms based on crystal size distributions. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 64, 2937–2950.
- Knorre, H.von, Krambein, W.E., 2000. Bacterial calcification. In: Riding, R.E., Awramik, S.M. (Eds.), *Microbial Sediments*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, pp. 24–31.
- Krambein, W.E., Cohen, Y., Shilo, M., 1977. Solar Lake (Sinai): 4. Stromatolitic cyanobacterial mats. *Limnology and Oceanography* 22, 635–656.
- Kühl, M., Fenchel, T., Kazmierczak, J., 2003. Growth, structure and calcification potential of an artificial cyanobacterial mat. In: Krambein, W.E., Patterson, D.M., Zavarzin, G.A. (Eds.), *Fossil and Recent Biofilms. A Natural History of Life on Earth*, pp. 77–102.
- Leadbetter, B.S.C., Callow, M.E., 1992. Formation, composition and physiology of algal biofilms. In: Melo, L.F., Bott, T.R., Fletcher, M., Capeceville, B. (Eds.), *Biofilms—Science and Technology*. Kluwer, Dordrecht, pp. 102–149.
- Leinfelder, R.R., 1985. Cyanophyte calcification morphotypes and depositional environments (Alenquer Oncolite Upper Kimmeridgian ? Portugal). *Facies* 12, 253–274.
- Leinfelder, R.R., 1994. Karbonatplattformen und Korallenriffe innerhalb silurischer Sedimentationsbereiche (Oberjura, Lusitanisches Becken, Portugal). *Profil* 6, 1–207.
- Leinfelder, R.R., Hartkopf, C., 1988. In-situ-Wachstum rezenter und teritärer Süßwasserokolite aus dem Münsterland und dem Mainzer Becken. *Bochumer Geologische und Geotechnische Arbeiten* 29, 113–116.
- Leinfelder, R.R., Hartkopf-Fröder, C., 1990. In-situ accretion mechanism of concavo-convex lacustrine oncoids ("swallow nests") from the Oligocene of the Mainz Basin Rhineland, FRG. *Sedimentology* 37, 287–301.
- Logan, B.W., Rezak, R., Ginsburg, R.N., 1964. Classification and environmental significance of algal stromatolites. *Journal of Geology* 72, 68–83.

- Marshall, K.C., 1984. Microbial adhesion and aggregation. Report of the Dabben Workshop 1984, January 15–20. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- Marshall, K.C., 1992. Biofilms: an overview of bacterial adhesion, activity, and control at surfaces. *American Society of Microbiology News* 58, 202–207.
- Merz, M.U.E., 1992. The biology of carbonate precipitation by cyanobacteria. *Facies* 26, 81–102.
- Merz, M.U.E., Zankl, H., 1993. The influence of the sheath on carbonate precipitation by cyanobacteria. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana. Special Volume 1*, 325–331.
- Merz-Pfeil, M., 2000. Calcification in cyanobacteria. In: Riding, R.E., Awramik, S.M. (Eds.), *Microbial Sediments*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, pp. 50–56.
- Miller, A.G., Colman, B., 1980. Evidence for HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> transport by the blue-green alga (cyanobacterium) *Coccochloris pentocostis*. *Plant Physiology* 65 (2), 397–402.
- Monty, C.L.V., 1981. Spongiostromate vs. Petrostromate stromatolites and oncoidites. In: Monty, C.L.V. (Ed.), *Phanerozoic Stromatolites*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, pp. 1–4.
- Neu, T.R., 1999. Biofilms and microbial mats. In: Krumbein, W.E., Paterson, D.M., Stal, L.J. (Eds.), *Bio-stabilization of Sediments*. Bibliotheks und Informationssystem der Carl von Ossietzky Universität, Oldenburg, pp. 9–15.
- Neuweiler, F., Rutsch, M., Geipel, G., Reimer, A., Heise, K.-H., 2000. Soluble hemic substances from in situ precipitated microcrystalline calcium carbonate, internal sediment, and spar cement in a Cretaceous carbonate mud-mound. *Geology* 28, 851–854.
- Nybakken, J.W., 1982. *Marine Biology: An Ecological Approach*. Harper and Row, New York.
- Odam, E.P., 1975. *Ecology*. Rinehart and Wilson, New York.
- Pentecost, A., 1990. The algal flora of travertine: an overview. In: Hemmon, J.S., Hubbard, D.A. (Eds.), *Travertine-Marl: Stream Deposits in Virginia*. Commonwealth of Virginia Dept. of Mines, Minerals and Energy, Division of Mineral Resources, Charlottesville, VA, pp. 117–127.
- Pentecost, A., Riding, R., 1986. Calcification in cyanobacteria. In: Leadbeater, B.S.C., Riding, R. (Eds.), *Bio-mineralization in Lower Plants and Animals. The Systematic Association, Spec.*, vol. 30. Clarendon Press Oxford, pp. 73–90.
- Pentecost, A., Whitton, B.A., 2000. Limestones. In: Whitton, B.A., Potts, M. (Eds.), *The Ecology of Cyanobacteria. Their Diversity in Time and Space*. Kluwer Academic Press, pp. 257–279.
- Pia, J., 1933. Die rezenten Kalksteine. *Zeitschrift für Kristallographie, Mineralogie und Petrographie, Abt. B., Ergänzungsband 1*, 1–420.
- Reitner, J., Thiel, V., Zankl, H., Michaelis, W., Wirheide, G., Gautret, P., 2000. Organic and biogeochemical patterns in cryptic microbialites. In: Riding, R., Awramik, S.M. (Eds.), *Microbial Sediments*. Springer Verlag, Heidelberg, pp. 149–160.
- Richter, D.K., Sedat, R., 1983. Brackish-water oncoids composed of blue-green and red algae from a Pleistocene Terrace Near Corinth, Greece. In: Peryt, T.M. (Ed.), *Coated Grains*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, pp. 299–307.
- Riding, R., 1983. Cyanoliths (Cyanoids). Oncoids formed by calcified cyanophytes. In: Peryt, T.M. (Ed.), *Coated Grains*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, pp. 276–283.
- Robertson, A., 1997. *Limiting nutrient workshop 1997*. Lwrnc Occasional Paper 799. Panther Publishing & Printing, Canberra, pp. 1–17.
- Rott, E., 1991. Oncoids from the summer-warm River Alz (Bavaria)—morphology and dominant cyanophytes. *Algeological Studies* 64, 469–482.
- Schäfer, A., Stapf, K.R.G., 1978. Permian Saar-Nahe Basin and recent Lake Constance (Germany). Two environments of lacustrine algal carbonates. In: Matter, A., Tucker, M.E. (Eds.), *Modern and Ancient Lake Sediments. Special Publication of the International Association of Sedimentologists, vol. 2*, pp. 83–107.
- Schüttnorn, W., 1992. *Fließgewässerbiologie*. Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart.
- Sekar, R., Nair, K.V.K., Rao, V.N.R., Venugopalan, V.P., 2002. Nutrient dynamics and successional changes in a lentic freshwater biofilm. *Freshwater Biology* 47 (10), 1893–1907.
- Simkiss, K., 1964. Phosphates as crystal poisons for calcification. *Biology Reviews* 39, 487–505.
- Sommer, U., 1998. *Biologische Meereskunde*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Stolz, J.F., 2000. Structure of microbial mats and biofilms. In: Riding, R.E., Awramik, S.M. (Eds.), *Microbial Sediments*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, pp. 1–8.
- Stolz, J.F., Botkin, D.B., Dastoor, M.N., 1989. The integral biosphere. In: Rambler, M.B., Margulis, L., Fester, R. (Eds.), *Global Ecology: Towards the Science of the Biosphere*. Academic Press, San Diego, pp. 31–50.
- Tucker, M.E., Wright, V.P., 1990. *Carbonate Sedimentology*. Blackwell Science Publications, Oxford.
- Vos, P.C., de Boer, P.L., Misdorp, R., 1988. Sediment stabilization by benthic diatoms in intertidal sandy shoals. In: de Boer, van Gelder, A., Nio, S.D. (Eds.), *Tide-Influenced Sedimentary Environments and Facies*. Reidel, Dordrecht, pp. 511–526.
- Wingender, J., Neu, T.R., Flemming, H.-C., 1999. What are bacterial extracellular polymeric substances? In: Wingender, J., Neu, T.R., Flemming, H.-C. (Eds.), *Microbial Extracellular Polymeric Substances*. Springer, Berlin, pp. 1–15.
- Winsborough, B.M., 2000. Diatoms and benthic microbial carbonates. In: Riding, R.E., Awramik, S.M. (Eds.), *Microbial Sediments*. Springer Verlag, Berlin, pp. 76–83.
- Winsborough, B.M., Golubic, S., 1987. The role of diatoms in stromatolite growth: two examples from modern freshwater settings. *Journal of Phycology* 23, 195–201.
- Wright, V.P., 1983. Morphogenesis of oncoids in the Lower Carboniferous Llanelly Formation of South Wales. In: Peryt, T.M. (Ed.), *Coated Grains*. Springer Verlag, Berlin, pp. 424–434.
- Woodruff, S.L., House, W.A., Callow, M.E., Leadbeater, B.S.C., 1999. The effects of biofilms on chemical processes in surficial sediments. *Freshwater Biology* 41 (1), 73–89.

## Lebenslauf

<b>Name</b>	<b>Daniela Hägele</b> geb. Weiss
Adresse	St-Jakob Str. 11 82319 Starnberg-Landstetten Telefon:08157-999543 Email: <a href="mailto:d.haegele@lrz.uni-muenchen.de">d.haegele@lrz.uni-muenchen.de</a>
Geburtsdatum	12. Februar 1972
Familienstand	verheiratet
Staatsangehörigkeit	deutsch
SS 2005 bis SS 2007	zum Promotionsstudium immatrikuliert an der Ludwig-Maximilians Universität München (gefördert mit einem Promotionsstipendium aus dem Programm zur Förderung der Chancengleichheit für Frauen in Forschung und Lehre der LMU München)
WS 04/05	Vorbereitung zum Promotionsstudium: Prüfung des Themas auf Durchführbarkeit, Prüfung der vorhandenen Methoden
Oktober 1998 – September 2004	<b>Studium mit Abschluss</b> Biologie-Diplom 12 Fachsemester Hauptfach: „Biologische Meereskunde“ 1. Nebenfach: „Geologie/Paläontologie“ 2. Nebenfach: „Botanik“ Universitäten: WS 01/02 – SS 04 Christian-Albrechts-Universität Kiel WS 00/01 – SS 01 Ludwig-Maximilians Universität München WS 98/99 – SS 00 Universität Hohenheim
Oktober 1994 – Juli 1998	<b>Hochschulreife</b> Abendgymnasium Stuttgart

September 1994 – Februar 1999

**Berufstätigkeit**

Krankenschwester

April 1998 – Februar 1999 Diakonie-  
Station Stuttgart-Degerloch

Januar 1997 – März 1998 Marienhospital  
Stuttgart

September 1994 – Dezember 1996

Bürgerhospital Stuttgart

Oktober 1991 – August 1994

**Berufsausbildung mit Abschluss**

Krankenschwester im Bürgerhospital  
Stuttgart

August 1990 – August 1991

**Berufstätigkeit**

Hilfsschwester im Krankenpflegeheim  
Wittstock

September 1988 – Juli 1990

**Berufsausbildung mit Abschluss**

Wirtschaftskaufmann bei Fa. Sengebusch  
Wittstock

September 1978 – August 1988

**Schulbildung**

10jähriger Schulbesuch an der POS Karl-  
Liebknecht in Wittstock

**Sprachkenntnisse**

Englisch: gut

Italienisch: Grundkenntnisse

**Sonstige Interessen**

Ausdauersport, Reisen, Antike Kunst und  
Geschichte, Naturwissenschaften, Musik

**Praktika, Exkursionen**

2001 Kolumbien

2002 Estland

2002 Forschungsschiff-Expedition an die  
Westküste der USA mit FS Sonne (5 Wo-  
chen)

2003 Forschungsschiff-Expedition nach  
Grönland mit FS Meteor (5 Wochen)

zwischen 2001 und 2004 mehrere  
14tägige Forschungsschiff-Expeditionen  
in Ost- und Nordsee mit FS Alkor und FS  
Litorina