

Carbonatolyse und Biokonservierung als Mechanismen der Verkarstung und Speläogenese

Carbonatolysis and Bioconservation as Mechanisms of Karstification and Speleogenesis

BENJAMIN MENNE¹⁾

Inhalt

	Seite
1. Verkarstungsmodelle – Stand der Wissenschaft und neue Ansätze.....	68
1.1. Modelle der „abiotischen“ Kalklösung.....	68
1.1.1. Erosionsmodell.....	68
1.1.2. Normalkorrosionsmodell.....	68
1.1.3. Mischungskorrosionsmodell.....	69
1.1.4. Kinetisches Korrosionsmodell.....	69
1.1.5. Sonderformen.....	70
1.1.6. Zusammenfassende Betrachtung der abiotischen Verkarstungs- faktoren.....	70
1.2. Biogene Faktoren der Verkarstung.....	70
1.2.1. Biogene Faktoren im Epikarst (exogene Faktoren).....	70
1.2.2. Endogene Faktoren.....	71
1.2.3. Kluft- und Spaltenfüllungen.....	71
1.3. Carbonatolyse und Biokonservierung – eine neue Hypothese.....	72
2. Erkenntnisse zum Vorkommen von Mikroorganismen im Karst.....	72
2.1. Stand der Wissenschaft.....	72
2.2. Mikrobiologische Nachweismethoden.....	75
2.2.1. Direkte Beobachtungsverfahren.....	75
2.2.2. Kultivierungsverfahren.....	75
2.2.3. Indirekte Untersuchungsmethoden.....	76
2.3. Subterrane Biocoenosen.....	76
2.4. Mikrobiologische Haupthabitate – ein neues Modell.....	83
3. Konzept der Carbonatolyse.....	83
3.1. Karst als Festbettreaktor.....	83
3.2. Hydraulische Kurzschlüsse.....	86
3.3. Grenzflächenphänomene.....	86
4. Biologische Mechanismen der Verkarstung.....	89
4.1. Einfluß auf das CO ₂ -H ₂ O-HCO ₃ -System.....	89
4.2. Diffusionsvorgänge.....	90

¹⁾ Dipl. Biol. B. MENNE, Büro für Ingenieurbiologie, Umweltanalytik und Speläologie, Hartfeldstraße 32, D-75417 Mühlacker, Deutschland.

4.3. Krustenbildung	90
4.4. Wechselwirkungen mit Metazoen (Stygofauna).....	91
5. Diskussion und Ausblick.....	91
5.1. Neuer Ansatz der Karstforschung	91
5.2. Bedeutung für die Praxis	92
Zusammenfassung.....	94
Literatur.....	94
Summary.....	98
Dank.....	99

1. Verkarstungsmodelle – Stand der Wissenschaft und neue Ansätze

1.1. Modelle der „abiotischen“ Kalklösung

1.1.1. Erosionsmodell

Die physikalischen Mechanismen des Gesteinsabtrages sind Basis dieses Speläogenesemodells. Die „Höhlenflußtheorie“ wurde von F. KATZER (1909) und H. BOCK (1913) populär gemacht. Aufbauend auf Untersuchungen im Dinarischen Karst kam es zu einer Verallgemeinerung der lokalen Beobachtungen. Das Vorhandensein eines Karstgrundwassers (A. GRUND, 1903) wurde verneint.

Historisch gesehen ist das Modell das erste, welches die mehr spekulativen und teilweise amüsanten Erklärungsversuche vergangener Jahrhunderte überwand (siehe M. LAUMANN, 1991).

In modernen Vorstellungen wird dem Erosionsmodell bei freiem Fließen, z. B. in Canyonsystemen, durchaus eine gewisse höhlenbildende Rolle zugeschrieben.

1.1.2. Normalkorrosionsmodell

Unter Normalkorrosion wird der chemische Gesteinsabtrag verstanden, welcher bei einem gegebenen $p\text{CO}_2$ und einer bestimmten Temperatur möglich ist. Der Kohlendioxidgehalt und die Temperatur limitieren das lösliche Quantum Kalk pro Volumeneinheit Wasser.

G. KYRLE (1923) beschrieb die Prozesse der Erosion und der Korrosion als primäre Wirkungsmechanismen der Verkarstung. Problematisch am Normalkorrosionsmodell ist die Erklärung der Höhlenbildung tief im Gebirgskörper. Die Gleichgewichtseinstellung ist bekanntermaßen überwiegend in den obersten Metern der Gesteinspassage abgeschlossen.

Tektonisch begründete Überlegungen zeigten Auswege auf. So wies O. LEHMANN (1932) als Ergebnis von bleibender Bedeutung auf die Zusammenhänge der Verkarstung mit dem Kluftsystem des Karbonatgesteins hin. Die Bedeutung der Kluftsysteme wurde auch in jüngerer Zeit hervorgehoben (H. J. BAYER, 1983, F. JASKOLLA & P. VOLK, 1986, H. HASEKE-KNAPCZYK, 1989).

Bemerkenswert sind strukturgeologische Arbeiten am Dachstein-Nordrand. Die Bearbeiter zeigten, daß Piezometerniveaus nicht die alleinige Erklärung für die Entwicklung der ausgedehnten Riesenhöhlensysteme im Dachstein sein werden. Die wesentliche Erweiterung kleiner tektonischer Hohlräume zu scheinbar phreatisch ge-

prägen Gängen infolge adhäsiv ablaufender Wasserschichten – mithin also durch Normalkorrosion – wird als auch rechnerisch absolut plausible Genesetheorie vorgestellt (P. HENNE, 1994, P. HENNE et al., 1994, D. FORD & P. WILLIAMS, 1989). Ins Detail gehende Kartierungen in Höhlen offenbaren tektonische, morphologische und mineralogische Aspekte, mit deren Hilfe Urhohlräume oder Protocaves erkennbar werden könnten (H. HASEKE-KNAPCZYK, 1989).

Somit ergibt sich eine differenzierte Betrachtung des Normalkorrosionsmodells, wenn die Gefügemerkmale des Gesteins und ihre Wirkung auf die zeitlichen und räumlichen Verteilungsprozesse des durchsickernden Wassers mitberücksichtigt werden.

1.1.3. Mischungskorrosionsmodell

Mit der Wiederentdeckung des Phänomens der Mischungskorrosion gelang es A. BÖGLI (1963) und dem weniger beachteten L. ERNST (1964), ein Modell zu präsentieren, welches auf direktem Weg die Höhlenbildung erklären konnte. Dieser Begriff wurde zum Schlagwort der Speläologie. Auch einige spätere Autoren verfolgten im wesentlichen dieses Konzept (J. ZÖTL, 1974, H. BINDER, 1993), andere weisen jedoch deutlich auf weitere Wege hin (W. DREYBRODT, 1988). Der Mechanismus der Mischungskorrosion erklärt modellhaft, warum kalkgesättigtes Wasser durch „Mischung“ mit anderen kalkgesättigten Wässern noch kalkaggressiv werden kann. Die Bedeutung dieses Effektes, verursacht durch einen nichtlinearen Zusammenhang zwischen Kohlendioxidpartialdruck und lösbarer Kalkmenge, gilt als unumstritten (K. H. PFEFFER, 1992, H. BINDER, 1984).

Eine theoretische Konsequenz aus dem Modell war die Verlagerung der Höhlenbildung ins phreatische Niveau des Karstes. Die experimentellen Arbeiten zum Thema Normalkorrosion und Mischungskorrosion fanden überwiegend an künstlich hergestelltem Calciumcarbonat statt (U. SVENSSON & W. DREYBRODT, 1992).

1.1.4. Kinetisches Korrosionsmodell

Genaue Studien zur Lösung natürlichen Kalksteins zeigten, daß der Korrosionsprozeß nicht im gesamten Konzentrationsspektrum linear verläuft. Es konnte festgestellt werden, daß ab bestimmten Sättigungswerten eine deutliche Verlangsamung der Kalklösung stattfindet. Dies wird unter anderem durch Fremdionen im Gestein verursacht (siehe U. SVENSSON & W. DREYBRODT, 1992).

Diese Beobachtungen machten ein kinetisches Verkarstungsmodell möglich. Prozesse der „schnellen“ Kinetik spielen sich in der Initialphase nur in den obersten Metern des Gesteins ab. Während des Restes der Gesteinspassage kommt es zur „langsamen“ Kinetik. Die Aufweitung der Gesteinsfugen zu Höhlengängen erfolgt in diesem Modell durch das konsequente „Vorwärtswandern“ der schnellen Kinetik in den Karstkörper hinein.

Besonders bemerkenswert an den Modellrechnungen sind die Szenarien, welche die Höhlenentstehung im engeren Sinne (also die Entwicklung der primären Klüfte zu von Menschen potentiell befahrbaren Hohlräumen) unter Umständen als geologische „Episode“ erscheinen lassen (W. DREYBRODT & J. SIEMERS, 1997). Der Begriff „Höhlenentstehung“ oder auch Speläogenese muß im Sinne des geodynamischen Prozesses als anthropozentrisch betrachtet werden und ist daher in der Gesamtbetrachtung vorsichtig zu verwenden. Als Definitionsmaß gilt bekanntlich die potentielle Befahrbarkeit durch den Menschen.

Die kinetischen Modelle erweitern den Aspekt der Normalkorrosion.

1.1.5. Sonderformen

Von spezieller Bedeutung sind Modelle wie die der Konvektionskorrosion oder der Kondenswasserkorrosion (S. KEMPE et al., 1975, S. KEMPE, 1996). Der Motor der Konvektionskorrosion wird in Dichtegradienten der Lösungen und den daraus resultierenden Konvektionsströmungen gesehen.

1.1.6. Zusammenfassende Betrachtung der abiotischen Verkarstungsfaktoren

Alle abiotischen Verkarstungsmodelle erklären den Gesteinsabtrag durch das Einwirken von physikalischen und/oder chemischen Prozessen auf das Interface Karstwasser/Gestein. Eine Schlüsselrolle spielt das Kohlendioxidgleichgewicht im freien Wasser. Der Motor der Verkarstung wird in externen Faktoren (hydraulischer Gradient, Tektonik, CO₂ aus der Luft- und Bodenpassage) gesehen. Je nach Modell werden kinetische Effekte oder Massenwirkungseffekte in den Vordergrund gestellt.

Kohlendioxidquellen innerhalb des Karstsystems werden nicht postuliert.

1.2. Biogene Faktoren der Verkarstung

Als solche sind alle Einflüsse auf den Verkarstungsprozeß zu nennen, die in der Lage sind, Gesteinsauflösung zu verlangsamen oder zu beschleunigen und welche gleichzeitig mittelbar oder unmittelbar auf biologische Vorgänge zurückgehen. Somit sind biologische Faktoren von Interesse, die

- Einfluß auf das Gleichgewicht des CO₂-H₂O-HCO₃-Systems nehmen,
- CO₂-Produktion zur Folge haben oder
- das Interface Karstwasser/Gestein beeinflussen, sowie
- säurebildende Vorgänge.

Sind die verursachenden Organismen im Gesteinskörper angesiedelt, also subterran lebend, kann von endogenen Verkarstungsfaktoren gesprochen werden; handelt es sich um Prozesse, die in oberirdisch lebenden Organismen ablaufen, so ist von exogenen Faktoren zu sprechen.

1.2.1. Biogene Faktoren im Epikarst (exogene Faktoren)

Grundlage der meisten abiotischen Modelle ist die Anreicherung des Infiltrates mit biogenem CO₂. Dieser Vorgang ist der bekannteste exogene Faktor einer biologisch induzierten Beeinflussung. Geographische Lage des Karstgebietes, Höhenstufe, Bewirtschaftung, Klima, Jahreszeit und Bodenbildung sind unmittelbar an der Produktivität des Bodens beteiligt.

Während der Bodenpassage kommt das einsickernde Niederschlagswasser mit den Mikrobiocoenosen des Bodens in direkten Kontakt. Neben dem Gasaustausch kommt es zu Transportvorgängen. Das versickernde Wasser nimmt sowohl partikuläre abiotische Substanzen als auch biologisch aktive Partikel in Form von Kolloiden mit in die Tiefe.

Es besteht ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen der subterranean Sukzession und dem Ausmaß der Verkarstung (B. MENNE & G. RÜCKERT, 1988). Die oberirdischen Biocoenosen bestimmen, was in den Karstkörper hinein transportiert werden kann. Bekanntestes Beispiel von Transportprozessen ist die sogenannte Keimfracht der Quellen.

Biologisch verursachte Verkarstung wurde in oberirdischen Biotopen nachgewiesen (H. TORUNSKI, 1979, J. SCHNEIDER & H. TORUNSKI, 1983). Die biologisch bedingte Kalksteinlösung ist im Grunde ein altbekanntes Phänomen (E. BORNET & C. FLAHAULT, 1889, G. NADSON, 1902, E. BACHMANN, 1915, F. MORTON & H. GAMS, 1925).

1.2.2. Endogene Faktoren

Die endogenen biologischen Verkarstungsfaktoren lassen sich leichter erkennen, wenn man vor Augen behält, daß der Prozeß Teil des Kohlenstoffkreislaufes ist. Der Stoffumsatz findet zwischen der Atmosphäre, dem Karstwasser, dem Gestein und den subterranean Biocoenosen statt.

In der Literatur wird eine CO_2 -Produktion durch die Oxidation organischen Materials als denkbarer biogener Faktor betrachtet (H. TRIMMEL, 1968, A. BÖGLI, 1963, P. CHAPMAN, 1993). A. BÖGLI (1978) verwarf später diesen Ansatz aufgrund von Modellrechnungen an Höhlenlehmen. Die oxidierbaren C-Gehalte derselben waren zu gering, um eine erwähnenswerte Rolle spielen zu können.

Die Suche nach quantitativ bedeutsamen C-Quellen im Substratum lenkt jedoch von den eigentlichen endogenen Faktoren ab. Für die Frage nach biogenen Verkarstungsfaktoren ist es wesentlich interessanter zu untersuchen, wie im Karst lebende Mikrobiocoenosen die Gleichgewichtslage des $\text{H}_2\text{O}-\text{CO}_2-\text{HCO}_3$ -Systems räumlich und zeitlich beeinflussen. Dabei gilt es unter anderem festzuhalten, daß alle heterotrophen biologischen Reaktionen mit einer CO_2 -Produktion verbunden sind. Die C-Quelle kann dabei sowohl exogen als auch endogen sein. Ferner ist zu beachten, daß eine Beeinflussung der Korrosion auch durch Cofaktoren wie zusätzlich gelöste oder biogen freigesetzte Ionen erfolgt.

Die räumliche Anordnung der subterranean Biocoenosen bestimmt, wo biogen beeinflusste Verkarstungsprozesse stattfinden können und wo nicht. Alle Lebensvorgänge, die auf den Gesteinsoberflächen selbst ablaufen, wirken direkt auf das Interface Wasser/Gestein und somit auf die Verkarstung. Dabei gilt es zu beachten, daß sowohl die räumliche Anordnung der Mikrobiocoenosen als auch deren Aktivität zeitlichen Veränderungen unterliegt.

Viele biologische Vorgänge sind mit der Bildung intermediärer Stoffwechselprodukte, insbesondere der Bildung organischer sowie anorganischer Säuren, verbunden. Als Beispiel mag die Bildung von Essigsäure oder Schwefelsäure genannt werden.

In technischen Prozessen sind mikrobiologische Faktoren als wichtiger Bestandteil des Materialabtrags erkannt worden. Hier wurden Begriffe wie „Biodeterioration“ oder „mikrobiell induzierte Verwitterung“ geprägt, womit der Abbau von Gestein oder Werkstoffen durch Exkrete von Mikroorganismen gemeint ist. Im englischen Sprachraum hat sich das Kürzel MIC (Microbially Influenced Corrosion) durchgesetzt (H. BRILL, 1995, E. HERTZ et al., 1996, F. LEWIS & E. MAY, 1985).

1.2.3. Kluft- und Spaltenfüllungen

Dem Verkarstungsprozeß hinzuzurechnen sind Mineralneubildungen. Verschiedene Speleotheme sind mikrobiologischen Prozessen zuzuschreiben. Hierzu gehört die Mondmilch (M. GRADZINSKI et al., 1997, P. CHAPMAN, 1993). Dieser mikrobiologisch induzierte Prozeß wird durch einen pH-Shift ins Alkalische verursacht und stellt einen Eingriff in das $\text{CO}_2-\text{H}_2\text{O}-\text{HCO}_3$ -System dar.

Die mikrobiologische Zehrung in Karstwässern ist lange bekannt und findet Ausdruck in der Notwendigkeit, gesammelte Wasserproben schnellstmöglich zu analysieren

respektive zu konservieren. Die Nitrifikations- und Denitrifikationsprozesse in Karstaquiferen sind jüngst beschrieben worden (E. MÜLLER et al., 1997, E. MÜLLER & K. P. SEILER, 1996).

Weitere bekannte mikrobiologische Vorgänge im Karst sind die Ausfällung gewisser sulfidischer Erze (R. SEEMANN, 1982) und die Bildung von Mangan-/Eisenkrusten auf Höhlenwänden und in Klüften (siehe A. M. GOUNOT & J. DIRUGGIERO, 1991, M. GRADZINSKI et al., 1995, B. MENNE, 1996a).

1.3. Carbonatolyse und Biokonservierung – eine neue Hypothese

Für den Verkarstungsprozeß ist das Interface Wasser/Gestein von grundlegender Bedeutung. Die Hypothese der Carbonatolyse und Biokonservierung beschreibt die biogenen Umsetzungen an dieser Stelle. Beide neu einzuführenden Begriffe stellen terminologisch die jeweiligen Endglieder der geomikrobiologischen Prozesse im Karst, respektive an den inneren Oberflächen desselben, dar (B. MENNE, 1997c). In der Folge soll die These aus Verständnisgründen kurz vorgestellt werden, wonach wir zur Darstellung stützender Fakten kommen werden.

Die Hypothese baut auf Erkenntnissen der Bodenmikrobiologie und Geomikrobiologie auf. Die Hauptmasse der Bodenbakterien befindet sich nicht in den Zwicken der Bodenpartikel, sondern mehr oder weniger fest verhaftet auf den Partikeln selbst. Aus technischen Prozessen ist die Bildung ausgedehnter Biofilme auf Festkörperoberflächen bekannt. Biofilme auf den Kluftoberflächen des Karstsystems beeinflussen den Verkarstungsprozeß grundlegend. Insbesondere von Bedeutung ist der Einfluß auf die Trennfläche Wasser/Gestein. Diese liegt bei Biofilmbildung als solche nicht direkt vor, sondern wird durch ein Interface Biofilm/Karstwasser und ein zweites Biofilm/Gestein abgelöst. Biofilme sind, kurz gesagt, nichts anderes als dreidimensionale Mikrobiocoenosen, also Lebensgemeinschaften von Bakterien, Pilzen, Viren, Protozoen und ähnlichen Mikroorganismen auf festen Oberflächen (E. SCHINNER & R. SONNLEITNER, 1996).

Der Begriff Carbonatolyse bezeichnet einen gesteinsauflösenden Effekt der Mikrobiocoenosen auf ihre carbonatische Unterlage, ähnlich der MIC in der Materialforschung. Der gegensätzliche Terminus Biokonservierung macht deutlich, daß die Biocoenosen auch einen Hemmeffekt auf die Gesteinsauflösung haben können, ja sogar eine Mineralneubildung möglich ist. Die oben erwähnte Mondmilchbildung oder die mikrobiell induzierten Mn-/Fe-Krusten sind praktische Beispiele eines solchen Zustandes.

Carbonatolyse und Biokonservierung sind folglich als endogene Faktoren der Verkarstung zu betrachten. Die Hypothese ergibt sich aus der Existenz und räumlichen Verteilung sessiler mikrobieller Biocoenosen im Subterranum. Gleichzeitig definieren beide Begriffe die Extremfälle des mikrobiologischen Reaktionsspektrums im Karst.

2. Erkenntnisse zum Vorkommen von Mikroorganismen im Karst

2.1. Stand der Wissenschaft

Untersuchungen zum Vorkommen von Mikroorganismen im Karst sind nicht neu. Pilze in Bergwerken hat schon R. WETTSTEIN (1885) beschrieben. Wichtige Artikel finden sich bei E. DUDICH (1930, 1932), V. CAUMARTIN (1963) und A. M. GOUNOT (1970, 1973). Neuere Ergebnisse berichten I. D. SASOWSKY & M. V. PALMER (1994) sowie J. GIBERT (1994).

In subterranean Biocoenosen aller Grundwassertypen wurde eine Fülle von Mikroorganismen nachgewiesen. Es hat sich herausgestellt, daß die Diversität von Bakterienpopulationen im Grundwasser sehr hoch ist (P. HIRSCH et al., 1992). Auch innerhalb von Höhlen wurden bei der Untersuchung von Einzelstandorten hohe Artenzahlen nachgewiesen. Die Autoren K. J. RUSTERHOLTZ & L. M. MALLORY (1994) untersuchten zwei Proben aus der Mammoth-Cave (USA) und fanden dort an einem Höhlenstandort mehr als 100 verschiedene Bakterienstämme, von denen sie nur einen Teil endgültig determinieren konnten. Selbst Algen wurden in der aphotischen Zone gefunden (P. CHAPMAN, 1993). Obwohl die subterranean Biocoenosen in gewisser Weise eigenständig sind, müssen Vergleiche verschiedener Karstkörper die oberirdischen ökologischen Faktoren mit in Betracht ziehen (B. MENNE, 1997b).

Viele Untersuchungen bezüglich Bakterien und Karst beschäftigen sich mit der mikrobiologischen Qualität der Quellwässer. Auf die Vorgänge im Karstkörper wird indirekt Bezug genommen. Aus den Größenverhältnissen von Bakterienzellen und mittleren Kluftweiten wird geschlußfolgert, daß Bakterien im Karstwasser überwiegend als passive Driftkörper aufzufassen sind. Dies drückt sich verschiedentlich bei der Verwendung anorganischer Mikrosphären, Tracerkeimen und Tracerphagen zur Driftsimulation aus. Aus mikrobiologischer Sicht wird mit diesem Ansatz jedoch nicht die ganze Wahrheit offenbart. R. PAVUZA & H. TRAINDL (1985) schrieben: „... konnten jedoch keine Publikationen gefunden werden, die sich mit den mikrobiologischen Verhältnissen in Karstquellwässern im speziellen, ihrem Zusammenhang mit dem Speichergesteinstyp, ... sowie den wechselnden meteorologisch-hydrologischen Verhältnissen befassen.“ Mit ähnlichen Schwierigkeiten hat sich auch S. SCHMIDT (1996a) auseinandergesetzt.

F. BAUER (1984) beschreibt, daß in den Karst eingetragene Schadstoffe – inklusive pathogener Bakterien – sowohl sehr schnell als auch mit erheblicher, ja jahrzehntelanger Verzögerung aus den Quellen austreten können.

In der Studie von R. PAVUZA & H. TRAINDL (1985) wird festgestellt, daß Quellen aus dem tiefen Karst sehr geringe Keimzahlen und mäßige Schwankungen derselben aufweisen (10^1 – 10^2 KBE/ml). Quellen mit einem oberflächennahen Einzugsgebiet zeigten dagegen deutlich höhere Keimzahlen und auch stärkere Schwankungen (10^2 – 10^4 KBE/ml). Die Bedeutung der Klüftigkeit des Gesteins (Dimension, Abstand, Transmissivität) als mikrobiologisch wirksamer Parameter wird herausgestellt. Gleichfalls zeigen diese Autoren eine positive Korrelation zwischen Niederschlag und Keimzahl auf. Ferner wird die Bedeutung der Bodenbedeckung, unterschieden in Kalkkarst und Grünkarst, erkannt. Im Grünkarst sind höhere Keimzahlen zu erwarten. In neuesten Arbeiten scheinen sich diese Befunde grundsätzlich zu bestätigen (H. HASEKE et al., 1995, S. SCHMIDT, 1996a, 1996b). In diesen Studien wurde auch beobachtet, daß Bakterienkonzentration und Quellschüttung nicht immer korrelieren. Von Quelle zu Quelle wurden große qualitative und quantitative Unterschiede gefunden. Jahreszeit und Einzugsgebiet spielen eine eindeutige Rolle.

Entgegen der weitverbreiteten Ansicht, daß „die bakteriologische Filterwirkung im zum Teil verkarsteten Massenkalk bekanntermaßen sehr gering ist“ (M. SCHÖTTLER, 1995), sei hier noch eine Untersuchung in einem Kalksteinaquifer im S Englands erwähnt (K. M. BAXTER, 1985). Hier wurde mechanisch gereinigtes Rohabwasser zur Versickerung gebracht. Die Bodenzone wird als dünn beschrieben (1 m), der Kalksteinuntergrund ist schwach verkarstet, gut geklüftet und feinkörnig, bei einer Mächtigkeit von ca. 200 m (Transmissivität bis $4000 \text{ m}^2/\text{d}$). Der Karstwasserspiegel hat einen Flurabstand von etwa 12 m. Es wurden Sickergeschwindigkeiten von 1 m/h (vertikal)

gemessen. Trotz dieser Umstände wurde nachgewiesen, daß zwischen 77 % und 100 % der eingetragenen mikrobiologischen Verunreinigung bereits in der ungesättigten Zone, also in den oberen 12 m, eliminiert wurden. In einem horizontalen 300 m-Abstand von der Versickerung wurde eine konstante Verlustrate von 99,9 % aller Bakterien und 100 % aller Viren festgestellt.

Neben den Quellstudien finden sich in der Literatur Arbeiten zum Vorkommen von Mikroorganismen in Höhlen. Hier sind in vorderster Reihe die Untersuchungen von V. CAUMARTIN (1963) und A. M. GOUNOT (1973) zu nennen. Höhlenlehme, Wandflächen, Tropfwasser und auch die Höhlenluft wurden auf mikrobiologische Besiedlung untersucht.

Die Existenz von nitrifizierenden Bakterien in Karstsedimenten wird schon von F. MORTON & H. GAMS (1925) beschrieben. Die Mikroflora von Höhlen wird als eine selektive Auswahl oberirdischer Formen erkannt. Unterschiede zwischen den Eingangsbereichen und tiefen Höhlenteilen wurden nachgewiesen. Die Mikroorganismen werden als Nahrungsgrundlage der Metazoen angesehen (T. L. POULSON & W. B. WHITE, 1969).

Moderne Untersuchungen beschäftigen sich mit der Biosynthese unterschiedlichster Speleotheme im Karst. Geomikrobiologische Redoxsysteme werden untersucht. Die chemoautotrophe Energiegewinnung ist Thema anderer Arbeiten. Die mikrobiologischen Vorgänge werden auch im Zusammenhang mit der Speläogenese diskutiert (I. D. SASOWSKY & M. V. PALMER, 1994). Andere Arbeiten beschäftigen sich mit dem Vorkommen pathogener Bakterien in Höhlen (A. A. SEMIKOLENNYKH, 1997b). Ökologisch orientierte Arbeiten stützen sich häufig auf Keimzahlbestimmungen von Bakterien mit unterschiedlichen Stoffwechselleistungen. So untersuchen E. MANOLACHE et al. (1997) die Verteilung heterotropher, ammonifizierender, nitrifizierender, denitrifizierender, sulfatreduzierender und eisenreduzierender Bakterien in einigen rumänischen Höhlen.

Die Arbeiten von S. M. SARBU & T. C. KANE (1995) über ein spezielles Höhlensystem, dessen Nahrungsnetze auf chemoautotrophen Prozessen aufbauen, sorgten für internationales Interesse. Ökologische Untersuchungen mit Blick auf verschiedene Strategien der Populationsdynamik (r- und k-Strategie – die Begriffe beschreiben ökologische Strategien von Organismen; stark verkürzt beschrieben wird ein Organismus mit r-Strategie versuchen, sein Überleben vornehmlich durch die Produktion vieler Nachkommen – häufig auf Kosten der Lebenslänge des Individuums – zu sichern; ein k-Strategie bemüht sich um hohe Lebensalter und entsprechend geringe Reproduktionsraten) und die daraus resultierenden geochemischen Prozesse beschreibt A. A. SEMIKOLENNYKH (1997a) für einige Höhlen der früheren UdSSR. Von besonderer Bedeutung in diesen Untersuchungen ist die Beschreibung autochthoner Mikrobiocoenosen in Höhlen. Je isolierter eine Höhle und je mehr autotrophe Energiequellen zur Verfügung stehen, um so eigenständiger und unabhängiger ist die entwickelte Mikrobiocoenose.

Somit wurden Mikroorganismen sowohl im Karstwasser als auch in Karstsedimenten, an Höhlenwänden, in Speleothemen und in der Höhlenluft nachgewiesen. Geomikrobiologische Reaktionsmechanismen von der Carbonatfällung bis zur Carbonatlösung sind untersucht. Mikrobiocoenosen unterschiedlichster Struktur und Genese, verbunden mit oft hohen Artenzahlen wurden beobachtet.

Weitere wichtige Befunde für die Karstmikrobiologie ergeben sich aus allgemein mikrobiologischen Arbeiten. Hier sei auf eine Studie von K. P. FLINT (1987) hingewiesen. Sie zeigt, daß bei kalten Temperaturen und allgemein sauberem Wasser durchaus

mit monatelangem Überleben des Indikatorkeims *E.coli* im Biotop gerechnet werden kann (S. MCELDOWNEY & M. FLETCHER, 1988). U. SZEWZYK et al. (1994) berichten vom Wachstum des allgemein als Fäkalindikator angesehenen *E.coli* in Biofilmen von Wasserbakterien.

2.2. Mikrobiologische Nachweismethoden

2.2.1. Direkte Beobachtungsverfahren

Die direkte Beobachtung von Mikrobiocoenosen verlangt in der Regel ausgeklügelte mikroskopische Verfahren. Aussagen über die beobachteten Spezies oder deren physiologische Leistungsfähigkeit sind dabei nicht möglich. Es werden so hauptsächlich Hinweise zur räumlichen Struktur und Verteilung der bakteriellen Assoziate erworben.

Zu den direkten Verfahren zählen fluoreszenzmikroskopische Methoden, die eine direkte Auszählung der Zellen speziesübergreifend zum Ziel haben. Eine Differenzierung von anorganischen Partikeln wird so wesentlich erleichtert. Weitere Verfahren sind elektronenmikroskopische Methoden, welche hohen präparativen Aufwand erfordern, jedoch interessante räumlichen Aufschluß liefern.

Die klassische Lichtmikroskopie kann beim Nachweis von Biofilmen eine große Hilfe sein. Sowohl der direkte Nachweis solcher Filme ist möglich als auch – vermittels künstlich ausgelegter Bewuchsoberflächen – ein Studium ihrer Entwicklung.

Die direkten Beobachtungsverfahren liefern grundsätzlich keinen Hinweis auf die speziellen geochemischen Prozesse, welche von den beobachteten Organismen ausgehen.

2.2.2. Kultivierungsverfahren

Die Untersuchung von Mikrobiocoenosen ist in erster Linie dadurch behindert, daß – wie oben erläutert – eine direkte, determinierende Beobachtung der Zielobjekte nicht möglich ist. In der klassischen Mikrobiologie werden deshalb Proben unter sterilen Konditionen gesammelt und im Labor auf Nährmedien ausgebracht. Die Identifizierung der jeweiligen Spezies erfolgt in einem weiteren Schritt mittels biochemischer Kennzeichen. Veränderungen der Biocoenosen können durch Probenahmereihe beobachtet werden.

Im Karst ist die Probenahme einer der schwierigsten Verfahrensschritte. Unter Geländebedingungen oder in Höhlen definierte, reproduzierbare und sterile Probenahmen vorzunehmen, verlangt umfangreiche Kenntnisse der sterilen Arbeitstechniken, eine praktikierbare Umsetzung derselben ins Gelände und unabdingbar den Einbau und die Bestimmung von Nullproben in den Probenahmeplan.

Zu den häufigsten Verfahren zählt die Bestimmung der Keimzahlen (CFU = Colony Forming Units) von Sedimenten, Oberflächen oder dem Karstwasser. Diese Methode ist sehr nützlich, wenn man die Grenzen ihrer Aussagekraft deutlich vor Augen hat. Der Meßwert wird extrem vom verwendeten Nährmedium und gewählten Inkubationsparametern (Temperatur, pCO₂, Luftfeuchtigkeit, Zeit, etc.) beeinflusst. Bei einem Methodenvergleich stellte sich heraus, daß in einem bestimmten Grundwasser nur 2,8 % der mikroskopisch zählbaren Bakterien auch mittels Keimzahlbestimmung erfaßbar waren (G. RHEINHEIMER, 1991).

Bekannte Indikatorarten oder Organismengruppen wie *Coliforme Keime*, *E.coli*, *Staphylokokken*, *Enterokokken* usw. lassen sich mit Standardverfahren relativ sicher bestimmen. Dabei gilt es jedoch festzustellen, daß diese Arten aus humanpathogener

Sicht von Interesse sind und ihr Nachweis über die eigentlichen Mikrobiocoenosen des Karstes relativ wenig aussagt.

Geomikrobiologisch aussagekräftiger ist es, wenn Arten oder Artengruppen selektiv kultiviert werden, die im Boden oder im Wasser als primärem Lebensraum anzutreffen sind. *Eisenbakterien*, *Arthrobacter spec.* und *Myxobakterien* wurden in der Vergangenheit systematisch untersucht.

Die Untersuchung und Kultivierung von *Myxobakterien* hat den Vorteil, daß eine Determinierung auf die Art mit relativ einfachen Mitteln ohne biochemische Prozeduren möglich ist. Mittels semiselektiver Rohkultur werden die *Myxobakterien* zur Ausbildung arttypischer Fruchtkörper veranlaßt, welche im Binokular bei 20facher Vergrößerung leicht beobachtet werden können. Durch den Umstand, daß es weltweit mehr als 20 bekannte *Myxobakterienspezies* gibt und sieben davon bereits in subterranean Biotopen Mitteleuropas nachgewiesen werden konnten, lassen sich biocoenotische Dynamiken beobachten.

2.2.3. Indirekte Untersuchungsmethoden

Hierunter sind Verfahren zu verstehen, die nicht den Mikroorganismus selbst, sondern genetische, molekularbiologische oder biochemische Merkmale desselben nachweisen. Mit einigem Erfolg wurden hier Genmarker und enzymatische Verfahren eingesetzt (P. HOLUBAR & S. HEURITSCH, 1996, E. MANOLACHE et al., 1997). In oberirdischen Biotopen wurde mittels Gradienten-Ionen-Chromatographie die Anwesenheit organischer und anorganischer Anionen nachgewiesen (W. DANNECKER & K. SELKE, 1989). Weitere Verfahren beschäftigen sich mit dem ATP-Nachweis auf Oberflächen (B. MENNE, 1998). Insgesamt gesehen sind die indirekten Verfahren sicher als die Methoden der Zukunft zu betrachten. Hier ist ein Ausbau der Methodik bis hin zu Online-Systemen denkbar.

Gegenwärtig sind fundierte Erkenntnisse zur Karstmikrobiologie vorzugsweise durch eine Synopsis vielfältiger Methoden erreichbar.

2.3. Subterrane Biocoenosen

Der Karstgebirgskörper kann in die Bereiche Epikarst, vadose Zone (ungesättigte Zone) und phreatische Zone (gesättigte Zone) eingeteilt werden, wobei die hochphreatische Zone als Schwankungsbereich zwischen Nieder- und Hochwasserzuständen zusätzlich zu differenzieren ist. Die Lage der Dreiphasengrenze Wasser/Gestein/Luft ist ebenfalls von Interesse. Aus dieser Einteilung ergibt sich die Frage, ob solche Zonen mikrobiologisch unterscheidbar sind.

Für eine Untersuchung dieser Fragestellung bieten sich die Karstgebirge der Nördlichen Kalkalpen an. Mit einem Flurabstand des phreatischen Bereiches von oft über 1000 m und den zahlreichen bekannten Höhlensystemen steht eine ausgedehnte vadose Zone zur Beobachtung offen. Im Hagengebirge (Berchtesgadener Alpen) untersuchte der Verfasser innerhalb des Wildpalfensystems die Verteilung von *Myxobakterien*. Hierbei handelt es sich um typische saprophytische Bodenbakterien. Hierzu wurde schon berichtet (B. MENNE & G. RÜCKERT, 1988, B. MENNE, 1990, 1997b).

Im Wildpalfensystem können zwei horizontale Höhlenniveaus betrachtet werden (B. MENNE, 1996c). Beide liegen in der vadosen Zone des Karstes. Das oberste Niveau weist einen Flurabstand von bis zu 100 m auf. Das untere Niveau liegt zwischen 250 m

und 400 m unter der Geländeoberkante. Im Höhlensystem und auf der Oberfläche wurden ca. 45 Sedimente entnommen und in je 150 Einzelproben auf den Befall durch *Myxobakterien* untersucht. Es stellte sich heraus, daß die Anzahl der Proben, welche von *Myxobakterien* befallen sind, von der Oberfläche über das „Hohe Niveau“ zum „Tiefen Niveau“ hin kontinuierlich abnahm (Fig. 1). Entsprach dieser Befund noch den klassischen Vorstellungen, so war es sehr überraschend festzustellen, wie die Bakterien quantitativ verteilt sind (Fig. 2). Im „Hohen Niveau“, nicht an der Oberfläche, konnten die meisten *Myxobakterien* pro Gramm Sediment nachgewiesen werden. In Epikarstsedimenten waren je Probe ca. 15 % aller Einzelansätze von *Myxobakterien* befallen, im „Hohen Niveau“ dagegen etwa 28 %. Somit kommt es zu einer erhöhten Nachweisbarkeit von *Myxobakterien* in den obersten 100 m des Gebirgsstockes. Die Abnahme der Anzahl positiver Proben im oberen Niveau ist kein Hinweis auf grundsätzlich abnehmende Besiedelung, sondern Zeichen lateraler (horizontaler) Inhomogenitäten des Gesteinsverbandes und somit Ausdruck eines subterranean Differenzierungsprozesses. Auch die durchschnittlichen Artenzahlen nahmen im obersten Höhlenniveau im Vergleich zur Außenwelt leicht zu (Fig. 3).

Weitere Überraschungen ergaben sich, als die Daten auf Artebene differenziert wurden. Von den insgesamt fünf festgestellten *Myxobakterien*arten repräsentieren zwei (*Myxococcus fulvus* und *Corallocooccus coralloides*) über 95 % der Nachweise. Die Fig. 4 zeigt die vertikale Verteilung der beiden Hauptarten. *Corallocooccus coralloides* ist im Außenbereich die dominierende Art. Ihr Vorkommen nimmt mit der Tiefenlage deutlich ab. Genau umgekehrt ist es bei *M.fulvus*. Im Epikarst tritt diese Art deutlich gegenüber *C.coralloides* zurück. Im „Hohen Niveau“ ist eine signifikante Zunahme an Nachweisen von *M.fulvus* zu beobachten, und im „Tiefen Niveau“ erweist sich *M.fulvus* als die absolut dominierende Art (B. MENNE, 1990).

Unter Berücksichtigung lokaler Modifikationen wurden die obigen Befunde im Rahmen des Karstdynamikprojektes im Nationalpark Kalkalpen (Oberösterreich) bestätigt (B. MENNE, 1997a). Eine ausführliche methodologische Kritik der Untersuchungen findet sich bei B. MENNE (1997d).

Diese Tatsachen zeigen, daß es nicht zufriedenstellend ist, Bakterien einfach als einen Driftkörper im Karst zu betrachten. Während im angeführten Fall die Art *C.coralloides* mit zunehmender Tiefe kontinuierlich an Präsenz einbüßt, aber weder quantitativ ausgespült noch vollständig zurückgehalten wird, ist bei *M.fulvus* sogar eine Erhöhung der Präsenz zu diagnostizieren. Es kann festgestellt werden, daß die Tiefenlage (oder der Flurabstand) eine wesentliche Rolle für die Verteilung und das Vorkommen von Mikroorganismen im Karst spielt. Die Unterschiede sind fallweise bis auf Artniveau nachvollziehbar. Somit existieren vertikal differenzierte Mikrobiocenosen im Karst.

In einer Studie an Höhlensedimenten aus der Schwäbischen Alb (Deutschland) stellte sich heraus, daß eindeutige mikrobiologische Unterschiede zwischen Biotopen aus Höhlenbächen (phreatische und hochphreatische Zone) und Biotopen aus vadosen Bereichen zu erkennen sind. In den aquatisch geprägten Biotopen wurden höhere Befallsintensitäten und höhere Artenzahlen nachgewiesen. Die Artenspektren beider Biotoptypen waren nicht kongruent. So waren die Arten *Myxococcus virescens* und *Archangium gephyra* in 50–60 % aller aquatischen Einzelproben zu finden, jedoch nur in ca. 20 % der terrestrischen Proben. Das optimale Biotop war der Bereich der Wasserlinie (Spülsaum). Gründe dafür sind in der zusätzlichen, dritten Phasengrenze Luft/Wasser zu sehen (B. MENNE, 1992).

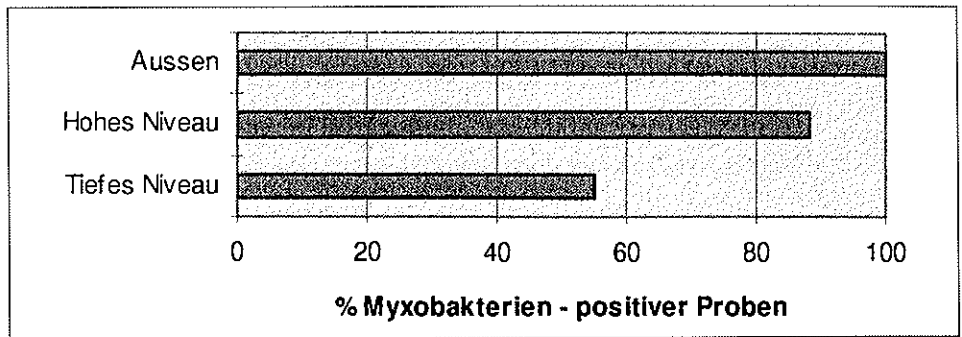


Fig. 1: Vertikale Verteilung Myxobakterien-positiver Proben im Wildpalfensystem (Hagengebirge, Nationalpark Berchtesgaden, Deutschland).
 Vertical Distribution of Myxobacteria positiv samples in Wildpalfen Karst system (Hagengebirge, Nationalpark Berchtesgaden, Germany).

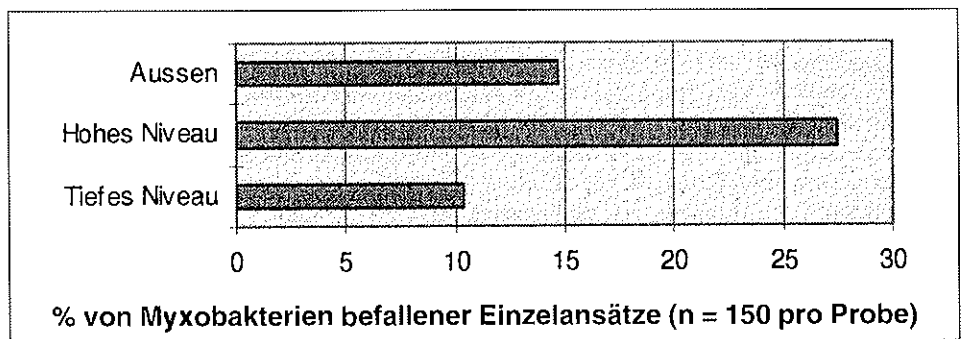


Fig. 2: Einfluß der Tiefenlage (Flurabstand) auf die Verteilung der Myxobakterien im Wildpalfensystem (Hagengebirge, Deutschland).
 Effect of depth on the distribution of Myxobacteria in Wildpalfen Karst system (Hagengebirge, Germany).

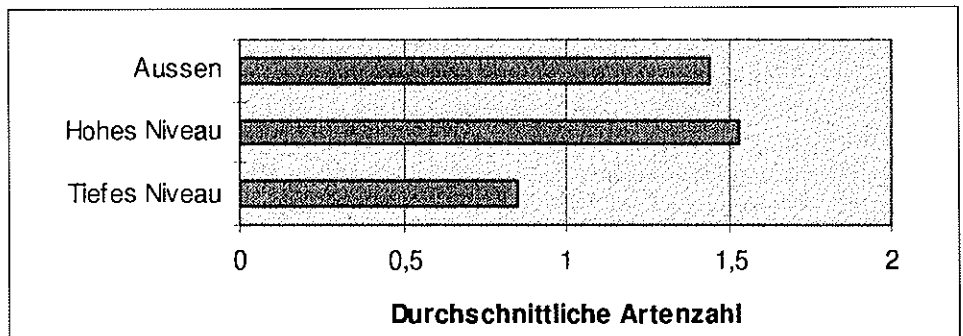


Fig. 3: Einfluß der Tiefenlage (Flurabstand) auf die durchschnittliche Artenzahl der Probengesamtheit im Wildpalfensystem (Hagengebirge, Deutschland).
 Effect of depth on the average number of species in Wildpalfen Karst system (Hagengebirge, Germany).

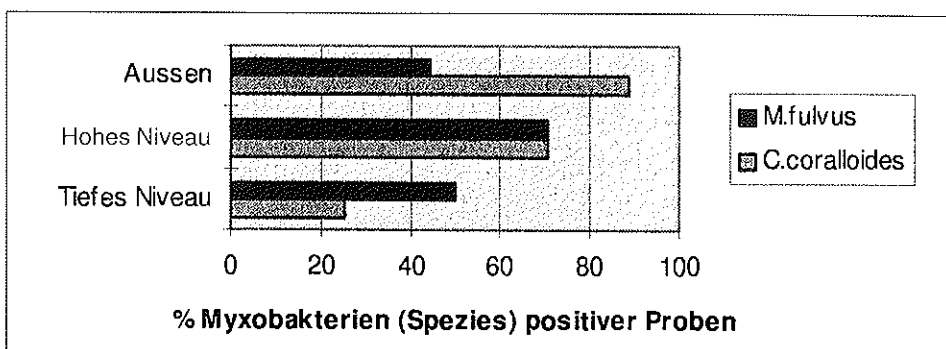


Fig. 4: Vertikale Verteilung der Speciesnachweise von *M. fulvus* und *C. coralloides* im Wildpalfensystem (Hagengebirge, Deutschland).
Vertical distribution of the species *M. fulvus* and *C. coralloides* in Wildpalfen Karst system (Hagengebirge, Germany).

Letzterer Befund ist deutlicher Hinweis auf das Vorhandensein von kleinräumig differenzierten Habitaten. Entgegen früherer Vorstellungen ist man sich heutzutage sicher, daß Bakterien nicht irgendwie zufällig verteilt in Böden und sonstigen Habitaten vorkommen, sondern auf gesetzmäßige, also artabhängige Art und Weise verteilt sind (G. RHEINHEIMER, 1991, P. HIRSCH, 1992, E. SCHINNER & R. SONNLEITNER, 1996). Die Differenzierung von klein- und kleinsträumigen Habitaten gelingt in vielen Fällen auch in technischen Prozessen (K. MUDRACK & S. KUNST, 1991). Bei *Myxobakterien*, unseren Modellorganismen, gelang der Nachweis von kleinräumiger Differenzierung ebenfalls. Für oberirdische Lebensräume wird dies von G. RÜCKERT (1985) gezeigt, für Höhlen vom Autor in verschiedenen Publikationen (B. MENNE, 1992, B. MENNE, 1996b). Das Vorkommen von Bakterien im Karst und in Höhlen unkritisch als „Einschwemmung“ zu erklären, ist demnach unzureichend (H. REICHENBACH & M. DWORKIN, 1992).

In der Falkensteiner Höhle (Schwäbische Alb, Bundesrepublik Deutschland) wurden in einem bachdurchflossenen Gangprofil Sedimente aus verschiedenen Höhen entnommen. Es stellte sich heraus, daß die geringste Besiedelung – bei gleichartiger Kulturmethode – unter der Höhlendecke vorlag, während die an *Myxobakterien* reichste Zone die Wasserlinie gewesen ist (Fig. 5). In der Rettenbachhöhle bei Windischgarsten (Oberösterreich) wurde eine Probengruppe von drei Sedimenten (Lehm, Feinsand, Grobsand) aus einem Bereich von ca. 2 m² untersucht. Die Sedimente erwiesen sich als mikrobiologisch grundverschieden besiedelt (B. MENNE, 1996b).

Abstriche an Höhlenwänden zeigen, daß Art und Intensität der Besiedelung im Zentimeterbereich schwanken, wobei nicht selten Zusammenhänge mit unterschiedlichen Färbungen und/oder Feuchtigkeitszuständen der Höhlenwand zu erkennen sind.

Subterrane Sande sind meist myxobakterienreicher als Schluffe oder Lehme. An jüngst in der Rettenbachhöhle (Sengsengebirge, Oberösterreich) vorgenommenen Versuchen zeigte sich bei wiederholter sorgfältiger Vorort-Präparation von geschichteten Sedimenten, daß wesentliche Besiedlungsunterschiede selbst im Millimeterbereich reproduzierbar zu erkennen sind (B. MENNE, 1992, 1996b).

Aus dem Nachweis von kleinräumigen Differenzierungen der Bakterienverteilung in Höhlen wird deutlich, daß eine Vielzahl von Parametern das Vorkommen von Mikro-

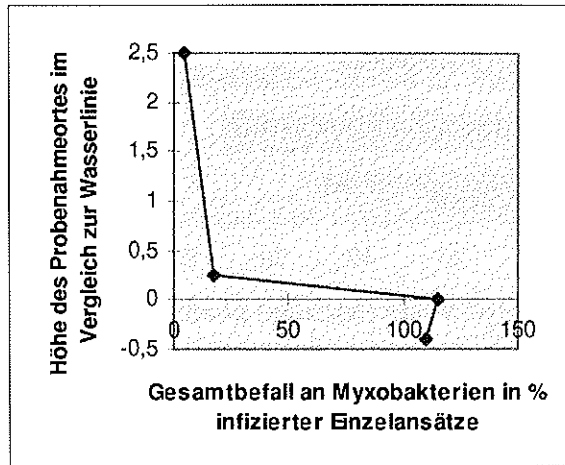


Fig. 5: Verteilung der Myxobacteriennachweise in einem bachdurchflossenen Profil (Falkensteinerhöhle, Schwäbische Alp, Deutschland).
Distribution of Myxobacteria in a streampassage of the Falkenstein-cave (Schwäbische Alp, Germany).

organismen in Höhlen bestimmen. Als solche sind unter anderem zu nennen: Biotopfeuchte, pH-Wert, hydraulische Auflast, Sedimentstruktur und Verteilung, Temperatur, Tiefenlage, Zustrom frischen Wassers, verfügbare organische Substanz, chemolithotrophe Energiegewinnung usw. Das im jeweiligen Biotop verfügbare Wasser beeinflusst die Besiedlungsmöglichkeiten. Dabei kann der Einfluß sowohl wachstumsfördernd als auch hemmend/limitierend sein (B. MENNE, 1997d).

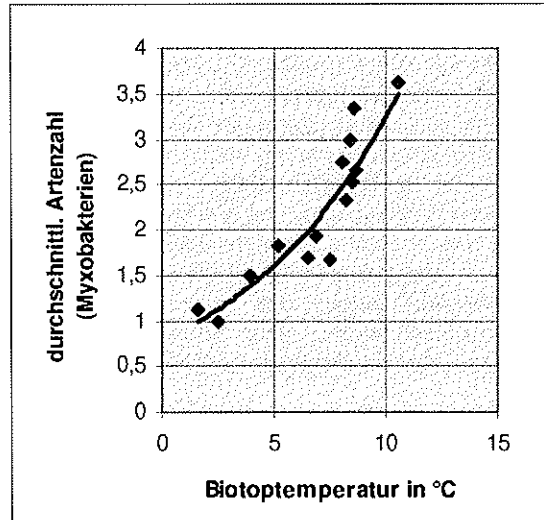


Fig. 6: Abhängigkeit der durchschnittlichen Artenzahl (Myxobakterien) von der Höhlentemperatur (Höhlen in Mitteleuropa).
Dependency of the average number of Myxobacteria on temperature of caves in Middle Europe.

Einen wichtigen biocoenotischen Einfluß hat die Biotoptemperatur. Sie stellt ein absolutes Limit der Reaktionsgeschwindigkeiten dar und steuert die Artzusammensetzung. Myxobakterienspektren aus Höhlensedimenten Mitteleuropas zeigen eine eindeutige Korrelation zwischen Biotoptemperatur und Besiedlung, wobei die Ergebnisse auf Artebene differenzierbar sind (Fig. 6.; B. MENNE, 1997b).

Die bisherigen Biocoenosestudien finden einen wichtigen Höhepunkt in physiologischen Untersuchungen. Die im Karst Mitteleuropas am häufigsten nachgewiesene Myxobakterienart *Myxococcus fulvus* wurde auf Adaptationen an das subterrane Milieu untersucht. An Oberflächenisolaten der Art war ein Wachstumsminimum von etwa 10° C und ein Optimum von etwa 30° C beschrieben worden. Isolate aus dem Wildpalfensystem (Berchtesgadener Alpen) zeigten im Gegensatz dazu deutlich zu niedrigeren Temperaturen verschobene Wachstumskurven (Fig. 7).

Am Fundort der isolierten Stämme herrschen konstante Temperaturen von 2,5–2,7° C. Die *M. fulvus*-Reinkulturen aus den subterranean Sedimenten waren noch bei 6° C in der Lage, ihren vollen Zellzyklus zu durchlaufen. Das Wachstumsminimum liegt noch deutlich darunter. Wichtig an diesem Befund ist, daß sich die physiologischen Leistungen der Bakterien, welche in den Karst eingetragen wurden und sich dort selektiv anreicherten, von ihren an der Oberfläche lebenden Artgenossen unterscheiden (B. MENNE, 1991, 1997b).

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß subterrane Mikrobiocoenosen im Karst hoch strukturiert sind. Es handelt sich nicht lediglich um passive Verfrachtung oberirdisch gewachsener Bakterien, sondern ebenfalls um aktive, arttypische Reaktionen. Diese können aus physiologischen Anpassungen, Aufkonzentrierungen in bestimmten Zonen und bei bestimmten Ereignissen sowie aus Selektionsmechanismen bestehen.

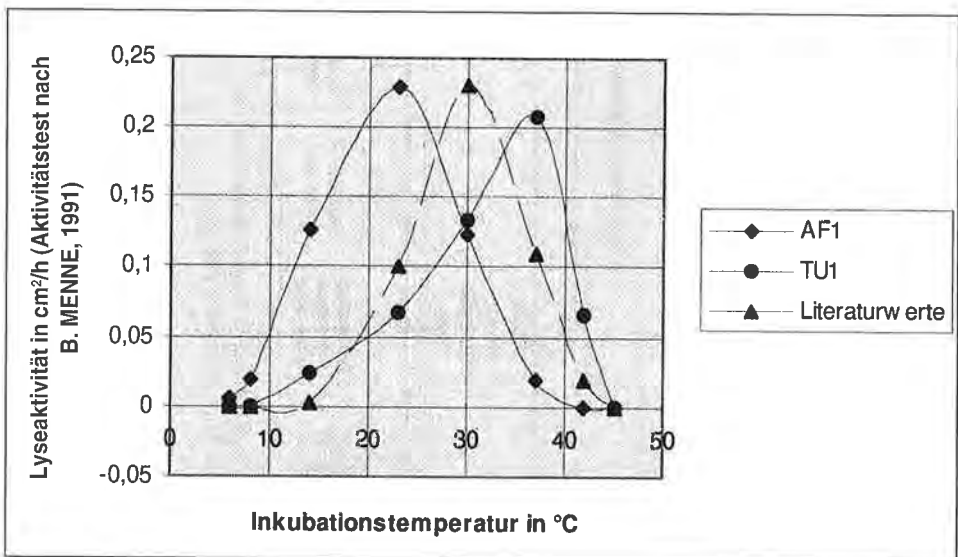


Fig. 7: Adaptation von *M. fulvus* (AF1, Wildtyp) an das Temperaturregime einer alpinen Höhle, im Vergleich zu Literaturdaten und einem Isolat aus Thermalquellen (TU1).
Physiological adaptation of *M. fulvus* (AF1, wild type) to temperature conditions in an alpine cave in comparison to data from the literature and an isolate from thermal springs (TU1).

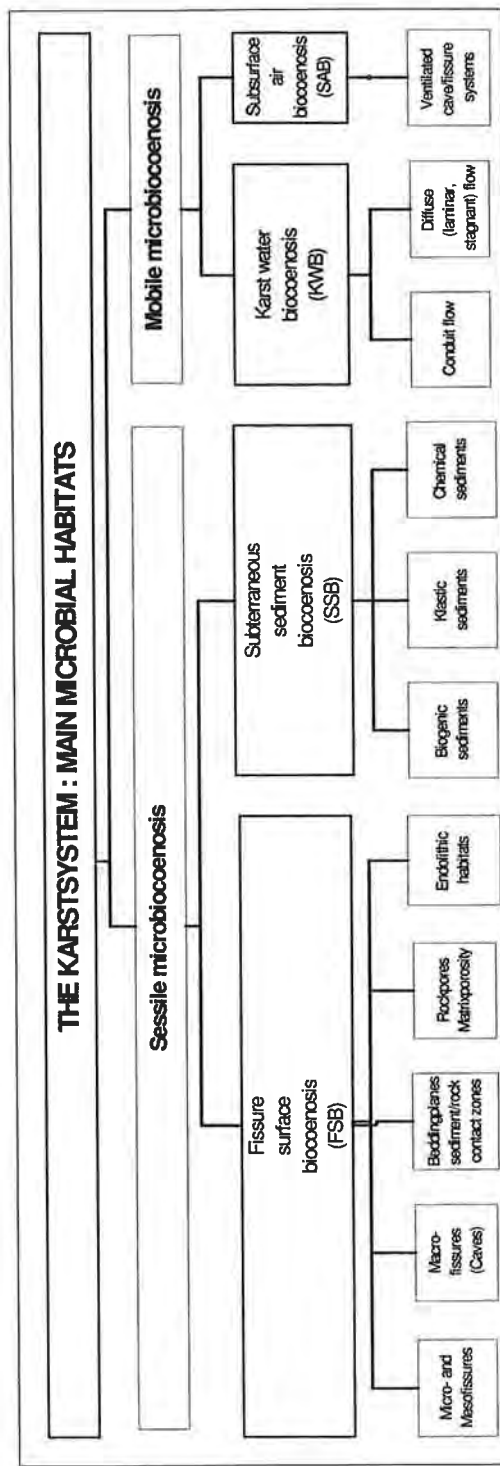


Fig. 8: Mikrobiologische Hauptlebensräume im Karstsystem.
Main microbial habitats in karst system.

2.4. Mikrobiologische Haupthabitate – ein neues Modell

Die Erkenntnis, daß der Karstgebirgskörper ein hoch strukturiertes System von Mikrobiocoenosen beinhaltet, macht eine grundlegende modellhafte Betrachtung der zur Verfügung stehenden Lebensräume sinnvoll.

Aus den oben referierten Erkenntnissen ergibt sich zuerst eine vertikale Differenzierung des Karstes. Epikarst, vadose Zone und phreatische Zone zeigen reproduzierbar verschiedene Biocoenosen. Aus organismischer Sicht bietet das Modell des Klamms (H. NEUHERZ, 1979) viele praktische Vorteile. Wir schließen daher, daß im Karst vier vertikale mikrobiologische Differenzierungszonen vorliegen können (B. MENNE, 1996b):

- Oberboden und Subcutum, 0–5 (10) m unter Geländeoberkante: **pedoklasal**;
- obere vadose Differenzierungszone: **epiklasal**;
- untere vadose Differenzierungszone: **hypoklasal**;
- hochphreatische und phreatische Zone: **hydroklasal**.

Unabhängig von der vertikalen Differenzierungszone stehen den Mikroorganismen im Subterranum zahlreiche Habitate zur Besiedlung offen.

Es ist aus methodischen Gründen sinnvoll, zwischen vier mikrobiologischen Haupthabitaten und deren Biocoenosen im Karstsystem zu unterscheiden:

- den Biocoenosen der inneren Oberflächen (Fissure Surface Biocoenosis, FSB);
- den Biocoenosen der subterranean Sedimente (Subterranean Sediment Biocoenosis, SSB);
- den Karstwasserbiocoenosen (Karstwater Biocoenosis, KWB);
- den Biocoenosen des unterirdischen Luftraumes (Subsurface Air Biocoenosis, SAB).

Die ersteren beiden Habitate beherbergen den vorwiegend sessilen Anteil, die letzteren beiden den vorwiegend mobilen Anteil der Karstmikrobiocoenosen. Eine Übersicht über die wesentlichen Unterabteilungen der Haupthabitate gibt Fig. 8.

Das vorgestellte Modell erlaubt es, die bisherigen Untersuchungen zur Karstmikrobiologie einem einheitlichen System zuzuordnen und die Wechselwirkungen erkennbar zu machen.

3. Konzept der Carbonatolyse

3.1. Karst als Festbettreaktor

In der biologischen Verfahrenstechnik wird unter einem Festbettreaktor eine Anordnung verstanden, in der den Mikroorganismen eine feste Unterlage (Steine, Kunststoffe) als Aufwuchsfläche angeboten wird.

Ein typischer Festbettreaktor ist der in der Abwasserreinigung verwendete Tropfkörper. Festbettreaktoren stehen den durchmischten Reaktoren gegenüber, in denen die Mikroorganismen, welche die gewünschte Arbeit leisten, überwiegend als suspendierte Bakterienflocken („Belebtschlamm“) frei im Wasser vorliegen. Im technischen Prozeß wird eine räumlich möglichst homogene und zeitlich möglichst konstante Beschickung angestrebt.

Wie bei der Durchsickerung der Niederschlagswässer durch ein Karstgebirge, so ist auch beim Tropfkörperverfahren die Gravitation der Motor der Wasserbewegung. In Abhängigkeit von der Nährstoffzufuhr wächst auf den Aufwuchsflächen (Steine respektive Kluftwände) ein Biofilm heran. Es existiert eine Vielzahl von Untersuchungen und Berechnungsmöglichkeiten zu dergestellten Festbettreaktoren. Sie werden auch in der Trinkwasseraufbereitung eingesetzt, also mit niedrigen Raumbelastungen betrieben.

Das Verfahren des Festbettreaktors kann als Modell für die Mikrobiologie im Karst Verwendung finden. Die Kluftwände sind die Bewuchsflächen. Je mehr Aufwuchsfläche zur Verfügung steht, um so höher ist die Abbauleistung pro Meter Tiefe. Damit wird z. B. der Befund von R. PAVUZA & H. TRAINDL (1985) bezüglich der Unterschiede von Kalk- und Dolomitkarst verständlicher. Sie betrachten die unterschiedliche Klüftung als mikrobiologisch wichtigen Faktor. Im Gegensatz zum technischen System sind jedoch die Beschickungsraten im natürlichen System zeitlich und räumlich sehr heterogen.

In einem vertikal durchströmten Festbettreaktor kommt es von oben nach unten zu einer Zonierung der Abbauleistung. Als Maß für die Menge an mitgeführter abbaubarer organischer Substanz kann der BSB₅- oder der DOC-Wert herangezogen werden. In einem technisch betriebenen Tropfkörper findet man in der Regel eine exponentielle Abnahme dieser Werte mit zunehmender Tiefe (Fig. 9). Gegenläufig kommt es zu einer Zunahme des Nitratgehaltes durch die Oxidation der Stickstoffverbindungen. Eine Begründung findet sich in qualitativen Unterschieden der Besiedelung und dem veränderten Nährstoffangebot längs des Vertikalprofils. Im Karst sind Vorgänge der Nitrifikation und Denitrifikation bereits beobachtet worden. Je homogener die Besiedelungsflächen im Raum verteilt sind und je gleichmäßiger die Nährstofflösung (Abwasser, Niederschlagswasser) verteilt ist, desto schärfer ausgeprägt sind die Reaktionszonen. Wie wir bereits oben festgestellt haben, ist die letztere Voraussetzung in einem voll entwickelten Karst nicht gegeben. Daher muß sorgfältig differenziert werden. Das Vorhandensein einer gewissen, faziesabhängigen Matrixporosität und der sich daraus ergebenden Konsequenzen für mikrobiologische Refugialstandorte sowie die mittlere Verweilzeit des Karstwassers darf in den Überlegungen nicht vernachlässigt werden.

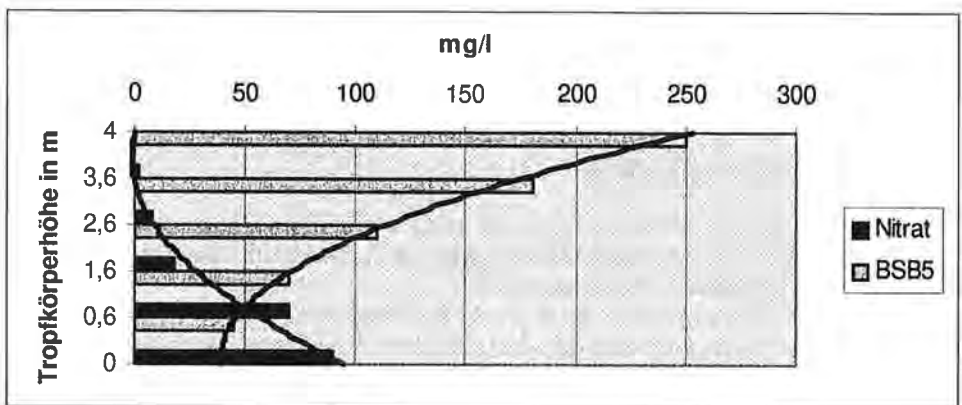


Fig. 9: Reaktionsabläufe im Festbettreaktor (verändert nach K. MUDRACK & S. KUNST, 1991).
Biochemical reactions in solid surface reactor (K. MUDRACK & S. KUNST, 1991).

Bei der Betrachtung des gesamten vollentwickelten Karstgebirgsstockes ist es nützlich, einen Vergleich zwischen dem Hohlraumvolumen vorzunehmen, das schätzungsweise als Makroklusum („Höhle“) vorliegt, und dem Meso- und Mikroklusum. Für den Fall der Schwäbischen Alb, hier dem Einzugsgebiet der Blautopfquelle, wurde berichtet, daß nur 6×10^{-3} % des gesamten Hohlraumvolumens von der Blautopfhöhle selbst gebildet sind (J. HÖNLE, 1991). Das Hohlraumvolumen im Karst wird vorwiegend durch kleine Klüfte und nicht durch die Höhlen dominiert, selbst dann, wenn der Karst voll entwickelt ist.

Betrachtet man die Initialphase der Verkarstung, so geht der Anteil des Makroklusums gegen Null (auf mögliche Protocaves und/oder initial offene Spaltenstrukturen wird ausdrücklich hingewiesen). Im Gebirgskörper existiert ein mehr oder weniger weitlumiges Kluftnetz, entstanden durch geologische und tektonische Prozesse. Das einsickernde Wasser folgt den Trennflächen unter dem Einfluß der Schwerkraft und des steilsten hydraulischen Gradienten („Vorflut“).

Der Gebirgskörper ähnelt hier am stärksten dem Modell des Tropfkörpers, selbst wenn man eine völlige Überstauung des Kluftsystems annimmt. Die initial offenen Klüfte und/oder Protocaves bieten die verfügbare Besiedelungsfläche für die Mikroorganismen. Die Abstandsgeschwindigkeiten des Wassers sind in dieser Entwicklungsphase relativ zum vollentwickelten Karst gleichmäßiger und tendenziell langsamer. Die Strömung in den mikro- und mesoklasalen Strukturen erfolgt laminar. Biotische und abiotische Reaktionen laufen synchron und unter gegenseitiger Einflußnahme ab.

Wie auch bei den rein abiotisch geprägten Vorstellungen erhöht sich die Heterogenität des Karstwasseraquifers durch die Kalklösung und den Einfluß der Vorflut. Kommt es zur Ausbildung großlumiger Karstgefäße (Höhlen), so sind selbige im Sinne der Modellvorstellung als hydraulischer Kurzschluß interpretierbar. In weitlumigen Karstgefäßen werden turbulente Strömungsverhältnisse angenommen. Aus biologischer Sicht bedeutet dies, daß wir es dort bezüglich des Karstwassers mit einem überwiegend durchmischten Reaktor zu tun haben.

Für den Fall des vollentwickelten Karstes kann zusammenfassend festgestellt werden, daß sich die Vorgänge im eher vertikal durchströmten Anteil des Karstgebirgsstockes (der „ungesättigten Zone“) mit den Prozessen eines Festbettreaktors vergleichen lassen. Es bilden sich in Abhängigkeit von hydraulischer Belastung, Sauerstoffversorgung und Nährstofffracht von oben nach unten differenzierte Biocoenosen auf den inneren Oberflächen, zum Teil als konkrete Biofilme.

Im Anschluß an den Verbrauch der primär eingetragenen organischen Substanz, und auch parallel dazu, kommt es zu mineralisierenden Vorgängen sowie zu chemolithotrophen Reaktionen. Eine rechnerische Handhabung muß unter anderem die Kohlenstofffrachten pro Zeiteinheit, die hydraulischen Verhältnisse, die Kluftweiten und die zur Verfügung stehenden Gesteinsoberflächen sowie die Temperaturverhältnisse, die Sauerstoffversorgung, schließlich die unterschiedlichsten Ionenstärken sowie oxidierbare anorganische Substanzen berücksichtigen. Ferner gilt es lokale und regionale Redoxsysteme zu erkennen.

Die biologischen Verhältnisse ändern sich fundamental beim Erreichen der – tendenziell – eher horizontal durchströmten Zonen, also dem phreatischen Bereich und dessen Schwankungsbereich. Sämtliche biologischen Vorgänge haben – vor allem wenn man den Anteil des Mikro- und Mesoklasums am Gesamthohlraumvolumen berücksichtigt – Einfluß auf den CO_2 -Haushalt der Wässer sowie auf die zu berücksichtigenden Ca^{2+} -Ionen.

3.2. Hydraulische Kurzschlüsse

Ein vollentwickelter Karst ist unter anderem durch überwiegend unterirdischen Abfluß, Groß- oder Riesenquellen und mehr oder weniger weitlumige subterrane Wasserläufe und Piezometerniveaus gekennzeichnet. Sowohl horizontal als auch vertikal gibt es sehr große Unterschiede bezüglich der Durchlässigkeit des vollentwickelten Karstkörpers für Wasser. Es sind Zonen wesentlich erhöhter Durchlässigkeit festzustellen. Diese können gar bis an die Oberfläche reichen (Ponore, Schwinden).

Bei der Konstruktion von Tropfkörpern muß sorgfältig darauf geachtet werden, die Aufwuchsflächen homogen im Hohlraumvolumen zu verteilen und für eine gleichmäßige Beschickung des gesamten Raumes zu sorgen. Kommt es lokal durch Überlastung zu „Verstopfungen“, so erhöht sich der hydrostatische Druck. Dadurch verändern sich die Fließgeschwindigkeiten im Querschnitt, und es kommt unter Umständen zum „punkt- oder fingerförmigen“ Durchschlagen des „Schmutzwassers“ in die Nitrifikationszone oder gar in den Vorfluter.

Bei der Interpretation von mikrobiologischen Befunden in einem vollentwickelten Karst muß in analoger Betrachtungsweise daher berücksichtigt werden, daß solche „Kurzschlüsse“ vorliegen. (Bei der Annahme von Höhlenbildungsprozessen durch adhäsiv ablaufende Wasserfilme kann der Höhlenraum nicht ohne weiteres als hydraulischer Kurzschluß interpretiert werden. Die mikrobiologischen Prozesse finden in laminar ablaufenden Wässern statt.)

Diese sind jedoch nicht repräsentativ für die mikrobiologischen Vorgänge in dem weitaus überwiegenden Teil des Gebirgskörpers und auch nicht für die Verhältnisse in der Initialphase der Verkarstung. Sie machen jedoch die eher horizontal durchströmten Bereiche des Gebirgskörpers zu einer eigenständigen, vom restlichen Gebirgskörper zu unterscheidenden mikrobiologischen Reaktionszone.

Frische organische Substanzen von der Oberfläche und neu zugetragene Organismen treffen auf die Reaktionslösungen und Biocoenosen aus dem „vadosen“ Festbettreaktor.

Die Modellvorstellung ermöglicht es, morphologische Merkmale des vollentwickelten Karstes in biologischen Reaktionszonen widerzuspiegeln.

3.3. Grenzflächenphänomene

Grundsätzlich handelt es sich bei dem Prozeß der Verkarstung um ein Grenzflächenphänomen. Die Betrachtungen über die Lösungskinetik von Kalkstein, die Herkunft des Kohlendioxids als lösendes Agens und die diversen Mischungseffekte sowie mechanische Vorgänge (Erosion) müssen in jedem Fall direkt auf die Phasengrenze fest/flüssig oder, anders formuliert, Gestein/Wasser übertragen werden.

Entscheidend ist, was sich direkt an der Grenzfläche abspielt. Durch die biologischen Prozesse auf den Kluftoberflächen entstehen Konzentrationsgradienten, die nicht einfach über Messungen im freien strömenden Karstwasser meßbar sind. Ein Annähern an die Realität läßt ein Studium der Kluftoberflächen respektive der Grenzflächen wichtig werden. Der Einfluß von Fremdionen auf die Lösungskinetik des Gesteins ist von den Autoren U. SVENSSON & W. DREYBRODT (1992) eindrucksvoll gezeigt worden.

Behandeln wir grundsätzlich die Lösungssituation, wenn der mikroskopische Zustand der Kluftoberfläche, sowohl was mineralische als auch mikrobiologische Partikel betrifft, zusätzlich berücksichtigt wird.

In Fig. 10 finden wir die abiotischen Prozesse nach A. BÖGLI (1978). Figur 11 illustriert die Verhältnisse in Biofilmen eines Tropfkörpers zur Abwasser- oder Trinkwasserreinigung (K. MUDRACK & S. KUNST, 1991, H. HULPKE et al., 1993). In Fig. 12 sind die Prozesse dargestellt, wenn man beides zusammenführt und in das Mikro- und Mesoklasum des Karbonatgesteins verlegt.

Aus Fig. 10 geht hervor, daß in der theoretischen abiotischen Grenzschicht ein Konzentrationsgefälle des CO_2 besteht, welches auf die Felsoberfläche hinweist. Somit wird im Modell klargemacht, daß dort die Konzentration an Kohlendioxid relativ am geringsten ist. Die Lösungsgeschwindigkeit wird vorwiegend von Diffusionsgeschwindigkeiten unterschiedlicher Teilreaktionen bestimmt. Diese Prozesse sind rechnerisch umfassend gehandhabt worden (U. SVENSSON & W. DREYBRODT, 1992). Bei der Übertragung auf die Realität muß jedoch beachtet werden, daß selbige idealisiert erscheint. Der mikroskopische Zustand der Grenzfläche findet nur untergeordnete Berücksichtigung. Jeder Höhlenforscher kennt die Tatsache, daß nur ein geringer Teil der inneren Oberflächen im Karst sozusagen „nackt“ vorliegt. Dies ist vorwiegend in Bereichen starker Strömung (Überwiegen der Erosion oder in Zonen von Normalkorrosion, z. B. in Spritzwasserschächten) der Fall. Nicht selten ist aber auch in der phreatischen Zone „Wandbelag“ zu beobachten. Als Beispiel dafür kann die Bachstrecke der Grotte de Vallorbe (Schweizer Jura) dienen. Selbst auf makroskopisch felsrein erscheinenden Oberflächen finden sich im Karst fast immer irgendwelche Beläge, wie man mit einem sauberen Tuch einfachst feststellen kann.

Die in der Realität vorhandenen Wandbeläge können grundsätzlich abiotischer oder biotischer Natur inklusive sämtlicher Mischformen sein. So sind häufig tonige oder humose Schichten auf den Gesteinsoberflächen zu finden, auch im Bereich von Siphonzonen oder in Höhlenbächen. Diese Schichten beeinflussen die Lösungskinetik unmittelbar auf mannigfaltige Art und Weise.

Die Wachstumsgeschwindigkeit, Dicke und biologische Diversität der oberflächengebundenen Biocoenosen hängt von einer Fülle von Parametern ab, wie der Nährstoffzufuhr, der Temperatur, der Schleppkraft des abrinnenden Wasserfilms und der Sauerstoffversorgung. In technischen Systemen sind mikrobiell induzierte Auf-

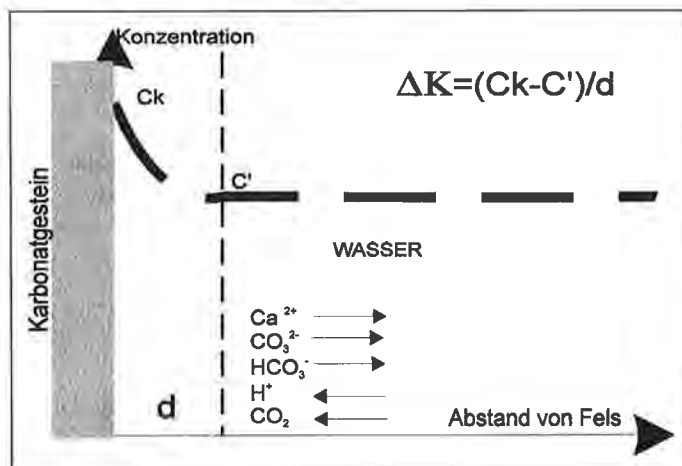


Fig. 10: Interface Wasser/Carbonatgestein nach A. BÖGLI (1978).
Interface water/limestone (after A. BÖGLI, 1978).

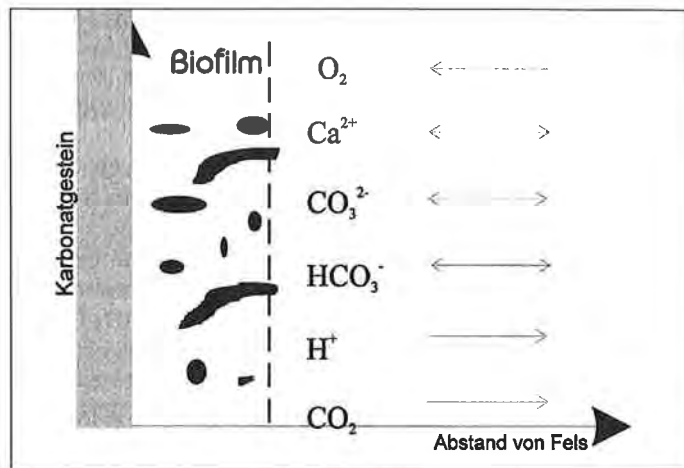


Fig. 11: Interface Gestein, Biofilm und Wasser oder Luftstrom im Festbettreaktor.
The biochemical situation in a trickling filter.

lösungen von Baustoffen und Gesteinen zahlreich untersucht (H. BRILL, 1995). Die Adsorption von Mikroorganismen und von organischer Substanz an die Gesteinsoberfläche ist eng mit elektrochemischen Mechanismen verknüpft. Im „normalen“ Boden wird davon ausgegangen, daß faktisch alle wesentlichen Umsetzungen in der Grenzschicht, ausgebildet an den mineralischen Bodenpartikeln, ablaufen und sehr wenige Reaktionen im freien, mobilen Bodenwasser stattfinden (siehe E. SCHINNER & R. SONNLEITNER, 1996).

Der initiale Schlüsselmechanismus für die Bildung der Biocoenosen an Kluftflächen sind Adsorptionsprozesse. Bei Mikroorganismen spielt hier unter anderem die Oberflächenladung der Zellwand (Zetapotential) eine entscheidende Rolle. Diese ist von Art

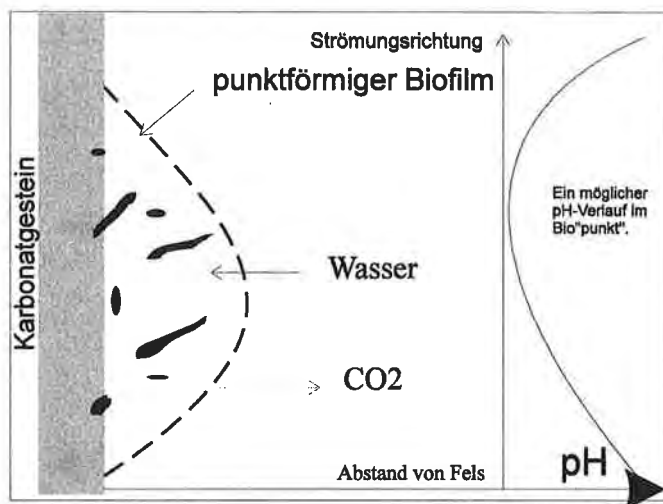


Fig. 12: Biofilminsel im Karst mit Kohlendioxidgradient bei heterotropher Reaktion.
Biofilm spot in a karst with carbon dioxide gradient in heterotrophic reaction condition.

zu Art verschieden. Zum theoretischen Hintergrund sind Kenntnisse der Grenzflächen- und Kolloidchemie erforderlich. Die Adsorption von Bakterien an Gesteinsoberflächen gehorcht artspezifischen Adsorptionsisothermen. Zur Modellierung derselben können für erste Überlegungen die Gleichungen von FREUNDLICH, HENRY oder LANGMUIR in angepaßter Form eingesetzt werden (H. D. DÖRFLER, 1994). Die adsorbierten Mikroorganismen sind grundsätzlich in der Lage, Biofilme zu bilden. Extrazelluläre Polymere sorgen für eine Art Verkleben der Zellen mit der Unterlage. Von punktförmigen Zentren ausgehend wächst der Film zusammen.

Nach punktförmiger Anheftung und gewisser lateraler Ausbreitung von Biofilmseln mag es schon vor Erreichen der Ausbildung eines kompletten Films zur Ablösung durch Korrosion (Lysis) der Unterlage infolge der Ausscheidung von korrosiven Stoffwechselprodukten kommen. Nach Ablösung kann sich die Bakterienzelle oder Kolonie entweder anderswo anheften, als Nährsubstrat für Konkurrenten in tieferen Zonen des Kluftsystems dienen, oder exportiert werden. Sessile Mikrobiocoenosen werden so zu mobilen.

Sämtliche Prozesse dieser Art erschließen sich grundsätzlich einer experimentellen Nachprüfung. Es sei angemerkt, daß die modellhafte Darstellung des Biofilms als einfache Schicht die realen Verhältnisse stark vereinfacht. In Wirklichkeit handelt es sich bei Biofilmen um sehr komplexe, dreidimensionale Strukturen.

Durch obige Überlegungen wird deutlich, daß der Zustand der Kluftoberflächen während der Initialphase der Verkarstung und auch in der Weiterentwicklung eine fundamentale Rolle spielt. Da es sich um ein dynamisches System handelt, stellt die Untersuchung des heutigen „Istzustandes“ bei einem reifen Karstsystem nicht zwangsläufig einen direkten Schlüssel zur initialen Situation dar.

Das Konzept der Carbonatolyse und Biokonservierung beruht somit auf dynamischen, biologisch katalysierten Prozessen in einem dünnen Biofilm oder in „Bioinseln“ auf den Kluftwänden des Karstkörpers. Zusätzlich können auch mineralische Partikel in der Grenzzone vorhanden sein. Eine Wirkung könnte sich durch lokale Erscheinungen ergeben (Korrosion der Unterlage oder aber auch Korrosionsschutz der Unterlage), aber auch in der Verschiebung der Gleichgewichtslage im Kalk-Kohlensäure-System bestehen.

4. Biologische Mechanismen der Verkarstung

4.1. Einfluß auf das $\text{CO}_2\text{-H}_2\text{O-HCO}_3\text{-System}$

Die Wirkung der oberflächengebundenen Biocoenosen auf das Schlüsselmolekül der Verkarstung (CO_2) ist nicht ohne weiteres vorhersagbar. Schon die Adhäsion von tonigen Partikeln verändert die Chemie der Grenzfläche. Fügt man zusätzlich einen 20–50 μm dicken biologischen Rasen hinzu, so erweitern sich die Reaktionsvarianten drastisch. In technischen Reaktoren kann der Biofilm durchaus mehrere Millimeter dick sein. Es laufen in der Grenzschicht Prozesse ab, die sowohl CO_2 -zehrend als auch -produzierend wirken. Die Gesamtbilanz hängt von der lokalen Situation (zeitlich und räumlich) ab.

Gleichfalls sind biologische Systeme in der Lage, Einfluß auf die Ca^{2+} -Konzentrationen zu nehmen. Das Konzentrationsgefälle aus Fig. 10 und damit der Prozeß der Verkarstung wird folglich grundlegend beeinflusst und ist nicht mehr ohne weiteres

vorhersagbar. Vor allem stellen die Meßwerte, welche im freien Karstwasser gewonnen werden, keinen direkten Zugang zu den Reaktionen an der Grenzfläche dar.

Grundsätzlich ist biologische Aktivität mit der Verarbeitung (Produktion oder Fixierung) von Kohlendioxid verbunden (J. M. JAMES, 1994, E. PECHHOLD, 1994). Neben dem Umstand, daß produziertes CO₂ in das abfließende Wasser abgegeben wird, muß beachtet werden, daß bei heterotrophen Reaktionen die CO₂-Konzentrationen in unmittelbarer Nähe der Gesteinsoberfläche folglich erhöht ist. Dies geht zwangsläufig mit einer pH-Senkung in engster Lagebeziehung zur Gesteinsoberfläche einher und führt somit zu Änderungen des Lösungspotentials und/oder der Lösungskinetik. Sind die Reaktionsparameter in einer dafür geeigneten Konstellation, so löst der Organismus oder der Biofilm, also die FSB, direkt die eigene Unterlage auf und wird abtransportiert.

In der Literatur finden sich Hinweise, daß innerhalb von Biofilmen – in unserem Falle also auflagernd auf dem modellhaft biologisch besiedelten Kalkstein – pH-Gradienten um zwei bis drei Größenordnungen festgestellt wurden (E. SCHINNER & R. SONNLEITNER, 1996).

Genauso können die Löslichkeitsverhältnisse auch „umgekehrt“ werden, und es kommt zu Kalkausfällungen.

Somit kann gesagt werden, daß mikrobielle Biocoenosen auf Kluftflächen die Kinetik der Kalklösung durch ihren Stoffwechsel fundamental zu beeinflussen in der Lage sind.

4.2. Diffusionsvorgänge

Ein weiterer wichtiger Aspekt, der sich aus der Entdeckung von oberflächengebundenen Mikrobiocoenosen im Karst ergibt, ist die physikalische Beeinflussung der Grenzfläche.

Die im abiotischen Modell nur wenige µm dicke Grenzschicht wird drastisch verdickt. Die Permeabilität der Grenzfläche wird durch die chemischen Verhältnisse der biogenen Polymere und ihrer elektrochemischen Eigenschaften bestimmt. Daraus ergibt sich eine starke Verlangsamung der abiotisch induzierten Prozesse überall dort, wo ausgeprägte Mikrobiocoenosen (Biofilme) an den Gesteinsoberflächen haften. Die Biocoenosen beeinflussen somit durchaus Ort und Geschwindigkeit des abiotischen Anteils der Verkarstung.

4.3. Krustenbildung

Entsprechend dicke Biofilme oder biologisch ausgefällte Reaktionsprodukte (Speleotheme) verhindern einen direkten Stoffaustausch zwischen Karstwasser und Gesteinsoberfläche.

Inkrustierte Biofilme sind in der Lage, als direkte biogene Korrosionsschutzschicht hinsichtlich kalkaggressiven Kluftwassers zu wirken. Wandbeläge mit biologischer Komponente sind in der Rettenbachhöhle (Sengengebirge, Oberösterreich) nachgewiesen worden (Fig. 13; B. MENNE, 1996a).

Während an der Stelle der Krustenbildung Biokonservierung vorliegt, kann sich die abiotische Lösungskraft des Karstwassers an organismenfreier Stelle voll entfalten und führt dort zu einer selektiven, letztlich biocoenosegesteuerten Konzentrierung der abiotischen Korrosionskomponente.

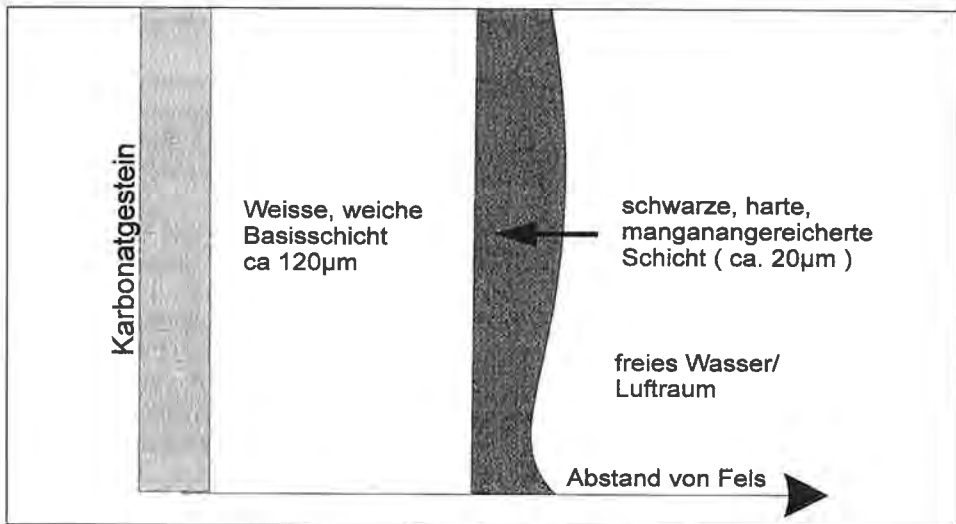


Fig. 13: Eine mögliche Situation von Biokonservierung (schwarze Schichten, Rettenbachhöhle, Sengsengebirge, Oberösterreich).
 A possible situation of bioconservation at Rettenbach cave (Sengsengebirge, Austria).

4.4. Wechselwirkungen mit Metazoen (Stygofauna)

Die Existenz der Biofilme im Karst stellt die Lebensgrundlage der Stygofauna dar. Durch Abweiden der Oberflächen ernähren sich Bewohner des subterranean Spaltensystems. Dadurch ergibt sich eine weitere Komponente des biotischen Verkarstungsmodells, da die Biofilme durch Beweidung einer ständigen Dynamik unterworfen sind.

Im Rettenbachhöhlensystem (Sengsengebirge, Oberösterreich) und in den daraus gespeisten Karstquellen findet man buchstäblich Millionen von Gastropodenschalen pro Kubikmeter Sediment (vorwiegend *Hauffenia spec.*). In lebenden Biofilmen aus dem gleichen Höhlensystem wurden zahlreiche *Nematoden* beobachtet.

Der Prozess der Verkarstung unterliegt somit nicht nur den mikrobiologisch begründeten Veränderungen an den Kluftoberflächen, sondern ist weiters eng mit den sich daraus ergebenden Lebensbedingungen für Metazoen verknüpft. Grad und Ausmaß der Bakterienrasenabweidung beeinflussen den Gesamtprozess.

5. Diskussion und Ausblick

5.1. Neuer Ansatz der Karstforschung

Aus der Existenz diverser Mikrobiocoenosen in Karstsystemen ergeben sich weitgehende Konsequenzen für den Verkarstungsprozess selbst sowie für die verwendeten Modelle.

Die stetig wachsende Datenfülle zu subterranean Mikrobiocoenosen zeigt, daß es richtig, auf jeden Fall aber unzureichend ist, biologische Überlegungen mit dem Ein-

tritt des Wassers in das Gestein abzubrechen und erst beim Quellaustritt wieder aufzunehmen.

Da die Mikroorganismen bereits in der Initialphase der Verkarstung mit in den Gebirgskörper einwandern, sind sie von Anfang an Teil des Gesamtprozesses und beeinflussen ihn in seiner Dynamik. Die Verkarstung kann zwanglos als Teil des Kohlenstoffkreislaufes unseres Planeten aufgefaßt werden. Die Einbeziehung biotischer Faktoren ergibt sich folgerichtig.

Da obiges Modell sowohl räumlich als auch zeitlich alle Orte und Episoden des Gesamtprozesses betrifft, ergeben sich zahlreiche neue Ansätze für die Karstforschung.

Während in der Vergangenheit einem quantitativ bedeutenden biologischen Einfluß auf den Prozeß der Verkarstung teils vehement widersprochen wurde (A. BÖGLI, 1978), zeigen die Erkenntnisse zur subterranean Mikrobiologie, daß diese Überlegungen zum Teil von falschen Voraussetzungen ausgingen. Nicht die Suche nach oxidierbaren Substanzen, sondern die Betrachtung der realen mikrobiologischen Verhältnisse führt zu konsequenten Schlußfolgerungen.

Die Erforschung der subterranean Mikrobiocoenosen selbst ist ein gewaltiges Arbeitsfeld. Von besonderer Bedeutung ist der interdisziplinäre Charakter der daraus resultierenden Karstforschung. Geologische, geochemische, hydrologische, mikrobiologische und limnologische Aspekte sind auf das engste miteinander verknüpft und lassen sich nicht voneinander trennen. Teamwork von Arbeitsgruppen, die alle diese Bereiche abdecken können, ist gefragt. Ferner gewinnen die Erkenntnisse der oberirdischen Ökologie, sowohl auf zoologischem als auch botanischem und hydrologischem Gebiet an Interesse für die Beurteilung der subterranean Mikrobiologie.

Veränderungen der Wasserinhaltsstoffe von Input zu Output können an einfachen Modellen – dem Festbettreaktor – studiert werden. Simulationsversuche können sowohl im Labor als auch vorzugsweise in situ durchgeführt werden. Die Randbedingungen des Kolloidtransportes durch den Karstaquifer, inklusive des Transports potentiell pathogener Bakterien, lassen sich so realitätsnäher herausarbeiten.

Sämtliche biologisch relevanten Veränderungen auf der Erdoberfläche führen zu einer Beeinflussung des Verkarstungsprozesses, deutlich über die bisher berücksichtigten Möglichkeiten hinaus.

Auch ganz andere Forschungsbereiche sind von den mikrobiellen Stoffumsetzungen auf den inneren Oberflächen des Karstsystems betroffen. Die direkten ^{14}C -Datierungen von Wandmalereien in Höhlen aus dem Paläolithikum müssen vor diesem Hintergrund kritisch geprüft werden (M. LORBLANCHET, 1997).

5.2. Bedeutung für die Praxis

Für die Praxis ergeben sich aus dem Modell der Carbonatolyse und Biokonservierung vor allem Konsequenzen zur Biotop- und Trinkwasseranalyse sowie erweiterte Möglichkeiten bei der Entwicklung von Nutzungs- und Schutzkonzepten in Karstregionen.

Die Beurteilung der mikrobiologischen Qualität von Karstwässern ist ein wichtiges praktisches Thema. Eine Konsequenz des hier vorgestellten Modells ist, daß nicht alle an den Quellen austretenden Mikroorganismen exogener Herkunft sind. Ein guter Teil entstammt dem Karstgebirgskörper selbst.

Biofilme können sekundäre Lebensräume eingeschwemmter Keime sein, sodaß es in einigen Fällen – wie bei *E.coli* grundsätzlich bereits nachgewiesen – zu Wachstums-

prozessen kommen kann. Zusätzlich wird deutlich, daß der Karstgebirgskörper sehr wohl eine gewisse Reinigungskraft besitzt. Es kann also zur zumindest temporären Fixierung von eingeschwemmten Keimen und zu reaktiven Stoffumsetzungen kommen. Auf Gentransfer sei zusätzlich hingewiesen. Die Frage, wie man bei der Beurteilung von Karstaquiferen aus hygienischer Sicht auf der sicheren Seite bleibt, wird dadurch durchaus nicht einfacher. Tracerexperimente offenbaren nicht, welche Adsorptions- und Desorptionsdynamiken im Einzelfall genau vorliegen.

Vorbeugemaßnahmen müssen als besonders wichtig erachtet werden. Diese können sich einerseits auf die mobile Mikrobiologie, aber auch auf transportierte Moleküle beziehen.

Die Aussagekraft von Simulationsversuchen mit anorganischen Mikrosphären für versorgungswasserwirtschaftliche Aspekte unterliegt einer Beschränkung insofern, da sich die internen Dynamiken damit nicht voraussagen lassen. Der Eintrag pathogener Bakterien in das Substratum kann sich grundsätzlich stark zeitverzögert an den Quellen auswirken oder gar zu irreversiblen Veränderungen der mikrobiellen Verhältnisse unter Tage führen.

Der Umstand, daß „diffuse flow“ die besten Bedingungen für mikrobiologische Besiedlungen erzeugt, läßt neue Konzepte im Bereich der Versorgungswasserwirtschaft zu. Andererseits zeigt sich, daß eine der größten kurzfristig erkennbaren Gefahren für die mikrobiologische Qualität der Quellwässer aus Erosionsprozessen der Oberfläche stammt.

Die Bakterien, welche an erodierte Partikel angeheftet sind, können nicht ohne weiteres an inneren Oberflächen adsorbiert werden. Für die Risikoabschätzung dieses Anteils der mikrobiologischen Fracht im Karstwasser eignet sich der Driftversuch mit anorganischen Mikrosphären. Die langfristigen Folgen des diffusen Eintrags gilt es darüber hinaus mit Hilfe erweiterter Kenntnisse über die subterranean biogenen Prozesse näher zu untersuchen.

Das Modell betont ganz wesentlich die Schutzwürdigkeit von Regionen mit hydraulischen Kurzschlüssen, also Ponoren, Dolinen, Schlucklöchern und ähnlichen Direktverbindungen zum Karstgrundwasser. Ferner zeigt es, daß jegliche biologisch wirksamen Veränderungen an der Oberfläche den Verkarstungsprozeß im Innern des Gebirgskörpers beeinflussen.

Genaue Studien zur Herkunft der an Karstquellen ausgetragenen Bakterien unter Berücksichtigung der unterschiedlichsten hydrologischen Ereignisse lassen verbesserte Prognosen über die potentielle mikrobiologische Gefährdung und somit Nutzbarkeit einer Quelle zur Trinkwasserversorgung denkbar werden. Gerade im alpinen Karst ist diese Aussicht von Bedeutung.

Es gilt die Entwicklung und Sukzession subterraneaner Mikrobiocoenosen ausführlich zu studieren. An Karstquellen sollten genaue Studien zur Herkunft der Bakterien durchgeführt werden. Sind sie exogenen oder endogenen Ursprungs? Entstammen sie einer FSB, SSB, oder sind sie allein der mobilen Biocoenose zuzuordnen?

Wie wirken sich einmalige, hohe Dosen organischer oder toxischer Stoffe im Untergrund aus? Wie ist die permanente Zufuhr gering konzentrierter Schadstoffe zu bewerten? Wie sind die Biofilme im Karst verteilt, und welche enzymatischen und biochemischen Aktivitäten lassen sich im einzelnen feststellen? Welche Rolle spielt die Carbonatolyse in quantitativer Hinsicht? Lassen sich Biomassekalkulationen durchführen und somit eine Energiebilanz erstellen? Die Fragen könnten noch lange fortgesetzt werden. Sie zeigen ein weites Feld künftiger Karstforschung, Möglichkeiten zur Kreativität für viele Forscher.

Zusammenfassung

Verkarstungsprozesse und Höhlenbildung sind Teil des globalen Kohlenstoffkreislaufes. Die wichtigsten Modelle der Kalklösung sind auf abiotische Vorgänge konzentriert. Dabei werden vor allem der Erosion, Normalkorrosion, der Mischungskorrosion und in neuester Zeit den kinetisch geprägten Lösungsmodellen Aufmerksamkeit geschenkt. Obwohl biogene Stoffumwandlungen als wesentlicher Faktor der Bildung von Karbonatgesteinen betrachtet werden und als wichtigste CO₂-Quelle während der Bodenpassage gelten, sind solche Überlegungen in der Vergangenheit zu meist mit dem Eintritt des potentiellen Karstwassers in selbigen Gesteinsuntergrund abgebrochen worden. Erst beim Wiederaustritt in der Quelle interessierten dann aus epidemiologischer Sicht wieder biologische Fragen. Dafür gibt es jedoch keine objektiven Begründungen.

Mikrobiologische Untersuchungen an Höhlensedimenten, vorwiegend mit Hilfe der *Myxobakterien*, zeigen, daß typische Bodenbakterien weder zufällig noch rein durch hydrologische Vorgänge verteilt im Subterranum vorkommen. Arttypische und reproduzierbare Biotopmuster sowie Besiedlungsstrategien sind im Verein mit physiologischen Anpassungen nachgewiesen worden. Biofilme wurden in reicher Anzahl auf allen unterirdischen Kluftsystemen beobachtet. Hier finden Stoffumsetzungen unterschiedlichster Art statt. Manganfixierung oder Carbonatfällung sind beobachtete Beispiele.

Da der Verkarstungsprozeß an sich als Grenzflächenreaktion am Interface Wasser/Gestein aufzufassen ist, nehmen alle Biocoenosen, die sich auf dieser Grenzfläche befinden, auf unterschiedliche Art Einfluß auf die Korrosionsdynamik und das Kalk-Kohlensäure-System. Ein korrosionsfördernder Einfluß wird im Rahmen dieser Arbeit als „Carbonatolyse“ bezeichnet, ein hemmender Effekt mit dem Terminus „Bionkondensierung“ belegt.

Literatur

- BACHMANN, E. (1915): Kalklösende Algen.– Ber. Deutsch. Bot. Ges., **33**, 45–57, Stuttgart.
- BAUER, F. (1984): Karstwasser als Trinkwasser – Gefährdung und Schutz.– Die Höhle, **35** (3/4), 105–108, Wien.
- BAXTER, K. M. (1985): The effects on groundwater quality of the introduction of secondary sewage treatment to an effluent recharge site on the chalk of southern England.– Journal of Hydrology, **77**, S. 333 ff., Amsterdam.
- BAYER, H. J. (1983): Beispiele zur tektonischen Höhlenanlage aus der Schwäbischen Ostalb (Württemberg).– Die Höhle, **34** (3), 93–99, Wien.
- BINDER, H. (1984): Der Hungerbrunnen, eine intermittierende Karstquelle auf der Schwäbischen Alb (Bundesrepublik Deutschland) – Volkstümliche Überlieferungen und karsthydrologische Beobachtungen.– Die Höhle, **35** (3/4), 109–117, Wien.
- BINDER, H. (1993): Die Karsterscheinungen und das Alter der Verkarstung.– Karst und Höhle, **1993**, 113–117, München.
- BOCK, H. (1913): Der Karst und seine Gewässer.– Mitteilungen für Höhlenkunde, **6** (3), 1–23, Graz.
- BÖGLI, A. (1963): Beitrag zur Entstehung von Karsthöhlen.– Die Höhle, **14**, 63–68, Wien.
- BÖGLI, A. (1978): Karsthydrographie und physische Speläologie.– 278 S., Berlin (Springer).
- BORNET, E. & C. FLAHAULT (1889): Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des molusques.– Bull. de la Soc. Bot. de France, **36**, Paris.
- BRILL, H. (1995): Mikrobielle Materialzerstörung und Materialschutz – Schädigungsmechanismen und Schutzmaßnahmen.– 290 S., Jena (Fischer).

- CAUMARTIN, V. (1963): Review of the microbiology of underground environments.– National Speleological Society Bulletin, 25, 1–14, Huntsville (Ala.).
- CHAPMAN, P. (1993): Caves and Cave Life.– 219 S., London (Harper Collins Publishers).
- DANNECKER, W. & K. SELKE (1989): Simultanbestimmung organischer und anorganischer Anionen aus verwitterten Natursteinoberflächen mittels Gradienten-Ionen-Chromatographie.– Fresenius Z. Analyt. Chem., 335, 966–970, Berlin.
- DÖRFLER, H. D. (1994): Grenzflächen- und Kolloidchemie.– 600 S., Weinheim (VCH).
- DREYBRODT, W. (1988): Processes in Karst Systems.– Berlin (Springer).
- DREYBRODT, W. & J. SIEMERS (1997): Early evolution of karst aquifers in limestone: Models on two-dimensional percolation clusters.– Proc. 12th Internat. Congr. Speleol., Vol. 2, 75–80, La-Chaux-de-Fonds.
- DUDICH, E. (1930): Az aggteleki barlang állatvilágának élelemforrásai. Die Nahrungsquellen der Tierwelt in der Aggteleker Tropfsteinhöhle.– Állattani Közlemények, 27, 62–85.
- DUDICH, E. (1932): Biologie der Aggteleker Tropfsteinhöhle „Baradla“ in Ungarn.– Speläologische Monographien, Bd. 13, Speläologisches Institut Wien, Wien (Österr. Staatsdruckerei).
- ERNST, L. (1964): Zur Frage der Mischungskorrosion.– Die Höhle, 15, 71–75, Wien.
- FALKER, U. (1988): Chemische Untersuchungen zur Bildung von Kalktuffen in der Bombecker Aa (Baumberge, Zentralmünsterland).– Die Höhle, 39 (2), 33–43, Wien.
- FISCHER, K. (1990): Höhlenniveaus und Altreliefgenerationen in den Berchtesgadener Alpen.– Mittlg. d. Geograf. Ges. München, Bd. 75, München.
- FLEMMING, H. C. & G. SCHAULE (1996): Biofouling.– In: HEITZ, E., H. C. FLEMMING & W. SAND (Hrsg., 1996): Microbially Influenced Corrosion of Materials.– 39–54, Berlin (Springer).
- FLINT, K. P. (1987): The long term survival of Escherichia coli in river water.– Journal of Applied Bacteriology, 63, 261–270, Oxford.
- FORD, D. & P. WILLIAMS (1989): Karst geomorphology and hydrology.– London (Hyman Ltd.).
- GIBERT, J. (1994): Groundwater Ecology.– New York (Academic Press).
- GOUNOT, A. M. (1970): Quelques observations sur le micropeuplement des limons des grottes arctiques.– Bull. Soc. Linn. Lyon, 39, 226–236.
- GOUNOT, A. M. (1973): Recherches sur les bactériennes cavernicoles.– C. R. Cong. Natl. Soc. Savantes, Sect. Sci., 96 (3), 257–265, Paris.
- GOUNOT, A. M. & J. DIRUGGIERO (1991): Role géochimique des bactéries dans les eaux souterraines: exemple du cycle du manganèse dans les nappes aquifères.– Hydrogéologie, 3, 249–256.
- GRADZINSKI, M., M. BANAS & A. UCHMAN (1995): Biogenic origin of manganese flowstones from Jaskinia Czarna Cave, Tatra Mts., Western Carpathians.– Ann. Soc. Geol. Pol., 65, 19–27, Krakau.
- GRADZINSKI, M., J. SZULC & B. SMYK (1997): Microbial agents of moonmilk calcification.– Proc. 12th Internat. Congr. Speleol., Vol. 1, 275–278, La-Chaux-de-Fonds.
- GRUND, A. (1903): Die Karsthydrographie.– Geograph. Abh., 7, 3, Wien.
- HASEKE-KNAPCZYK, H. (1989): Der Untersberg bei Salzburg: die ober- und unterirdische Karstentwicklung und ihre Zusammenhänge: ein Beitrag zur Trinkwasserforschung.– Österr. Akad. d. Wiss., Veröffentlichungen des Österreichischen MaB-Programmes, Bd. 15, Innsbruck (Wagner).
- HASEKE, H. (1996): Teilprojekt 1603-7.1 und 7.2/95: Forschungsprojekt Karstquellen-Monitoring 1995.– Unveröff. Bericht für den Nationalpark Kalkalpen (Einzelberichte zu speziellen Themen, Karte), Jänner 1996, 89 S., Molln/Salzburg.
- HEITZ, E., H. C. FLEMMING & W. SAND (Hrsg., 1996): Microbially Influenced Corrosion of Materials.– 475 S., Berlin (Springer).
- HENNE, P. (1994): Untersuchungen zur Höhlenbildung am Dachstein-Nordrand aus den Vermesungsdaten.– Die Höhle, 45 (2), 39–47, Wien.
- HENNE, P., B. KRAUTHAUSEN & G. STUMMER (1994): Höhlen am Dachstein. Derzeitiger Forschungsstand, Anlage der Riesenhöhlensysteme am Dachstein-Nordrand und Bewertung der unterirdischen Abflußverhältnisse.– Die Höhle, 45 (2), 48–67, Wien.
- HIRSCH, P. (1992): Microbiology – Introduction.– In: MATTHESS, G., F. H. FRIMMEL, P. HIRSCH, H. D. SCHULZ & E. USDOWSKI (Hrsg., 1992): Progress in Hydrogeochemistry.– 311–325, Berlin (Springer).

- HIRSCH, P., E. RADES-ROHKOHL, J. KÖLBEL-BOELKE & A. NEHRKORN (1992): Morphological and Taxonomic Diversity of Ground Water Microorganisms.– In: MATTHESS, G., F. H. FRIMMEL, P. HIRSCH, H. D. SCHULZ & E. USDOWSKI (Hrsg., 1992): Progress in Hydrogeochemistry.– 311–325, Berlin (Springer).
- HÖNLE, J. (1991): Karstdenudation auf dem Gebiet der Schwäbischen Alb.– Mitt. Verb. dt. Höhlen- u. Karstforscher, **37** (3), 48–52, München.
- HOLUBAR, P. & S. HEURITSCH (1996): Konzeption und Test spezieller mikrobiologischer Methoden zur Erkundung der pedogenen Organismenmobilität im Karstwasser. Nationalpark Kalkalpen.– Unveröff. Bericht, Projekt Karstdynamik 1603, Teilprojekt 8.2.2., Hydromikrobiologische Zusatzarbeiten, BOKU Wien.
- HULPKE, H., H. A. KOCH & R. WAGNER (Hrsg., 1993): Römpf Lexikon Umwelt.– 728–729, Stuttgart (Thieme).
- JAMES, J. M. (1994): Microbially Produced Carbon Dioxide and Studies on its Effect on Speleogenesis.– In: SASOWSKY, I. D. & M. V. PALMER (Hrsg., 1994): Breakthroughs in Karst Geomicrobiology and Redox Geochemistry.– Karst Water Institute Special Publications, Colorado Springs, Colorado.
- JASKOLLA, F. & P. VOLK (1986): Zur Verwendbarkeit von Höhlenplänen in tektonischen Untersuchungen.– Mitt. Verb. dt. Höhlen- u. Karstforscher, **32** (3), 44–57, München.
- KATZER, F. (1909): Karst und Karsthydrographie.– Sarajewo.
- KEMPE, S. (1996): Steter Tropfen höhlt den Stein? Wie Höhlen wirklich entstehen.– In: ROSENDAHL, W. & E. B. KRAUSE (Hrsg., 1996): Im Reich der Dunkelheit. Höhlen und Höhlenforschung in Deutschland.– Edition Archaea, Gelsenkirchen/Schwelm.
- KEMPE, S., A. BRANDT, M. SEEGER & F. VLADI (1975): Facetten and Laugdecken, the typical morphological elements of caves developing in standing water.– Ann. Spéléol., **30** (4), 705–708, Paris.
- KEMPE, S. & W. DREYBRODT (1997): Höhlenbildung: kein Gestein kann dem Wasser widerstehen. Wie und wann Höhlen entstehen.– In: KEMPE, S. (1997): Welt voller Geheimnisse: Höhlen.– HB-Bildatlas, Sonderausgabe, Hamburg.
- KYRLE, G. (1923): Grundriß der theoretischen Speläologie.– Speläologische Monographien, Bd. 1, Speläologisches Institut Wien, Wien (Österr. Staatsdruckerei).
- LAUMANN, M. (1991): Höhlenbildungstheorien in Deutschland im Wandel der Zeiten.– Karst und Höhle, **1989/90**, 105–126, München.
- LEHMANN, O. (1932): Die Hydrographie des Karstes.– Leipzig, Wien (Deutike).
- LEWIS, F. & E. MAY (1985): Isolation and enumeration of autotrophic and heterotrophic bacteria from decayed stone.– Proc. 5th International Congress on Deterioration and Conservation of Stone.– 633–642, Lausanne.
- LORBLANCHET, M. (1997): Höhlenmalerei: ein Handbuch.– Sigmaringen (Thorbecke).
- MANOLACHE, E., M. DRAGAN-BULARDA & S. KISS (1997): Microbiological and enzymological reseraches in some Romanian caves.– Proc. 12th Internat. Congr. of Speleol., Vol. 3, 285–288, La-Chaux-de-Fonds.
- MCELDOWNEY, S. & M. FLETCHER (1988): The effect of temperature and relative humidity on the survival of bacteria attached to dry solid surfaces.– Lett. in Appl. Microbiol., **7**, 83–86, Oxford.
- MENNE, B. (1990): Hagen 1989: Mikrobiologie.– Beitr. z. Karst- u. Höhlenkunde des Hagengebirges, **7**, (1), 56–59, Mühlacker.
- MENNE, B. (1991): Kritische Untersuchungen zur Mesophilie von Myxobakterien.– Unveröff. Diplomarbeit, Bot. Inst., Universität Karlsruhe.
- MENNE, B. (1992): Einige Befunde zur Besiedelung von klastischen Höhlensedimenten der Schwäbischen Alb durch Mikroorganismen der Ordnung Myxobacterales.– Mitt. Verb. dt. Höhlen- u. Karstforscher, **38** (3), 60–62, München.
- MENNE, B. (1996a): Manganhaltige Ablagerungen in der Rettenbachhöhle (Kat.Nr. 1651/1, Oberösterreich) und ihre Zusammenhänge mit mikrobiologischen Prozessen.– Die Höhle, **39** (3), 69–74, Wien.
- MENNE, B. (1996b): Myxobakterien in der Rettenbachhöhle – Eine karstmikrobiologische Studie.– Mitt. d. Landesvereins f. Höhlenkunde in Oberösterreich, **43** (1), Folge **102**, 11–26, Linz.
- MENNE, B. (1996c): Das Wildpalfensystem.– In: KLAPPACHER, W. (Hrsg., 1996): Salzburger Höhlenbuch.– Bd. 6, 397–401, Salzburg.

- MENNE, B. (1997a): Myxobakterien in der Rettenbachhöhle und in einigen Kleinhöhlen des Sengengebirges. Eine karstmikrobiologische Studie – Ergebnisse 1996.– Unveröff. Studie des Nationalparkes Kalkalpen, Mühlacker.
- MENNE, B. (1997b): Mikrobiologische Prozesse im Karst(wasser)Körper.– Proc. 12th Internat. Congr. Speleol., Vol. 3, 289–292, La-Chaux-de-Fonds.
- MENNE, B. (1997c): Microbiological processes at the cave development and karstification.– Proc. 12th Internat. Congr. Speleol., Vol. 2, p. 119, La-Chaux-de-Fonds.
- MENNE, B. (1997d): Sessile Mikrobiologie (Myxobakterien) im hochphreatisch-hydroklasalen Raum der Rettenbachhöhle, Stichprobenerhebungen im Einzugsgebiet. Nationalpark Kalkalpen.– Projektendbericht, Karstprogramm 1997, Teilprojekt 7.5.3., Mikrobielle Analytik III, Mühlacker.
- MENNE, B. (1998): Mikrobiologische Aktivität auf Karstgestein.– In: ÖSTERREICHISCHES FORSCHUNGS- UND PRUFZENTRUM ARSENAL (Hrsg.): Erdwissenschaftliche Aspekte des Umweltschutzes.– 4. Arbeitstagung des Bereiches Umwelt, Tagungsband, Wien.
- MENNE, B. & G. RÜCKERT (1988): Myxobakterien (Myxobacterales) in Höhlensedimenten des Hagengebirges (Nördliche Kalkalpen).– Die Höhle, 39 (4), 120–131, Wien.
- MORTON, F. & H. GAMS (1925): Höhlenpflanzen.– Speläologische Monografien, 5, Speläologisches Institut, Wien.
- MUDRACK, K. & S. KUNST (1991): Biologie der Abwasserreinigung.– 3. Aufl., 194 S., Stuttgart (Fischer).
- MÜLLER, E. & K. P. SEILER (1996): Diffusive Tracer Exchanges and Denitrifikation in the Karst of southern German.– Proc. of the 4th Intern. Symp. on the Geochemistry of the Earths Surface, 644–651, Ilkley, England.
- MÜLLER, E., K. P. SEILER & A. HARTMANN (1997): Microbiologic activities in open karst aquifers with matrix porosity and consequences for ground water protection in the Franconian Alb, Germany.– Proc. of the 12th Internat. Congr. of Speleol., Vol. 2, 239–241, La-Chaux-de-Fonds.
- NADSON, G. (1902): Die perforierenden (kalkbohrenden) Algen und ihre Bedeutung in der Natur.– Scripta Botanica Horti Univers. Petropolitanae, 1900–1902, St. Petersburg.
- NEUHERZ, H. (1979): Das Klamus – ein unterirdisches Ökosystem.– Höhlenforschung in Österreich, Veröffentlichungen aus dem Naturhistorischen Museum in Wien, N.F. 17, Wien.
- PAVUZA, R. & H. TRAINDL (1985): Zur Hydrochemie und Bakteriologie alpiner Karstwässer.– Die Höhle, 36 (4), 123–142, Wien.
- PECHHOLD, E. (1994): CO₂-Gehalt der Luft und Kalkgehalt des Wassers – Messungen auf der Mittleren Alb und auf der Ostalb.– Mitt. Verb. dt. Höhlen- u. Karstforscher, 40 (1), 2–9, München.
- PFEFFER, K. H. (1992): Mischungskorrosion. Eine These revolutionierte die Kenntnisse über Lösungsvorgänge im Karst – eine Retrospektive zum 80. Geburtstag von Alfred Bögli.– Mitt. Verb. dt. Höhlen- u. Karstforscher, 38 (1): 5, München.
- POULSON, T. L. & W. B. WHITE (1969): The Cave Environment.– Science, Vol. 165, Nr. 3897, 971–979, Washington.
- REICHENBACH, H. & M. DWORKIN (1992): The Myxobacteria.– In: BALOWS, A., H. G. TRÜPER, M. DWORKIN, W. HARDER & K. H. SCHLEIFER (Hrsg., 1992): The Prokaryotes.– 2nd ed., Berlin (Springer).
- RHEINHEIMER, G. (1991): Mikrobiologie der Gewässer.– 5. Aufl., 282 S., Jena (Fischer).
- RÜCKERT, G. (1985): Myxobakterien (Myxobacterales) in kleinstandörtlich aufgegliederten Teil Lebensräumen der südwestdeutschen Rheinauen.– Tuxenia, Mitteilungen der floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft, Nr. 5, 455–459, Göttingen.
- RUSTERHOLTZ, K. J. & L. M. MALLORY (1994): Density, Activity, and Diversity of Bacteria Indigenous to a Karstic Aquifer.– Microbial Ecology, 28, 79–99, New York, NY.
- SARBU, S. M. & T. C. KANE (1995): A subterranean chemoautotrophically based ecosystem.– NSS Bull., 57, 91–98, Huntsville (Ala.).
- SASOWSKY, I. D. & M. V. PALMER (Hrsg., 1994): Breakthroughs in Karst Geomicrobiology and Redox Geochemistry.– Karst Water Institute, Special Publications, Colorado Springs, Colorado.
- SCHINNER, E. & R. SONNLEITNER (1996): Bodenökologie I: Mikrobiologie und Bodenenzymatik. Grundlagen, Klima, Vegetation und Bodentyp.– Berlin (Springer).

- SCHMIDT, S. (1996a): Mikrobiologische Beprobung, Analyse und Auswertung der Quellwässer.– Projektendbericht Teil 1 Karstprogramm 1995; Nationalpark Kalkalpen, Graz.
- SCHMIDT, S. (1996b): Teilprojekt 1603-7.5.1./96, „Mikrobiologische Beprobung, Analyse und Auswertung der Quellwässer sowie Installation neu angewandter Methodiken für weiterführende mikrobiologische Analysen im NP-Labor“.– Unveröff. Studie im Auftrag des Nationalparkes Kalkalpen, November 1996, Graz.
- SCHNEIDER, J. & H. TORUNSKI (1983): Biokarst on Limestone Coasts, Morphogenesis and Sediment Production.– P.S.Z.N. I, Marine Ecology, **4** (1), 45–63, Berlin (Parey).
- SCHÖTTLER, M. (1995): Übersicht karsthydrologischer Gefährdungen an Beispielen in der Attendorner Mulde.– Karst und Höhle, 1991/92, 205–212, München.
- SEEMANN, R. (1982): Elementarer Schwefel in der Dachstein-Mammuthöhle (vorläufiger Bericht).– Die Höhle, **33** (1), 1–6, Wien.
- SEMIKOLENNYKH, A. A. (1997a): Microorganisms in the caves of former USSR: geography, ecology and geochemical activity.– Proc. of the 12th Internat. Congr. of Speleol., Vol. **3**, 293–296, La-Chaux-de-Fonds.
- SEMIKOLENNYKH, A. A. (1997b): Epidemic dangers in the caves of Middle Asia.– Proc. of the 12th Internat. Congr. of Speleol., Vol. **5**, 87–88, La-Chaux-de-Fonds.
- SVENSSON, U. & W. DREYBRODT (1992): Dissolution kinetics of natural calcite minerals in CO₂ water systems approaching calcite equilibrium.– Chemical Geology, **100**, 129–145, Amsterdam (Elsevier Science Publishers).
- SZEWCZYK, U., W. MANZ, R. AMANN, K.-H. SCHLEIFER & T.-A. STENSTRÖM (1994): Growth and in situ detection of a pathogenic *Escherichia coli* in biofilms of a heterotrophic water-bacterium by use of 16S- and 23S-RNA-directed fluorescent oligonucleotide probes.– FEMS Microbiol. Ecol., **13**, 169–76, New York, NY.
- TORUNSKI, H. (1979): Biological Erosion and its Significance for the Morphogenesis of Limestone Coasts and for Nearshore Sedimentation (Northern Adriatic).– Senkenbergiana marit., **11** (3/6), 193–265, Frankfurt.
- TRIMMEL, H. (1968): Höhlenkunde.– Braunschweig (Vieweg).
- WETTSTEIN, R. (1885): Beitrag zur Pilzflora der Bergwerke.– Österr. Bot. Zeitschrift, **35**, 198–201, Wien.
- ZÖTL, J. (1974): Karsthydrogeologie.– 291 S., Wien (Springer).

Summary

Karstification and cave formations are parts of the global carbon cycle. The most important models of carbonate rock dissolution focus mainly on abiotic processes, involving erosion and corrosion. Biogenic substance transmutations are considered as important factors in the primary phase of sedimentation and diagenesis of carbonate rocks. One source of carbon dioxide in karst water is the metabolism of organisms in the epikarstic soil. In the past the whole un-saturated and phreatic zones of a karst system, have been considered as free of important biologic activities with respect to their geologic importance. Karst springs have been examined often for their bacteriological status, mainly from an epidemiological point of view.

Microbiological examinations of cave sediments, essentially by studying the *Myxobacteria* populations, indicate that soil microorganisms are not distributed by chance in subterranean habitats. Hydrologic mechanisms are not sufficient to explain the observed type of subterranean distribution. The bacteria distribution indicate a vertical zonation of the subterranean habitats. It was possible to detect species with specific physiological adaptations to the subterranean environment. Biofilms are present almost everywhere on the subterranean fissure surfaces. Combined biotic and abiotic chemical reactions are present, resulting sometimes also in speleothemes deposition as manganese crusts or moonmilk.

The process of rock dissolution, the karstification, is a surface chemistry process at the interface water/bedrock. Also Biocoenosis, taking place at the interface, influences the dynamics of rock dissolution. Aerobic metabolic processes result in a carbon dioxide production. We discovered highly structured microbial communities in the subsurface. Their population dynamics are on the one hand correlated to the biological and climatic events on the surface, but on the other hand also partly self-

supporting. It was possible to calculate the degree of surface influence in alpine karst environments at a given time and location by examining the *Myxobacteria* communities.

In conclusion, the term "carbonatolysis" refers to a corrosion positive microbiological effect, whereas the term "bioconservation" indicates an inhibition of rock dissolution due to the biotic effects. A trickling filter, commonly used in water treatment processes is a good model for the microbiotic processes in the karst system.

Dank

Dieser Aufsatz ist Ergebnis jahrzehntelanger Tätigkeit im Karst. Ich fühle mich vor allem meinen Begleitern auf den zahllosen Höhlenfahrten zu Dank verpflichtet, wobei ich F. SCHMIDT, W. WAGNER und P. RAPP besonders hervorheben möchte. Meinem Lehrer im Bereich Myxobakterien, Dr. habil. G. RÜCKERT gilt ein herzliches Dankeschön. Herr R. MÜLLER, Schrozheim, hat mich jahrelang ermuntert, an dem Thema weiterzuarbeiten. In jüngster Zeit kamen viele Impulse durch das Nationalpark Karstprogramm (Nationalpark Kalkalpen, Oberösterreich). Hier danke ich vor allem Dr. S. SCHMIDT, Dr. H. HASEKE, Dr. E. WEIGAND und Herrn R. BENISCHKE. Dr. H. HASEKE sowie R. BENISCHKE gilt ein besonderer Dank für die kritische Lesung meines Manuskripts, wie ich überhaupt allen danken möchte, die durch kritische Kommentare die Überlegungen voran gebracht haben. Meine Ehefrau Sandra hat viel Geduld bekundet und mir intensiv bei Korrektur und Literaturarbeit Unterstützung geboten.