

Robert Sturm

**MIKROSKOPISCHE
STUDIE FOSSILER
UND REZENTER
KLEINSTLEBEWESEN**



Cuvillier Verlag





Mikroskopische Studie fossiler und rezenter Kleinstlebewesen





MIKROSKOPISCHE STUDIE FOSSILER UND REZENTER KLEINSTLEBEWESSEN

Mit 30 Abbildungen

**Titelbild: E. Haeckel (1899-1904), Kunstformen der Natur, Verlag des
bibliographischen Instituts, Leipzig/Wien, Tafel 31.**

Robert Sturm



Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

1. Aufl. - Göttingen : Cuvillier, 2015

© CUVILLIER VERLAG, Göttingen 2015

Nonnenstieg 8, 37075 Göttingen

Telefon: 0551-54724-0

Telefax: 0551-54724-21

www.cuvillier.de

Alle Rechte vorbehalten. Ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages ist es nicht gestattet, das Buch oder Teile daraus auf fotomechanischem Weg (Fotokopie, Mikrokopie) zu vervielfältigen.

1. Auflage, 2015

Gedruckt auf umweltfreundlichem, säurefreiem Papier aus nachhaltiger Forstwirtschaft.

ISBN 978-3-7369-9005-0

eISBN 978-3-7369-8005-1



VORWORT

Die mikroskopische Studie von Kleinstlebewesen galt lange Zeit als eine nur wenigen Forschern vorbehaltene Wissenschaft. Erst ab der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts näherte sich ein erweiterter Kreis von Interessenten der in vielerlei Hinsicht beeindruckenden Thematik. Dieser Umstand lässt sich unter anderem damit begründen, dass das Lichtmikroskop zu einem leistbaren Gegenstand wurde und die Ergründung des Mikrokosmos unabhängig von universitären Einrichtungen erfolgen konnte. Die sich stetig erhöhende Anzahl an so genannten Hobbymikroskopikern – ich verstehe darunter mikroskopisch interessierte Menschen abseits der Universitäten, die vielfach über keine Hochschulbildung, jedoch über einen verstärkten Drang zur Erkundung der Natur verfügen – resultierte nicht zuletzt auch in der Veröffentlichung von Büchern und Zeitschriften, welche von ihren Lesern und Leserinnen nur grundlegendste Fachkenntnisse, nicht aber akademische Wissensvolumina abverlangten. Auf dieser Ebene möchte sich – zumindest teilweise – auch das vorliegende Buch bewegen.

Nach der Publikation zahlreicher Arbeiten zu den Themen Mikroskopie und Mikropaläontologie war mir die Verfassung des Buches in mehrerlei Hinsicht ein großes Anliegen. Zum einen unternehme ich darin den Versuch, dem Leser und der Leserin einfache und komplexere Präparations- und Mikroskopietechniken zu vermitteln, die zur Nachahmung anregen und zur Aufrechterhaltung des innerhalb der Leserschaft verbreiteten Forschergeistes beitragen sollen. Zum anderen ist es mir ein dringliches Bedürfnis, den Wert der Mikropaläontologie einem breiteren Publikum auf möglichst verständliche Weise darzulegen. Ich folge damit einem angesehenen Kollegen und Landsmann von mir, Erich Thenius, der bereits in den 1960er Jahren das maßgebliche Ziel vor Augen hatte, die Paläontologie zu einer „verständlichen Wissen-



schaft“ werden zu lassen. In der 1962 erschienenen Erstauflage seines Werkes mit dem Titel „Versteinerte Urkunden“ schreibt er folgende Zeilen (Theinius, 1981, IX): „Es [Das Buch] ist keine systematisch oder chronologisch geordnete Übersicht über die paläontologischen Urkunden, sondern der Versuch, auch weiteren Leserkreisen eine Vorstellung von der Bedeutung, den verschiedenen Methoden und den Zielen, aber auch von den Grenzen paläontologischer Forschung zu vermitteln. Wenn dies gelungen und damit auch dem Nichtfachmann gezeigt ist, dass die Paläontologie gegenwärtig alles andere als eine reine Museumswissenschaft darstellt, so ist der Zweck dieser Zeilen erreicht.“ Diesem ambitionierten Ziel versucht sich die vorliegende Monografie mit den ihr gegebenen Möglichkeiten anzuschließen.

Trotz der Intention, mit dem Buch eine vermehrt nichtakademische Leserschaft anzusprechen, muss hier auch gleich einschränkend festgehalten werden, dass der völlige Verzicht auf Fachvokabular in der Mikroskopie und Paläontologie ein Ding der Unmöglichkeit darstellt. Als besondere Herausforderung mag in diesem Zusammenhang die paläontologische beziehungsweise biologische Systematik gelten, welche selbst für den geübten Linguisten schwer aussprechbare Artnamen – exemplarisch seien hier *Braarudosphaera bigelowii* oder *Arkhangelskiella specillata* genannt – hervorgebracht hat. Die Kenntnis der paläontologischen und biologischen Taxa ist freilich keine Voraussetzung für das Verständnis des Buches, soll jedoch eine zusätzliche Information für einen besonders anspruchsvollen Leserkreis repräsentieren. Zudem sei hier angemerkt, dass eine genaue Wiedergabe aller Artnamen einer Familie oder Ordnung im Zeitalter von Datenbanken und digitalen Lexika kaum mehr in das Wissensrepertoire des modernen Paläontologen fällt. In diesem Sinne hoffe ich, einen kleinen Beitrag zur Erweiterung des Wissenshorizonts meiner Leser und Leserinnen leisten zu können.

Robert Sturm, 2015



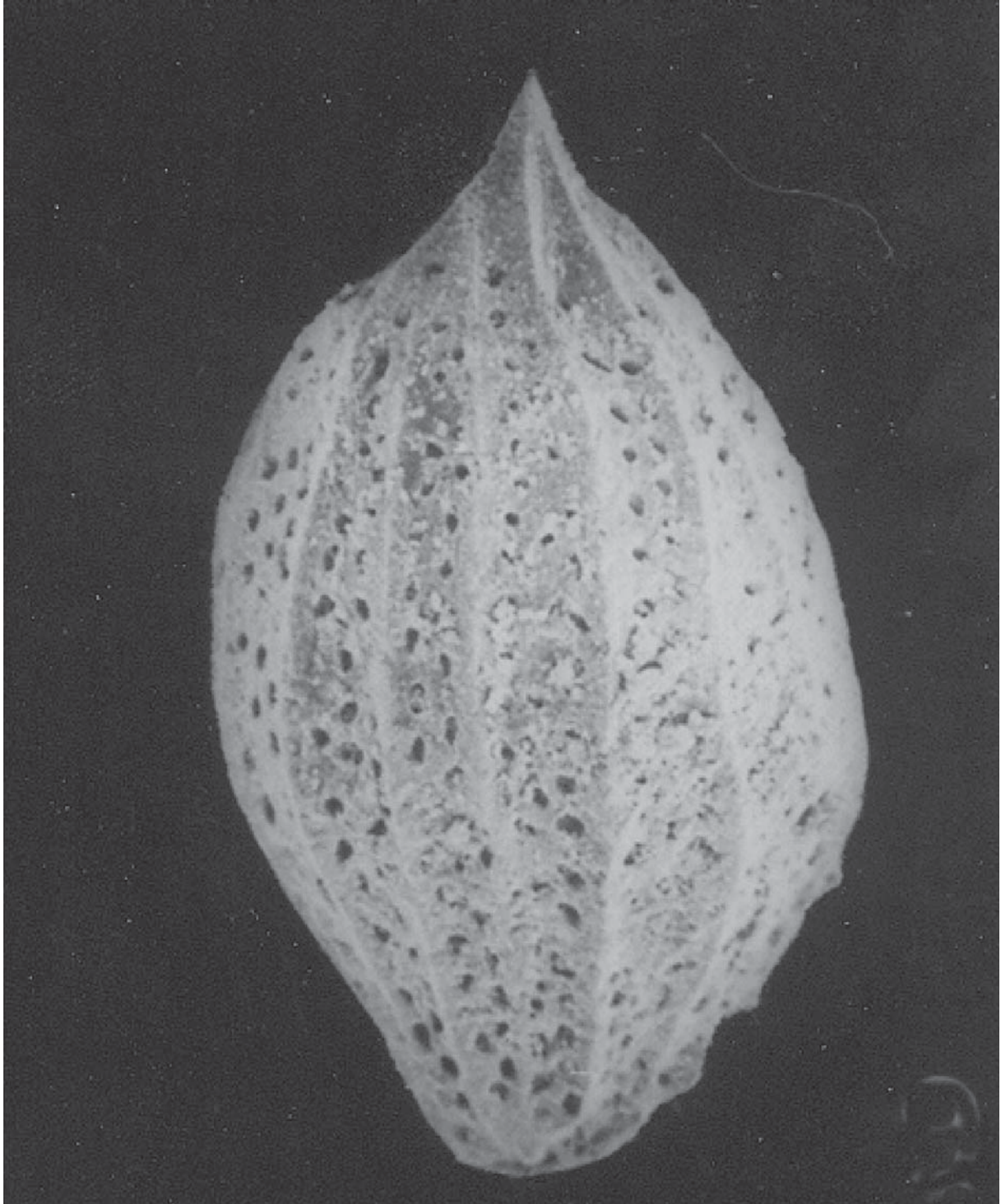
INHALT

1	Einleitung	7
1.1	Forschungsfelder der Paläontologie	8
1.2	Die Bedeutung der Mikropaläontologie	11
1.3	Mikroskopische Untersuchungsmethoden in der Paläontologie	16
2	Coccolithophoriden	21
2.1	Allgemeine Bemerkungen	22
2.2	Biologie und Biostratigrafie der Coccolithophoriden	23
2.3	Präparation von Coccolithen für die Mikroskopie	28
2.4	Mikroskopie von Coccolithen	31
2.5	Beispiele weit verbreiteter Coccolithen	34
3	Conodonten	37
3.1	Allgemeine Bemerkungen	38
3.2	Systematik und Biostratigrafie der Conodonten	39
3.3	Wachstum der Conodonten und Biologie des Conodonten-Tieres	43
3.4	Präparation und Mikroskopie von Conodonten	45
3.5	Beschreibung ausgewählter Conodonten-Arten	47
4	Ostrakoden	51
4.1	Allgemeine Bemerkungen	52
4.2	Systematik und Biostratigrafie der Ostrakoden	53
4.3	Biologie und Ökologie der Ostrakoden	57



4.4 Präparation und Mikroskopie fossiler Ostrakodenschalen	63
4.5 Beispiele fossiler Ostrakoden	64
5 Foraminiferen	67
5.1 Allgemeine Bemerkungen	68
5.2 Biologie und Ökologie der Foraminiferen	69
5.3 Paläontologische Bedeutung der Foraminiferen	73
5.4 Präparation und Mikroskopie von Foraminiferen	74
5.5 Beispiele fossiler Foraminiferen	76
6 Radiolarien	81
6.1 Allgemeine Bemerkungen	82
6.2 Biologie und Ökologie der Radiolarien	83
6.3 Bedeutung der Radiolarien für die Paläontologie	86
6.4 Präparation und Mikroskopie von Radiolarien-Skeletten	91
6.5 Beispiele weit verbreiteter planktonischer Radiolarien	92
7 Diatomeen	95
7.1 Allgemeine Bemerkungen	96
7.2 Biologie und Ökologie der Diatomeen	97
7.3 Paläontologie der Diatomeen	102
7.4 Präparation und Mikroskopie von Diatomeen	104
7.5 Ausgewählte fossile Diatomeen	106
Schlussbemerkungen	111
Literatur	117

1 | Einleitung



(*Protunuma fusiformis*, Bathonium-Tithonium, Jura)



KAPITEL 1

Einleitung

1.1 Forschungsfelder der Paläontologie

Der Begriff der Paläontologie, was zu deutsch so viel wie die „Lehre von den alten Lebewesen“ bedeutet, wurde erstmalig im Jahre 1822 von den französischen Wissenschaftlern D. de Blainville und A. Brogniard gebraucht, die sich mit den zahlreichen Versteinerungen im Pariser Becken konfrontiert sahen. Zuvor hatte man dieses Forschungsgebiet schlicht und einfach als „Petrefaktenkunde“, also die Lehre von den Versteinerungen, bezeichnet und sie als Hilfswissenschaft innerhalb der längst etablierten Geologie betrachtet. Nach moderner Sichtweise repräsentiert die Paläontologie die Wissenschaft von den Lebewesen der Vorzeit, wobei als Vorzeit das so genannte Prä-Holozän, also die Zeit vor der geologischen Gegenwart (= Holozän) anzusehen ist (Krumbiegel & Walther, 1977; Lehmann, 1985; Ziegler, 1972, 1981).

Die hauptsächlichen Untersuchungsobjekte der Paläontologie sind die Fossilien, wobei es sich in der Mehrzahl um Versteinerungen von Lebewesen handelt. Der Fossilbegriff blickt im Gegensatz zum Terminus der Paläontologie selbst auf eine relativ lange Tradition zurück, war es doch Georg Agricola (1494–1555), der diesen ins Leben rief. Damals wurden zahlreiche Gegenstände wie Mineralien, Artefakte oder steinzeitliche Werkzeuge als Fossilien aufgefasst, welche mit der Bezeichnung nach gegenwärtiger Auffassung rein gar nichts zu tun haben. Die moderne Paläontologie bezieht nämlich den Namen Fossil lediglich auf Reste vorzeitlicher Lebewesen (Körperfossilien) und deren Lebensspuren (Spurenfossilien). Die bereits oben angesprochenen Versteinerungen stellen keineswegs die einzige Ausprägung von Fossilien dar; auch nicht petrifizierte Relikte wie Schuppen, Hautreste oder erhaltene Weich-



teile sind mit diesem Begriff zu belegen (Krumbiegel & Walther, 1977; Thenius, 1981; Lehmann, 1985; Lehmann & Hillmer, 1988).

Der Fossilbegriff ist nicht nur in Verbindung mit ausgestorbenen Tier- und Pflanzenarten zu sehen. Viele noch heute existente Spezies sind uns auch als Versteinerungen überliefert, wodurch uns zu verstehen gegeben wird, dass diese bereits in früheren Abschnitten der Erdgeschichte entsprechende Biotope besiedelten. Umgekehrt sind nicht alle ausgestorbenen Lebewesen in Form von Fossilien dokumentiert. Dies ist vor allem dann der Fall, wenn es sich bei einer nicht weiter fortbestehenden Art um einen nur sehr kleinräumig verbreiteten oder von Fossilisationsprozessen unberührten Organismus handelt. Das Studium von Fossilien stößt sowohl in den Bio- als auch in den Geowissenschaften auf vermehrtes Interesse, weshalb sich die Paläontologie als Bindeglied zwischen diesen beiden Forschungsbereichen betrachten darf. Basierend auf diesem Umstand besteht vor allem im angloamerikanischen Raum der Trend, den Altbegriff der Paläontologie in die modernere Bezeichnung der „Geobiologie“ umzubenennen (Thenius, 1981).

Die paläontologische Forschung hat vor allem in den vergangenen 60 Jahren deutlich an Vielfalt gewonnen. Generell lässt sich dieses Wissenschaftsgebiet in die Allgemeine, Systematische und Angewandte Paläontologie untergliedern. Aufgabe der Allgemeinen Paläontologie ist die Vermittlung jener Wissensbasis und Methoden, welche hinter der erfolgreichen Dokumentation von Fossilfunden stehen. Die Spezielle Paläontologie beschäftigt sich indes mit der Einordnung der Fossilien in das biologische System; sie gliedert sich demzufolge in die Paläozoologie und Paläobotanik. Letzteres Forschungsfeld wurde in den 1960er und 1970er Jahren durch die so genannte Palynologie, also die Lehre von den fossilen Pollenkörnern und Sporen, erweitert. Die Angewandte Paläontologie versucht, anhand jener aus der Fossildokumentation gewonnenen Erkenntnisse Schlüsse in Bezug auf zahlreiche Fragestellungen



zu ziehen. So interessiert man sich etwa im Rahmen der Biostratigrafie für die Datierung von Gesteinsschichten mithilfe des darin enthaltenen Fossilbestandes. Hier gilt jener auf M. Lister und W. Smith zurückgehende Leitsatz, wonach jede Zeit über ihre charakteristischen Versteinerungen verfügt. Ein ideales Funktionieren der Biostratigrafie setzt freilich voraus, dass sich bei ungestörter Lagerung der Sedimente deren älteste Einheiten an der Basis, die jüngsten hingegen ganz oben befinden. Eine weitere Bedingung dieses Zweiges der Angewandten Paläontologie ist das Vorhandensein so genannter Leit- oder Indexfossilien, worunter man Fossilien versteht, welche für einen bestimmten Gesteinshorizont charakteristisch sind. Als weitere Disziplin der Angewandten Paläontologie gilt die Mikropaläontologie, also die gezielte Beschäftigung mit Mikrofossilien. Auch sie setzt sich mit Fragen der Datierung von Gesteinsschichten auseinander, hat darüber hinaus aber auch in der Rohstoffexploration einen beträchtlichen Stellenwert erlangt (siehe unten). Zuletzt seien noch die Paläogeografie und Paläoklimatologie als angewandte Disziplinen der Paläontologie genannt. Ersteres Forschungsfeld ist darum bemüht, anhand von Fossilfunden das genaue Verbreitungsgebiet einer Spezies zu rekonstruieren, wohingegen sich zweiteres Forschungsfeld mit der Nachbildung jener klimatischen Bedingungen beschäftigt, welche zu Lebzeiten einer bestimmten Art vorgeherrscht haben. Das rekonstruktive Element stellt überhaupt einen Brennpunkt der paläontologischen Wissenschaft dar und lässt sie umsomehr zu einer unentbehrlichen Disziplin innerhalb der Biowissenschaften geraten. Nach Ansicht von Erich Thenius war der Paläontologie diese Signifikanz nicht von jeher beschieden; noch zu Zeiten eines Charles Darwin etwa konnte man sich den Übergang von fischartigen Lebensformen zu amphibischen oder von amphibischen Formen zu reptilienartigen nicht erklären und führte demzufolge den Begriff der „missing links“ ein. Dieser wurde im Zuge des paläontologischen Aufstiegs, welcher unter anderem zu einer Lösung der

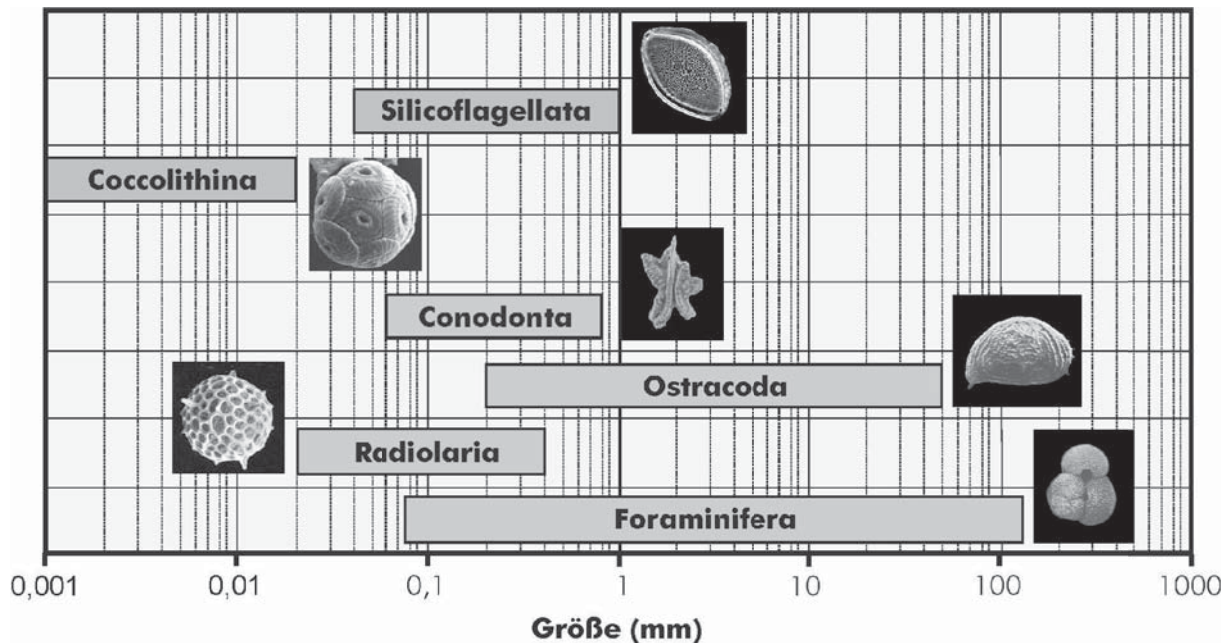
Problematik führte, durch die Bezeichnung „connecting links“ ersetzt (Thenius, 1976, 1981; Müller, 1976; Krumbiegel, 1976; Lehmann, 1985).

1.2 Die Bedeutung der Mikropaläontologie

Die Begründung der Mikropaläontologie geht auf die Mitte des 19. Jh. zurück, als sich vor allem A. D’Orbigny, C. G. Ehrenberg und A. E. Reuss mit der Studie von Mikrofossilien und deren paläontologischer Verwertbarkeit befassten. Unter Mikrofossilien sind im Allgemeinen erdgeschichtlich überlieferte Reste von Kleinstlebewesen zu verstehen, die nur mit dem Lichtmikroskop oder – im Extremfall – mit dem Elektronenmikroskop studiert werden können. Zu den tierischen Mikrofossilien zählen unter anderem Foraminiferen, Radiolarien, Ostrakoden und Conodonten, wohingegen Coccolithen und Silicoflagellaten als Vertreter pflanzlicher Mikrofossilien zu betrachten sind. Der Umstand, dass Coccolithen hinsichtlich ihres Durchmessers nochmals um ein bis zwei Größenordnungen unterhalb der anderen Mikrofossilien rangieren, hatte die Einführung der Bezeichnung „Nannofossilien“ (gr. *nannos* = Zwerg) für diese Organismengruppe zur Folge (Abb. 1).

Einer moderneren Definition zufolge erfährt die Mikropaläontologie eine Erweiterung insofern, als sie je nach Zusammensetzung der Mikrofossilien in vier Studienbereiche unterteilt wird (Brasier, 1980): Der erste Bereich befasst sich demnach mit Fossilien aus Kalziumkarbonat (CaCO_3), zu denen Coccolithen, Foraminiferen und Ostrakoden zählen. Im zweiten Bereich erfolgt dem gegenüber die Bearbeitung von phosphatischen Mikrofossilien wie Conodonten, Ichtyolithen (alle Arten von Fischresten) und Scolecodonten („Wurmzähne“). In der dritten Gruppe werden silikatische Mikrofossilien einer detaillierten Betrachtung unterzogen; hierzu zählen Radiolarien, Silicoflagellaten, ebenfalls einige Scolecodonten und Skelettnadeln von Schwämmen. Der vierte Bereich schließlich hat die Studie organischer Mikrofossilien zum Ziel und

fällt über weite Strecken mit der in Abschnitt 1.1 erwähnten Palynologie zusammen. Hauptsächliche Objekte des Interesses sind hier Pollen, Sporen, so genannte Chitinozoen, worin man die Eibehältnisse von marinen Invertebraten vermutet, wiederum Scolecodonten und Überreste von Pilzen.



1 | Größenbereiche einzelner Mikrofossilien: Während Foraminiferen und Ostrakoden über 1 mm groß werden können, bleiben die anderen Mikroorganismen mehr oder weniger deutlich unterhalb dieses Größenwertes.

Die moderne Mikropaläontologie bedient sich mittlerweile einer Vielzahl an Methoden, um gezielte und anderen Disziplinen dienliche Schlussfolgerungen ziehen zu können. Am Anfang jeder Studie stehen die Beprobung des fossilhaltigen Sediments oder Gesteins und die Extraktion von deren Fossilinhalt mithilfe verschiedener physikalischer und chemischer Labortechniken. Dazu zählen etwa die Siebung des zerkleinerten Gesteinsgutes, Dichtentrennung durch Zentrifugation oder in Schwereflüssigkeiten sowie die chemische Lösung unerwünschter mineralischer beziehungsweise organischer Fraktionen. Das aus den Vorgängen erhaltene Konzentrat aus den gewünschten Mikrofossilien wird nach entsprechender Präparation einer mikroskopischen Doku-

mentation zugeführt, wobei je nach Größe einzelner Studienobjekte entweder der licht- oder der elektronenmikroskopische Weg zu beschreiten ist (siehe Abschnitt 1.3). Die Mikroskopie besitzt zwei unterschiedliche Aufgaben: Einerseits dient sie der Identifikation und Quantifikation einzelner Taxa, andererseits lassen sich mit ihrer Hilfe strukturelle Detailuntersuchungen durchführen, welche zur Klärung bestimmter Fragestellungen notwendig erscheinen. Mikrofossilien treten sehr häufig in großer Anzahl in einzelnen Proben auf, so dass der Nachweis von mehreren hundert Arten in einer einzelnen Probe gar keine Seltenheit darstellt. Dieser Artenreichtum setzt zum einen fortgeschrittene taxonomische Kenntnisse voraus, hat zum anderen jedoch auch den Vorteil, ausführliche und gut gesicherte Statistiken zu erhalten, die etwa den Eingang in die multivariate Analyse ermöglichen (Lehmann, 1985).

Die Hauptanwendung der Mikropaläontologie besteht darin, einzelne Fossilien hinsichtlich ihres Wertes für die Biostratigrafie zu klassifizieren. Dieser Prozess wird hier unter anderem dadurch erleichtert, dass Mikrofossilien über teils extreme Abundanzen sowie über einen großen Verbreitungsradius verfügen. Zudem zeichnen sie sich durch ihr teils rasches Auftreten und Verschwinden innerhalb eines stratigrafischen Horizonts aus. All diese Eigenschaften tragen letztendlich dazu bei, dass petrifizierte Mikroorganismen nahezu ideale Leitfossilien darstellen können. Unter jenen in den folgenden Kapiteln behandelten Kleinstlebewesen besteht eine große Fülle an Leitfossilien, wobei die jeweiligen Organismengruppen unterschiedliche Zeiträume abdecken. Während Foraminiferen, Radiolarien, Conodonten und Ostrakoden seit dem Paläozoikum dokumentiert sind, können Coccolithen und Silicoflagellaten vornehmlich seit dem Meso- und Känozoikum auf der Erde angetroffen werden (Abb. 2). Die biostratigrafische Bedeutung von Mikrofossilien wird noch zusätzlich durch den Umstand bestärkt, dass diese sowohl planktonische als auch benthische Habitate zu besiedeln vermögen und somit einem weiteren

Rahmen an Fazies oder Paläoenvironments zugehörig sind (Brasier, 1980; Müller, 1980, 1981; Thenius, 1981; Ziegler, 1981).

Geologische Gliederung		Foraminifera	Radiolaria	Ostracoda	Conodonta	Coccolithina	Silicoflagellata
Ära	System						
Känozoikum	Quartär						
	Tertiär						
Mesozoikum	Kreide						
	Jura						
	Trias						
Paläozoikum	Perm						
	Karbon						
	Devon						
	Silur						
	Ordovizium						
	Kambrium						

2 | Zeitliches Auftreten einzelner Mikroorganismen, welches für biostratigrafische Untersuchungen als essenzielle Bewertungsbasis gilt. Für Foraminiferen, Radiolarien, Ostrakoden und Conodonten ist ein Auftreten seit dem Paläozoikum gesichert, wohingegen die übrigen Organismengruppen seit dem Meso- beziehungsweise Känozoikum die Erde besiedeln (Lehmann & Hillmer, 1988).

Neben der Funktion von Mikrofossilien in der Biostratigrafie ist insbesondere deren Wert als Indikatororganismen in der Paläoökologie hervorstechend. Diese Zeigerfunktion kommt vor allem jenen Fossilien zu, welche in Tiefseesedimenten zur Konservierung gelangten; derartige Sedimentschichten blei-

ben von äußeren Einflüssen weitgehend ungestört und zeichnen jene globalen Umweltbedingungen auf, welche innerhalb unterschiedlich langer Zeitskalen vorgeherrscht haben. Dies lässt sich anhand eines einfachen Beispiels recht klar darlegen: Sind in einer Sedimentschicht vornehmlich kaltstenotherme (kälteliebende) Mikroorganismen anzutreffen, so darf innerhalb jenes vom Stratum abgedeckten Zeitraumes eine geringere Wassertemperatur und – als Folge dessen – auch eine reduzierte Temperatur der Lufthülle angenommen werden. Umgekehrt deuten wärmeliebende Spezies, welche in vermehrtem Maße in einem geologischen Horizont angetroffen werden, auf ein warmes Klima hin, das während der Bildung der Sedimentlage vorherrschte.

Die Paläoökologie steht sehr häufig in Assoziation mit der Paläogeografie, deren hauptsächliche Aufgabe in der Verortung einzelner Landmassen in den verschiedenen Erdzeitaltern besteht. Man weiß heute, dass die einzelnen Kontinente, wie sie gegenwärtig auf der Landkarte ersichtlich sind, aus einem gewaltigen Urkontinent, Pangäa, hervorgegangen sind und durch geodynamische Prozesse zu ihrem mehr oder weniger eigenständigen Dasein gelangten. Diese kontinentalen Bewegungsabläufe folgen seit frühesten erdgeschichtlichen Zeiten einem Zyklus, so dass in ferner Zukunft wiederum mit der Vereinigung und dem nachfolgenden Auseinanderbersten der Landmassen zu rechnen ist. Durch Mikrofossilfunde in geologisch klar einordenbaren Gesteinshorizonten kann rückgeschlossen werden, dass zu gegebenem Zeitpunkt an entsprechendem Ort marine oder limnische Umweltbedingungen vorgeherrscht haben; zudem lässt sich feststellen, auf welcher geographischen Breite sich die Lokalität zur Zeit der Sedimententstehung befunden hat. Somit liegen zwei wesentliche Parameter vor, welche in die Rekonstruktion der Kontinentaldrift einfließen können (Ager, 1963; Hecker, 1965; Müller, 1976; Thenius, 1976, 1981; Lehmann & Hillmer, 1988).



Als wohl bedeutendster Anwendungsbereich der Mikropaläontologie gilt seit einigen Jahrzehnten die Lagerstättenkunde und hier vor allem die Exploration fossiler Rohstoffe wie Erdöl und Erdgas. Von erhöhtem Wert für die Erkundung von Lagerstätten sind insbesondere die kalkschaligen Mikroorganismen, da sich kalzitisches Sedimentgestein unter anderem infolge unterschiedlicher Lösungsprozesse durch die Bildung von Poren und größeren Hohlräumen auszeichnet, die den fossilen Rohstoffen als mehr oder minder gut erreichbare Depots dienen können. Die Beprobung von derartigen Lokalitäten erfolgt in der Regel durch so genannte Spülbohrungen, bei denen das Bohrgut unter Zuhilfenahme von unter hohem Druck stehendem Wasser zutage gefördert wird. Als Ausgangssubstanz dienen die organischen Zellkörper der planktonischen oder seltener benthischen Mikroorganismen, welche eine dauerhafte und teils extreme Akkumulation im Sediment erfahren und einem langwierigen, von den jeweils vorherrschenden Druck- und Temperaturbedingungen bestimmten Umwandlungsprozess unterzogen werden. Am Ende dieses Vorganges, der unter anderem in der Verflüssigung und Sublimation der organischen Substanz sowie in der Bildung unterschiedlicher Kohlenwasserstoffketten besteht, kommt es zur Ansammlung von Erdöl und/oder Erdgas in so genannten Rohstofffallen, die je nach Größe über eine mehr oder weniger hohe Erergiebigkeit verfügen (Gothan & Weyland, 1973; Thenius, 1981).

1.3 Mikroskopische Untersuchungsmethoden in der Paläontologie

Die Studie von Mikrofossilien lässt sich nur unter Verwendung optischer Vergrößerungsgeräte erfolgreich durchführen. Für den Hobbyforscher stellen hier Vergrößerungsglas und Lichtmikroskop (LM) entsprechende Apparaturen der Wahl dar, während die professionelle Forschung vermehrt den Gang zum

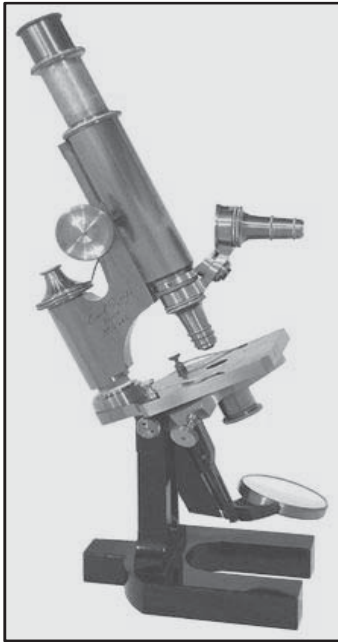
Rasterelektronenmikroskop (REM) unternimmt. Die Entwicklung des Lichtmikroskops blickt bereits auf eine fast 400 Jahre währende Tradition zurück, war es doch ein gewisser Francesco Stelluti, der im Jahre 1630 die erste mikroskopische Zeichnung anfertigte. Die Konzeption des zusammengesetzten Mikroskops mit Frontlinse (= Objektiv) und Okular wurde im späten 17. Jh. vor allem durch den Niederländer Christiaan Huygens und den Briten Robert Hooke vorangetrieben, wobei man sich jedoch mit 50-facher Vergrößerung zu begnügen hatte und das entstandene Bild zudem noch zahlreiche Abbildungsfehler aufwies. Dem Niederländer Antoni van Leeuwenhoek gelang an der Wende vom 17. zum 18. Jh. die Herstellung einer derart sphärischen Linse, dass er mit ihr alleine eine Vergrößerung von 270-fach erreichte und damit in den Mikrokosmos der Bakterien vorzudringen vermochte. Auch der Engländer Robert Brown war imstande, mit einem einfachen, aus einer einzelnen Linse bestehenden Mikroskop in kleinste Bereiche vorzustößen; er entdeckte unter anderem den Zellkern und die nach ihm benannte Brown'sche Molekularbewegung. Signifikante technische Fortschritte des zusammengesetzten Mikroskops sind untrennbar mit dem Namen Ernst Abbe verbunden, der 1873 die physikalischen Grundlagen der modernen Lichtmikroskopie schuf. Abbes hauptsächlicher Erfolg bestand darin, Glaslinsen durch spezielle Schleiftechniken an ihr durch die Gesetze der Beugung vorgegebenes Auflösungsmaximum heranzuführen und damit schlagartig wesentlich höhere Vergrößerungen zu erzielen. Die Produktion jener auf Abbes Theorien basierenden Lichtmikroskope erfolgte in den neu gegründeten optischen Werkstätten von Carl Zeiss in Jena. Neben Abbe selbst trugen auch noch Otto Schott mit der Entwicklung spezieller optischer Gläser und August Köhler mit der Konzeption eines spezifischen Beleuchtungsapparates zum bis heute anhaltenden Erfolg des Lichtmikroskops bei (Michel, 1950; Appelt, 1959; Ehringhaus & Trapp, 1967; Gerlach, 1985; Nultsch, 1995; Abb. 3).



Der Eingang der lichtmikroskopischen Technik in die Paläontologie ist etwa in die zweite Hälfte des 19. Jh. zu datieren und steht im Zusammenhang mit jener bereits im vorigen Abschnitt erwähnten Erforschung unterschiedlichster Mikrofossilien. Erstmals bestand durch Verwendung optischer Hilfsmittel die Möglichkeit, genaue morphologische Studien der einzelnen benthischen und planktonischen Objekte durchzuführen und deren Ergebnisse anhand detaillierter Skizzen und Zeichnungen festzuhalten. Als in dieser Hinsicht besonders eifrig hat sich der deutsche Biologe Ernst Haeckel erwiesen, der von den 1860er Jahren an mehrere, auf exzellenten Zeichnungen gründende Bestimmungsatlanen für fossile Mikroorganismen zur Veröffentlichung gebracht und damit der wissenschaftlichen Nachwelt einen unschätzbaren Dienst erwiesen hat. Bis heute finden die Haeckel'schen Studien vor allem in der paläontologischen Lehre ihre breite Verwendung. Die Lichtmikroskopie ist heutzutage aus vielen Bereichen der Paläontologie nicht mehr weg zu denken, wobei die Verwendung von Durchlicht- und Auflichtapparaturen in nahezu gleichem Maße erfolgt. Als spezielle Geräte mit vermehrtem Gebrauch in der Paläontologie gelten das Stereomikroskop, mit dessen Hilfe ein verbesserter dreidimensionaler Eindruck vom betrachteten Objekt gewonnen werden kann, das Messmikroskop für eventuelle morphometrische Analysen von Kleinstfossilien sowie das immer mehr in Mode kommende Computermikroskop, bei dem die Bildverarbeitung direkt über den via USB-Kabel angeschlossenen PC durchgeführt werden kann.

Die Entwicklung der Elektronenmikroskopie blickt auf eine etwa 75 Jahre lange Geschichte zurück und ist untrennbar mit dem Namen Ernst Ruska verbunden. Bei der Konzeption einer Messapparatur für die Hochspannungsphysik stieß der Ingenieur durch Zufall auf das Prinzip der Abbildung von Kleinstobjekten durch einen mithilfe von magnetischen Linsen fokussierten Elektronenstrahl. Diese physikalischen Grundlagen fanden zunächst in der so genannten

Transmissionselektronenmikroskopie, bei welchem dünne Schnitte eines Objektes von den Elektronen „durchleuchtet“ werden, ihre Realisation. Später wurde noch zusätzlich das Rasterelektronenmikroskop entwickelt, das zur Abtastung der Objektoberfläche und deren Strukturerkundung dienlich ist und seit den 1960er Jahren auch zum methodischen Standardrepertoire der Mikropaläontologie zu zählen ist (Brasier, 1980; Gerlach, 1984; Burck, 1988).

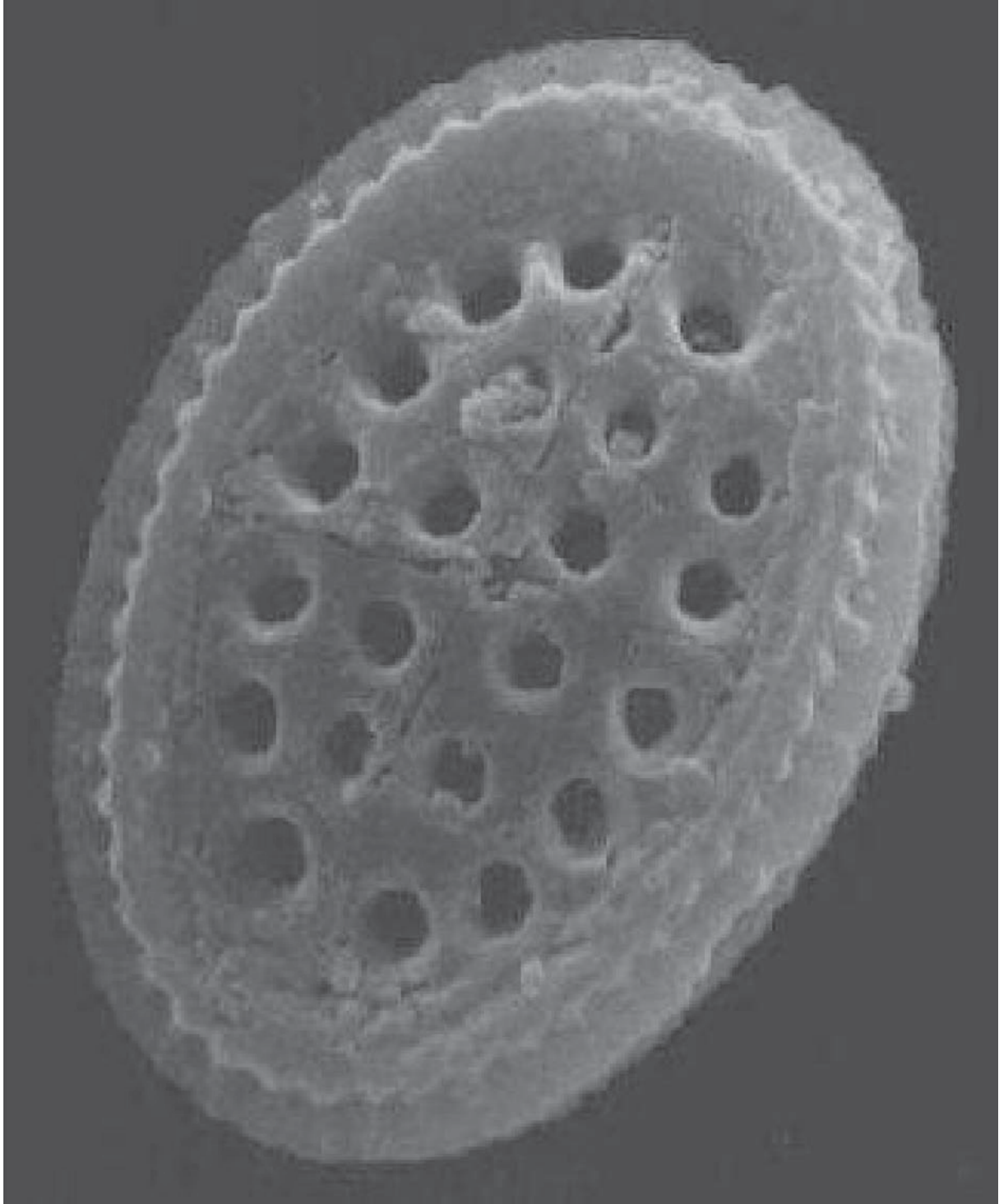


3 | Erstes nach den Ideen von Ernst Abbe gebautes Lichtmikroskop der optischen Werkstätten von Carl Zeiss in Jena. Die Anfertigung der Glaslinsen basierte auf einem Konzept von Otto Schott, während August Köhler für die Entwicklung einer geeigneten Beleuchtung verantwortlich zeichnete.

Die moderne mikropaläontologische Bestimmungsliteratur basiert nahezu ausschließlich auf elektronenmikroskopischem Bildmaterial; erst die hoch auflösende Visualisierungstechnik des Rasterelektronenmikroskops lässt die in vielen Fällen auf winzigen strukturellen Kriterien gründende Unterscheidung zweier Spezies zu. Neuere mikroskopische Entwicklungen tendieren in Richtung einer zunehmenden Ablösung des traditionellen Graustufenbildes durch kontraststärkere Farbbilder; zudem hat in den vergangenen Jahrzehnten immer mehr der PC im Rahmen der Bilddarstellung und -verarbeitung Platz gegriffen, wodurch sich die Möglichkeiten der Visualisierung exponentiell vermehrt haben. In Zukunft ist wohl damit zu rechnen, dass die dreidimensionale Bildgebung - sei es durch stereologische oder holografische Verfahren - zur Standardmethode in der Mikropaläontologie avanciert.



2 | Coccolithophoriden



(*Arkhangelskiella specillata*, Eozän bis heute)



KAPITEL 2

Coccolithophoriden

2.1 Allgemeine Bemerkungen

Bei Coccolithophoriden handelt es sich um einzellige autotrophe Algen vom Stamm der Haptophyta (Klasse: Prymnesiophyceae), welche ihren Zellkörper mit einer aus feinsten Kalzitplättchen aufgebauten Kugel umhüllen. Die plättchenförmigen Bestandteile werden als so genannte Coccolithen bezeichnet, wohingegen die daraus zusammengesetzte Kugel unter dem Terminus Coccosphäre in der Wissenschaft geläufig ist. Seit Lohmann (1902) werden in Sedimenten und Gesteinen konservierte Schalenreste dieser Organismen im Allgemeinen unter der Bezeichnung Nannofossilien (gr. *nánnos* = Zwerg) zusammengefasst, was darauf zurückzuführen ist, dass sich einzelne Coccolithen beziehungsweise Coccosphären im Gegensatz zu Mikrofossilien wie Foraminiferen, Ostrakoden, Diatomeen oder Conodonten dem Auflösungsvermögen von Lupe und Stereomikroskop entziehen. Ihre Größe beträgt nämlich in der Regel nur wenige Mikrometer (Dixon, 1900; Kamptner, 1954; Paasche, 1962, 1968; Gartner & Burky, 1969; Tappan, 1980; Lehmann & Hillmer, 1988; Bown, 1998; Sturm, 2008, 2015).

Nach dem Absterben der planktonischen Algen bleibt die Coccosphäre entweder zur Gänze erhalten oder wird im Zuge des Absinkens auf den Meeresgrund in ihre Einzelbestandteile aufgetrennt. Sofern die Schalenkomponenten nicht unter die so genannte Karbonatkompensationstiefe, welche sich in etwa 3.500 m Tiefe befindet, absinken, können sie sich auf dem Meeresboden ansammeln und – im Falle des massenhaften Auftretens der Algen – sogar als wesentliche gesteinsbildende Komponenten auftreten (Lehmann & Hillmer, 1988; Sturm, 2015). In der Paläontologie besitzen Coccolithen einen zum

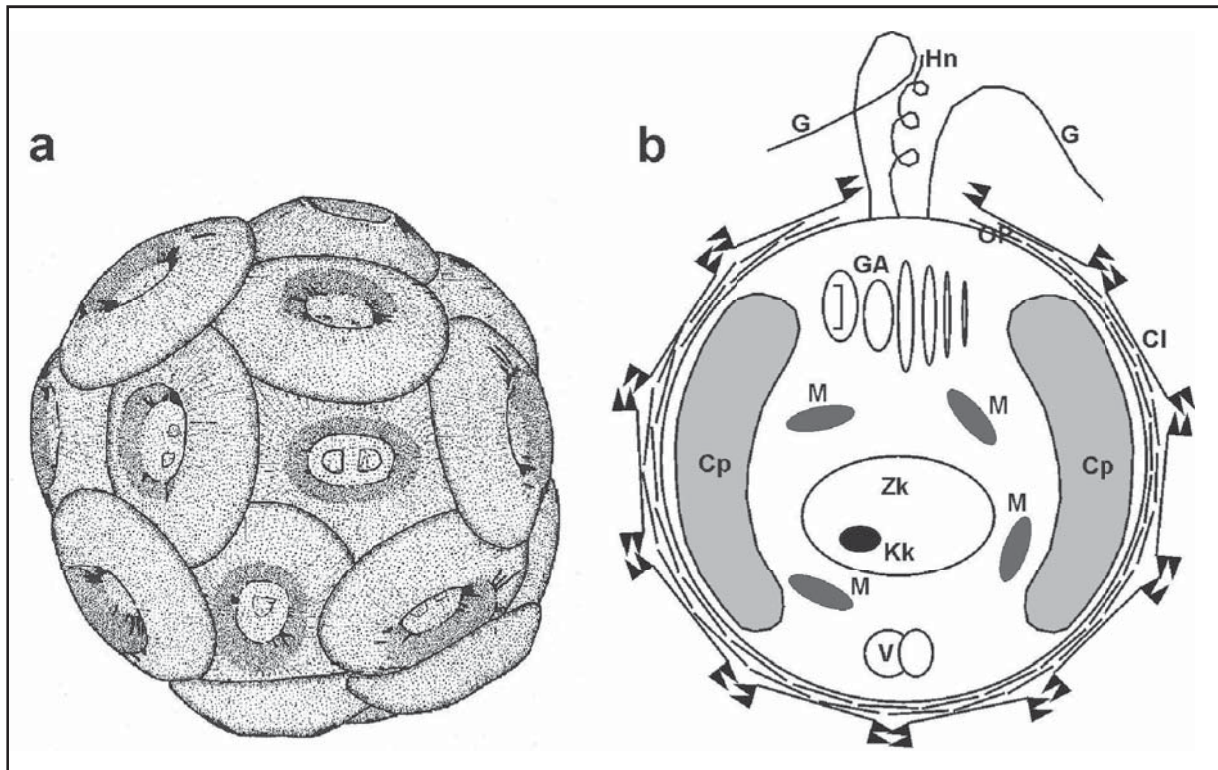
Teil erheblichen biostratigrafischen Wert, da ihre Form artbestimmend ist und zahlreiche Spezies zudem den Rang eines Leitfossils bekleiden. Diese Tatsache stellte letztlich auch einen wesentlichen Grund dafür dar, dass die Coccolithophoriden-Forschung von den 1960er Jahren an einen rasanten Aufschwung nahm (Black & Barnes, 1961; Paasche, 1962; Black, 1968).

2.2 Biologie und Biostratigrafie der Coccolithophoriden

In Hinblick auf die biologische Systematik lassen sich die Coccolithophoriden in zwei große Gruppen unterteilen, wobei die erste Gruppe Coccolithen ausbildet, welche aus in Größe und Form identischen Kalzitkristallen bestehen (Holococcolithen; Abb. 3a), wohingegen die zweite Gruppe Coccolithen aus unterschiedlich gestalteten Kalzitkristallen zum Vorschein bringt (Heterococcolithen; Lehmann & Hillmer, 1988). Während die Nannofossilien fast ausschließlich der ersten Kategorie zuzuordnen sind, zeichnen sich rezente Coccolithophoriden während der immotilen Phase ihres Lebenszyklus durch die Ausformung von Heterococcolithen aus (Bown, 1998; Sturm, 2008).

Die gegenwärtig in den Weltmeeren anzutreffenden Coccolithophoriden unterscheiden sich von anderen planktonischen Algen bezüglich eines morphologischen Details: Neben den beiden regulären, der Fortbewegung dienenden Flagellen verfügen sie über einen dritten, spiralförmig gewundenen Anhang, der in Fachkreisen die Bezeichnung Haptonema („Haftfaden“) trägt (Abb. 3b). Diese Anhangstruktur weist in Bezug auf ihren Internbau deutliche Differenzen zu den herkömmlichen Geißeln (9+2-Struktur) auf. Auch die basale Verbindung des Haptonemas mit dem Zellkörper zeigt im Vergleich zu den Flagellen einige Eigenarten. Über die genaue Funktion dieses Anhangs ist man sich bislang noch nicht ganz im Klaren; vermutlich dient er zur Festheftung an größere planktonische Organismen oder zur gegenseitigen Aneinanderbindung während einer spezifischen Phase des Reproduktionszy-

klus. Im Zeitraum der immotilen Phase der Alge wird das Haptonema im Gegensatz zu den Geißeln nicht abgeworfen (Dodge, 1973; Abb. 4).

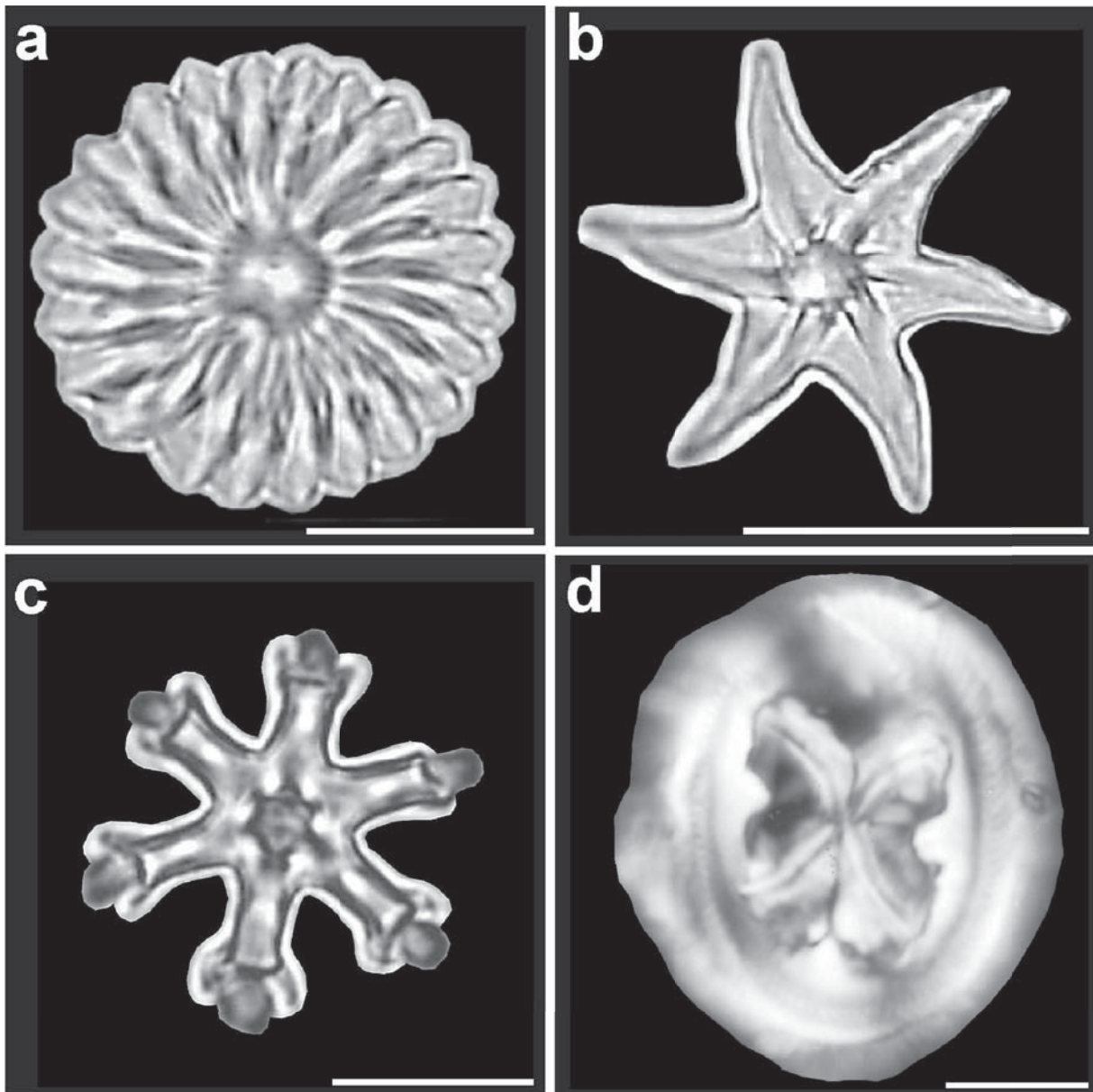


4 | a) Generelles Erscheinungsbild der Coccolithophoriden am Beispiel von *Coccolithus pelagicus* (Durchmesser: 5 μm); b) Allgemeiner Bauplan eines Coccolithophoriden (Abk.: Cl – Coccolith, Cp – Chloroplast, G – Geißel, GA – Golgi-Apparat, Hn – Haptonema, Kk – Kernkörperchen, M – Mitochondrium, OP – Organische Plättchen, V – Vakuole, Zk – Zellkern) (Sturm, 2015).

Im Zellkörper der Coccolithophoriden sind neben dem Zellkern, Mitochondrien, einer Vakuole und dem Golgi-Apparat vor allem zwei Chloroplasten enthalten. Diese verfügen einerseits über einen hohen Volumenanteil in der Zelle und stellen andererseits bewegliche Kompartimente zur bestmöglichen fotosynthetischen Nutzung des einfallenden Lichtes dar. Die Zellmembran wird bei zahlreichen Arten von winzigen organischen Plättchen eingehüllt, welche nach gegenwärtiger wissenschaftlicher Meinung als Vorlage für die Auskristallisation der Coccolithen dienen. Es darf mit einiger Sicherheit angenommen werden, dass die Ausformung der Kalzitplättchen einen lichtinduzier-

ten und -kontrollierten Prozess repräsentiert. Dies lässt sich etwa anhand der Spezies *Emiliania huxleyi* (Abb. 3a) nachweisen, deren Coccolithenproduktion innerhalb einer halben Stunde nach Einbringung der Alge in ein lichtdurchflutetes Medium startet; die Synthese einer vollständigen, aus 20 bis 30 Plättchen bestehenden Coccosphäre darf bei idealen Temperaturbedingungen nach 30 Stunden als abgeschlossen betrachtet werden (Paasche, 1962, 1968; Klaveness & Paasche, 1979; Bown, 1998; Sturm, 2008, 2015).

Aus fortpflanzungsbiologischer Sicht erweisen sich die Coccolithophoriden als durchaus interessante Studienobjekte, treten sie doch sowohl in einer haploiden Phase mit einfachem Chromosomensatz als auch in einer diploiden Phase mit doppeltem Chromosomensatz auf. Bei der diploiden Phase erfolgt die Reproduktion durch einfache mitotische oder durch meiotische Teilung, wohingegen sich die haploide Phase ausschließlich durch mitotische Teilung auszeichnet. Gemäß dem bisherigen Forschungsstand wird die Coccolithen produzierende Phase als diploid angesprochen; diese ist darüber hinaus zur asexuellen Fortpflanzung befähigt, wodurch ein rasches Wachstum der Algenpopulation in Perioden optimaler Umgebungsbedingungen erreicht werden kann. Im Idealfall führt diese überproportionale Vermehrung zur Ausbildung von so genannten Algenblüten. Die beweglichen haploiden Gameten vermögen im Gegensatz zu den diploiden Zellen keine Coccosphäre zu produzieren und werden wie im Falle höherer Organismen durch Meiose gebildet. Anhand der Studie einzelner Algenarten konnte die Erkenntnis gewonnen werden, dass sich die Gameten mitunter auch einer unbeweglichen benthischen Lebensweise annehmen. Die Fusion zweier Gameten (Syngamie) und damit verbundene sexuelle Reproduktion konnte bislang nur in seltenen Fällen dokumentiert werden, gilt jedoch aufgrund der Variation, welche in der DNA mancher Coccolithophoriden festgestellt werden konnte, als eine erwiesene Tatsache (Paasche, 1968; Rayment, 1980; Bown, 1998; Sturm, 2015).



5 | Lichtmikroskopische Aufnahmen der Kalzitplättchen von verschiedenen Coccolithophoridenarten: a) *Discoaster mul-tiradiatus*, b) *Discoaster lodoensis*, c) *Discoaster mirus*, d) *Chiasmolithus grandis* (Maßstriche: 2 μm ; Sturm, 2008, 2015).

Die Funktion der Coccolithen ist bis zum heutigen Tag mit etlichen Spekulationen verbunden. Mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit nimmt man an, dass die Coccosphäre eine Schutzhülle darstellt, welche die Algen vor Bakterien, physikalischen Einflüssen und Räubern bewahrt und zudem eine chemische Pufferzone ausbildet. Zudem funktioniert die Schale vermutlich als Auftriebskörper, wobei je nach Anzahl der ausgebildeten Kalzitplätt-

chen entweder ein Aufstieg oder ein Absinken im Wasserkörper herbei geführt werden kann. Diese autoregulative Bestimmung der Position innerhalb der Wassersäule dient in erster Linie dazu, eine Optimierung der Licht- und Nahrungsverfügbarkeit herbeizuführen. Gemäß einer weiteren Theorie dienen die Coccolithen der Lichtregulation, indem sie bei starker Sonneneinstrahlung, wie sie in geringeren Wassertiefen auftreten kann, als Reflektoren, bei schwacher Einwirkung des Lichtes hingegen als Refraktoren fungieren. Zuletzt sei noch die mögliche Funktion der Kalzitplättchen als Akkumulatoren biochemischer Stoffwechselprodukte genannt; hier nimmt man an, dass aus dem zellulären Metabolismus stammendes, überschüssiges Kalzium in Form von Kalziumkarbonat in den Coccolithen gespeichert wird, wodurch sich die Zelle des ionalen Ungleichgewichts entledigen und ihre biochemische Effizienz steigern kann (Paasche, 1968; Dodge, 1973; Morris, 1980; Raymont, 1980; Young, 1987; Lehmann & Hillmer, 1988; Bown, 1998; Sturm, 2008, 2015). Der bereits weiter oben angesprochene biostratigrafische Wert der Coccolithen liegt vor allem darin begründet, dass diese aufgrund ihrer Winzigkeit nur sehr geringe Angriffsflächen für alle Arten von mechanischen Einwirkungen darstellen. Darüber hinaus zeichnen sich rezente und fossile Coccolithophoriden durch ein weltweites Auftreten aus; die Algen sind in praktisch allen marinen Habitaten innerhalb der so genannten photischen Zone, also in den obersten 50 m der Wassersäule, anzutreffen. Die extreme Kleinheit der Kalzitplättchen hat auch zur Folge, dass bereits in geringen Sedimentmengen sehr hohe Individuenzahlen vorzufinden sind. Die Coccolithen-Biostratigrafie hat demzufolge mit niedrigen Probenquantitäten ihr Auslangen und ist dennoch befähigt, statistisch aussagekräftige Resultate abzuliefern. Die Nachteile der biostratigrafischen Nutzung von Nannofossilien bestehen hauptsächlich darin, dass Kalzit unterhalb der Karbonatkompensationstiefe einem raschen Lösungsprozess unterworfen ist, Kalziumkarbonat einer stetigen Rekristallisation

mit entsprechender Umbildung der Coccolithenform unterliegt und bei der Untersuchung einer hohen Anzahl an Samples die Gefahr signifikanter Probenkontaminationen gegeben ist (Bown, 1998; Sturm, 2015).

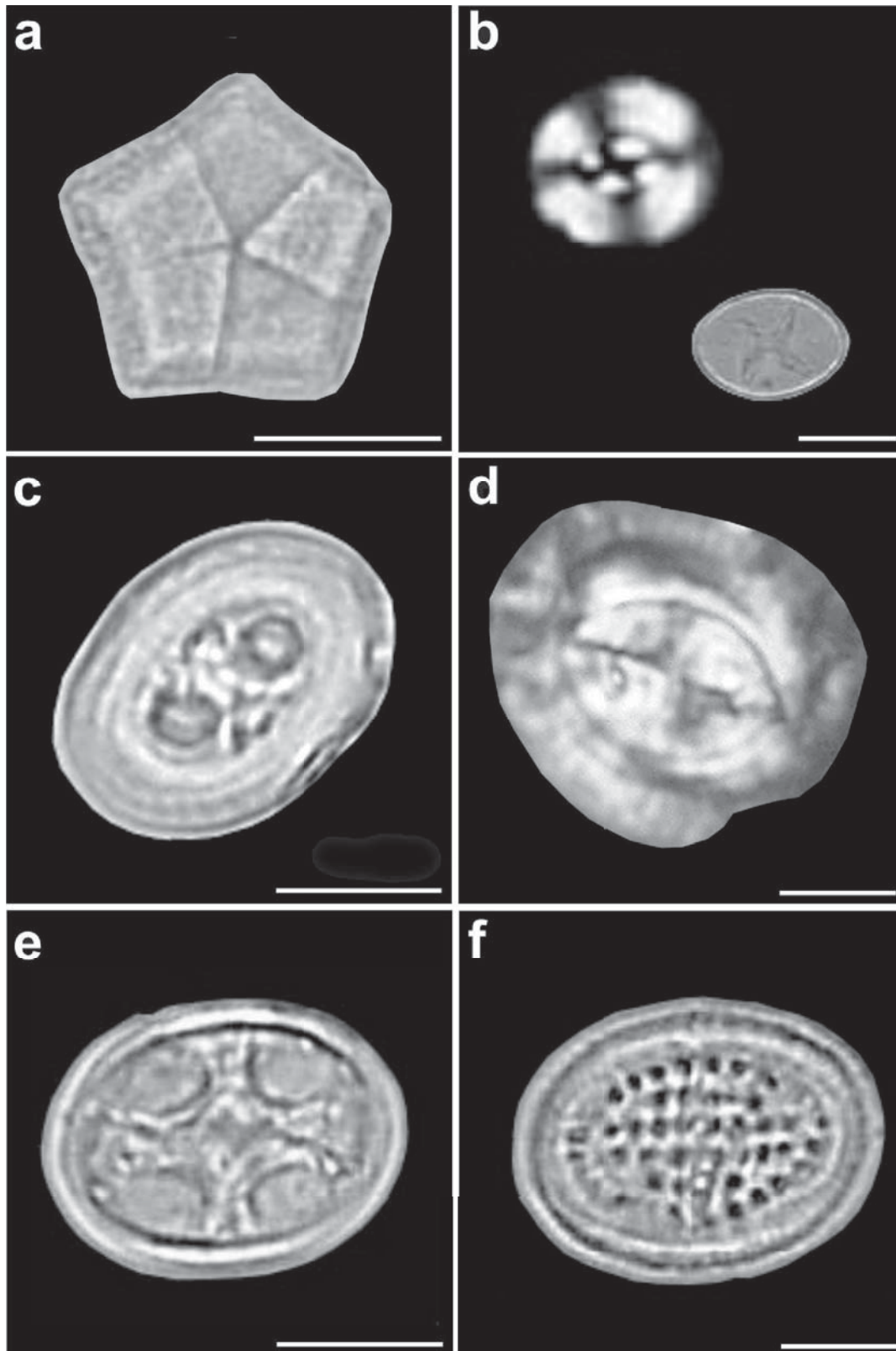
Auch wenn die Entdeckung der Coccolithen bereits nahezu 180 Jahre zurück datiert und in Verbindung mit Ehrenbergs legendärer Studie der Kreidefelsen auf der Insel Rügen steht, dauerte es bis in die 1960er Jahre, um sich des hohen biostratigrafischen Wertes der Nannofossilien bewusst zu werden. In der Frühzeit der Coccolithenforschung ging man zunächst der Frage nach, ob die Kalzitplättchen anorganischen oder organischen Ursprungs sind. Während Ehrenberg selbst keine Zweifel am anorganischen Ursprung der Coccolithen hegte, gelang Sorby in einer bahnbrechenden Publikation der Beweis für deren organische Herkunft (Sorby, 1861). Im Rahmen der HMS-Challenger-Expedition des Jahres 1872 glückte erstmals die Beprobung vollständig erhaltener Coccosphären aus den obersten Schichten der Wassersäule. Morphologische Untersuchungen führten zu der richtigen Erkenntnis, dass die Sphären das Außenskelett von autotrophen Kalkalgen darstellen. Die Biostratigrafie der 1960er Jahre und nachfolgenden Dekaden erhielt durch das Deep Sea Drilling Program (DSDP) und das Ocean Drilling Program (ODP) eine nachhaltige Unterstützung (Black & Barnes, 1961; Okada & McIntyre, 1977; Nishida, 1979; Hattner & Wise, 1980; Heimdal & Gaarder, 1980, 1981; Theodoridis, 1984; Perch-Nielsen, 1985a, 1985b;).

2.3 Präparation von Coccolithen für die Mikroskopie

Die Aufbereitung von Sedimentproben mit Coccolithen für mikroskopische Zwecke gestaltet sich verhältnismäßig einfach. Dies liegt einerseits daran, dass kleinste Probenvolumina zumeist über hohe Individuenzahlen der betreffenden Fossilien verfügen; andererseits erweisen sich Coccolithen gegenüber mechanischen Einwirkungen als relativ resistent, weshalb eine Zerklei-

nerung des Sediments kaum Beschädigungen des Fossilinhaltes nach sich zieht. Als einfachste Methode zur Herstellung geeigneter mikroskopischer Präparate hat sich die so genannte „smearslide technique“ erwiesen, bei welcher das fein zerkleinerte Probenmaterial zunächst in geringer Menge auf ein Deckglas gestreut wird. Anschließend erfolgt die Befeuchtung des Sedimentstaubes mit destilliertem Wasser und die gleichmäßige Verteilung der entstandenen Suspension über das Deckglas. Zu diesem Zweck eignet sich in der Regel am besten ein Zahnstocher. Das Deckglas wird nun zum Trocknen auf eine Heizplatte aufgelegt; nach vollständigem Entzug der Feuchtigkeit erfolgt dessen Montierung auf einem Glasobjektträger (55 x 20 mm), wofür entweder Canada-Balsam ($n = 1,53$) oder ein vergleichbares Einschlussmittel zur Verwendung gelangen kann (Sturm, 2008, 2015).

Zur Produktion reinerer mikroskopischer Präparate empfiehlt sich vor Aufbringung des Materials auf dem Objektträger die Einschaltung einer Zentrifugierung der Probe. Dazu wird das mittels destilliertem Wasser in Suspension versetzte Sediment in ein entsprechendes Zentrifugierröhrchen überführt und in der Zentrifuge etwa zwei Minuten lang mit 350 Umdrehungen pro Minute behandelt. Die nach dem Vorgang noch verbliebene Suspension wird mit destilliertem Wasser nachverdünnt und in weiterer Folge vier Minuten lang bei 1.000 Umdrehungen pro Minute zentrifugiert. Das entstandene Pellet sollte resuspendiert und nochmals letzterem Arbeitsschritt zugeführt werden, wobei sich die Anzahl der Zentrifugierungsschritte im Wesentlichen nach der Lithologie der Probe richtet. Nach Behandlung des Sedimentmaterials in der Zentrifuge gelangt wiederum die oben beschriebene „smearslide technique“ zur Anwendung (Bown, 1998). An dieser Stelle ist festzuhalten, dass die Präparation Coccolithen-haltiger Sedimentproben auch bei Verwendung der Reinigungsprozedur innerhalb kurzer Zeitspannen (30 Minuten – 1 Stunde) voll-



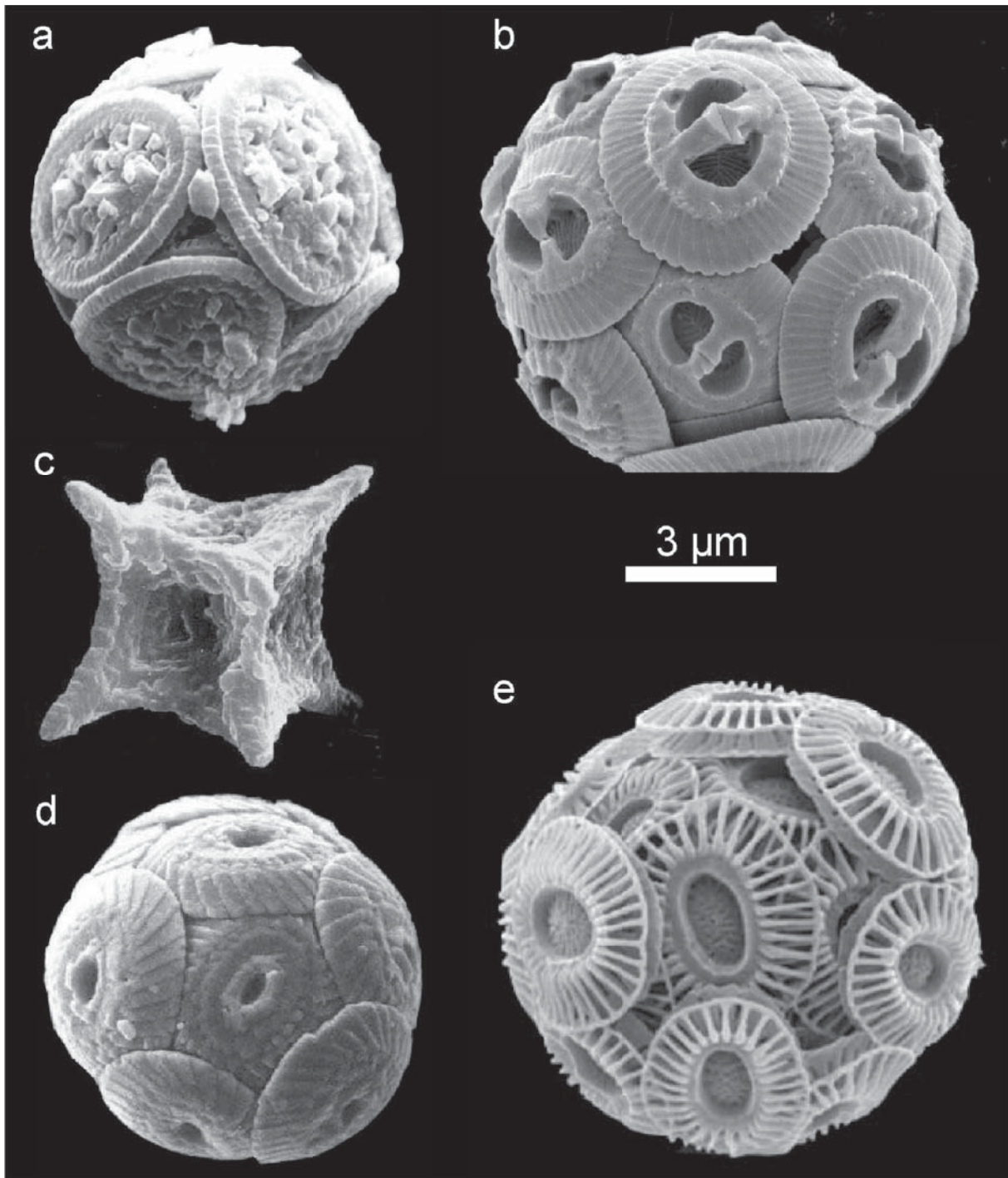
6 | Weitere lichtmikroskopische Aufnahmen der Kalzitplättchen von verschiedenen Coccolithophoridenarten: a) *Brarudosphaera bigelowii*, b) *Watznaueria barnesae* und *Eiffelithus turris Eiffeli*, c) *Arkhangelskiella brooksii*, d) *Prinsius bisulcus*, e) *E. eximius*, f) *A. specillata* (Maßstriche: 2 µm; Sturm, 2015).

ziehbar ist, wodurch sich deren Anwendung gerade in jenen Bereichen, in welchen die Untersuchung des Mikro- und Nannofossilbestandes über explorativen Wert verfügt, besonders bezahlt macht. Weiters ist der gänzliche Verzicht auf chemische Präparationsmittel erwähnenswert, da dieser den Aufbereitungsprozessen jegliches Gefahrenpotenzial entzieht und die Probenherstellung zudem zu einem vergleichsweise preisgünstigen Prozess geraten lässt.

2.4 Mikroskopie von Coccolithen

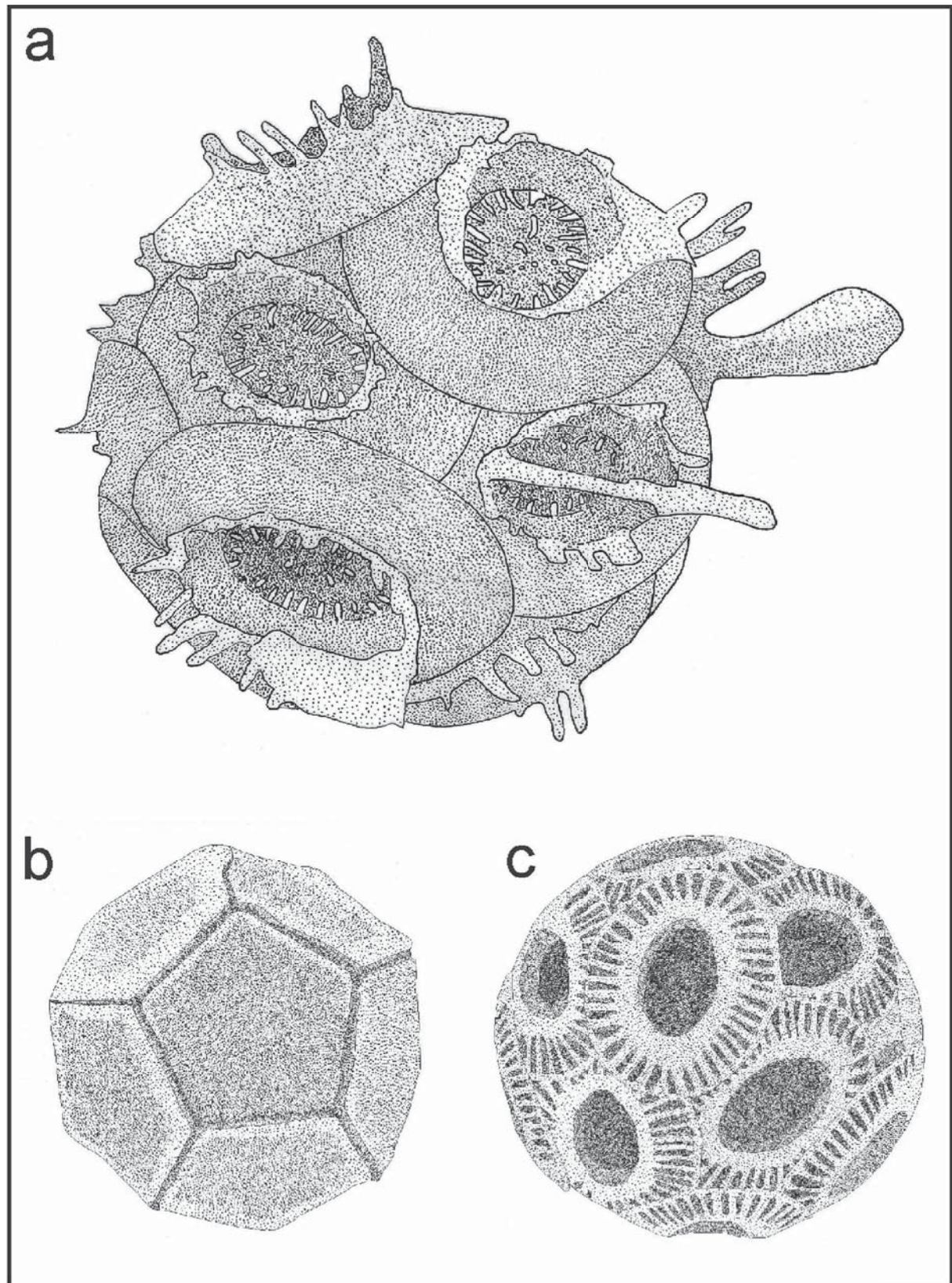
So einfach sich die Präparation von Coccolithen-haltigen Sedimentproben auch gestalten mag, so schwierig erweist sich teilweise die Mikroskopie dieser Kleinstfossilien. Die Beschreitung des lichtmikroskopischen Untersuchungsweges erweist sich nur dann als ratsam, wenn man über ein binokulares petrologisches Mikroskop mit einer Gesamtvergrößerung von 1000-fach bis 1250-fach verfügt. Die Verwendung der Polarisationsfilter dient insbesondere der Differenzierung von Hetero- und Holococcolithen, verfolgt darüber hinaus jedoch auch den Zweck einer gezielten optischen Herausarbeitung kleinerer artspezifischer Details. Eine gute Übersicht der meisten Proben mit grober Einschätzbarkeit der Artendiversität lässt sich bereits bei 400-facher Vergrößerung erzielen, wohingegen die exakte Determination zahlreicher Spezies erst bei maximaler Vergrößerung ermöglicht wird (Bown, 1998; Sturm, 2015).

Für die genaue Darstellung feiner artspezifischer Strukturen ist der elektronenmikroskopische Zugang unumgänglich. Die dazu benötigten Präparate sind im Wesentlichen nach dem in Kapitel 2.3 beschriebenen Prozedere herzustellen, wobei die getrocknete Reinstphase in winziger Menge auf einen speziellen, in das Vakuum des Mikroskops einführbaren Probenträger aufzustreuen ist. Ein Überzug des Präparates mit einer elektrisch leitfähigen Schicht aus Kohlenstoff beziehungsweise Gold soll vermeiden, dass während der Abtastung



7 | Elektronenmikroskopische Aufnahmen verschiedener Coccosphären: a) *Arkhangelskiella specillata*, b) *Gephyrocapsa oceanica*, c) *Micula concava*, d) *Watznaueria barnesae*, e) *Emiliania huxleyi* (Sturm, 2015).

der Objekte durch den Elektronenstrahl lokale Aufladungen entstehen, welche sich bei der fotografischen Dokumentation als störende Artefakte bemerkbar machen. Die Elektronenmikroskopie selbst erfolgt für gewöhnlich unter



8 | Zeichnerische Annäherung an verschiedene Coccospährenformen: a) *Coccolithus pelagicus* (Durchmesser: 15 μm), b) *Braarudosphaera bigelowii* (Durchmesser: 8 μm), c) *Emiliana huxleyi* (Durchmesser: 10 μm) (Sturm, 2008).

Verwendung einer Beschleunigungsspannung des Elektronenstrahls von 15 bis 20 kV, eines Strahlstroms von 3 bis 4 nA und einer Vergrößerung von 5.000-fach bis 20.000-fach, wodurch 1 μm auf dem Bildschirm 0,5 bis 2 cm groß erscheint.

2.5 Beispiele weit verbreiteter Coccolithen

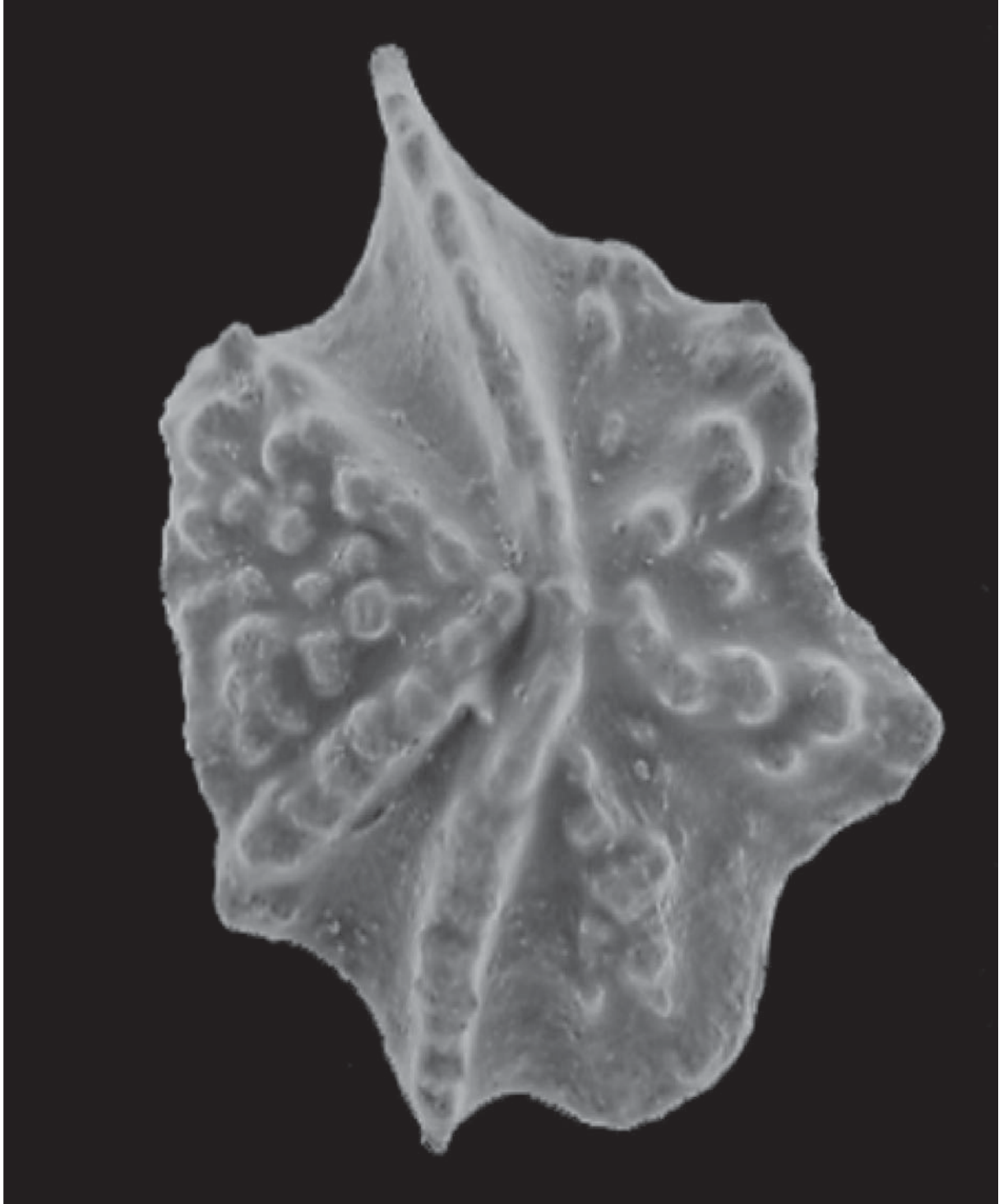
Das Salzburger Alpenvorland verfügt über zahlreiche Fundorte für Nannofossilien, welche sich durch ihre weltweite Radiation und demzufolge durch ihren Status als Leitfossilien auszeichnen, weshalb sie sich bestens für diesen kurzen Überblick eignen (Sturm, 2008, 2015). In nahezu allen Proben aus tertiären Sedimenten lassen sich fünfeckige Kalzitplättchen antreffen, die gemäß ihrer Form auch als so genannte Pentalithen bezeichnet werden. Die hinter diesen Objekten stehende Coccolithophoriden-Art trägt den Namen *Braarudosphaera bigelowii* und bildet eine aus 12 Flächen bestehende Cocosphäre aus; diese besitzt einen Durchmesser von 10 bis 12 μm . Eine signifikante Häufigkeit in tertiären Sedimenten ist auch für die beiden Gattungen *Discoaster* und *Chiasmolithus* zu konstatieren. Ersteres Genus ist unter dem Mikroskop aufgrund seiner strahlenförmig gestalteten Coccolithen recht leicht zu determinieren, wobei mitunter eine Vielzahl an Spezies zu unterscheiden ist. Als Leitfossil des Untereozäns (Horizont NP12) gilt *Discoaster lodoensis*; diese Art verfügt über sechsstrahlige, sternförmige Coccolithen mit charakteristischer Biegung der einzelnen Arme. Als ebenfalls weit verbreitete Spezies darf *Discoaster multiradiatus* angesehen werden, deren Kalzitplättchen 24 dicht aneinander gedrängte, ebenfalls von einer leichten Krümmung gekennzeichnete Strahlen aufweisen. Diese entspringen allesamt aus einem zentralen nabelartigen Gebilde. Als besonders ästhetisch unter dem Lichtmikroskop erweist sich die Spezies *Discoaster surculus* mit ihren perfekt symmetrischen, sechsstrahligen Coccolithen, welche über komplexe, knospenartige Endstruk-

turen verfügen. *Discoaster mirus* reiht sich hinsichtlich der Anzahl an Strahlen (7) knapp vor *Discoaster lodoensis* und *Discoaster surculus* ein, wobei die Symmetrie der einzelnen Arme nicht durch jene hohe Perfektion wie bei den anderen Discoasteriden gekennzeichnet ist. die Gattung *Chiasmolithus* ist in den Proben vor allem durch die Spezies *Chiasmolithus grandis* repräsentiert, die bis zu 10 μm große elliptische Coccolithen besitzt; bei gekreuzten Polarisationsfiltern kann ein typisches x-förmiges Muster im Zentrum der Kalzitplättchen beobachtet werden. Die Art gilt als ein Leitfossil für das Obere Paläozän und Eozän (Abb. 5-8).

Als wichtige Coccolithophoriden der Oberen Kreide sind unter anderem Vertreter der Gattung *Arkhangelskiella* (benannt nach der sibirischen Stadt Arkhangelsk) zu nennen, deren einzelne Kalzitplättchen über eine perfekte elliptische Form verfügen; im Falle der Spezies *Arkhangelskiella specillata* sind diese zudem mit zahlreichen feinen Poren versehen, wohingegen bei *Arkhangelskiella brooksii* eine komplexe Internstrukturierung der Coccolithen vorliegt. Elliptische Kalzitplättchen mit unterschiedlichen Auslöschungsmustern sind auch bei den Gattungen *Watznaueria*, *Eiffelithus* und *Prinsius* feststellbar, welche aufgrund ihrer leichten Bestimmbarkeit allesamt als Leitfossilien der ausgehenden Kreidezeit fungieren. Die Größen der kretazischen Coccolithen schwanken je nach Spezies zwischen 2 und 5 μm (Abb. 6, 7).



3 | Conodonten



(*Apsidognathus tuberculatus*, Wych-Formation, Silur)



KAPITEL 3

Conodonten

3.1 Allgemeine Bemerkungen

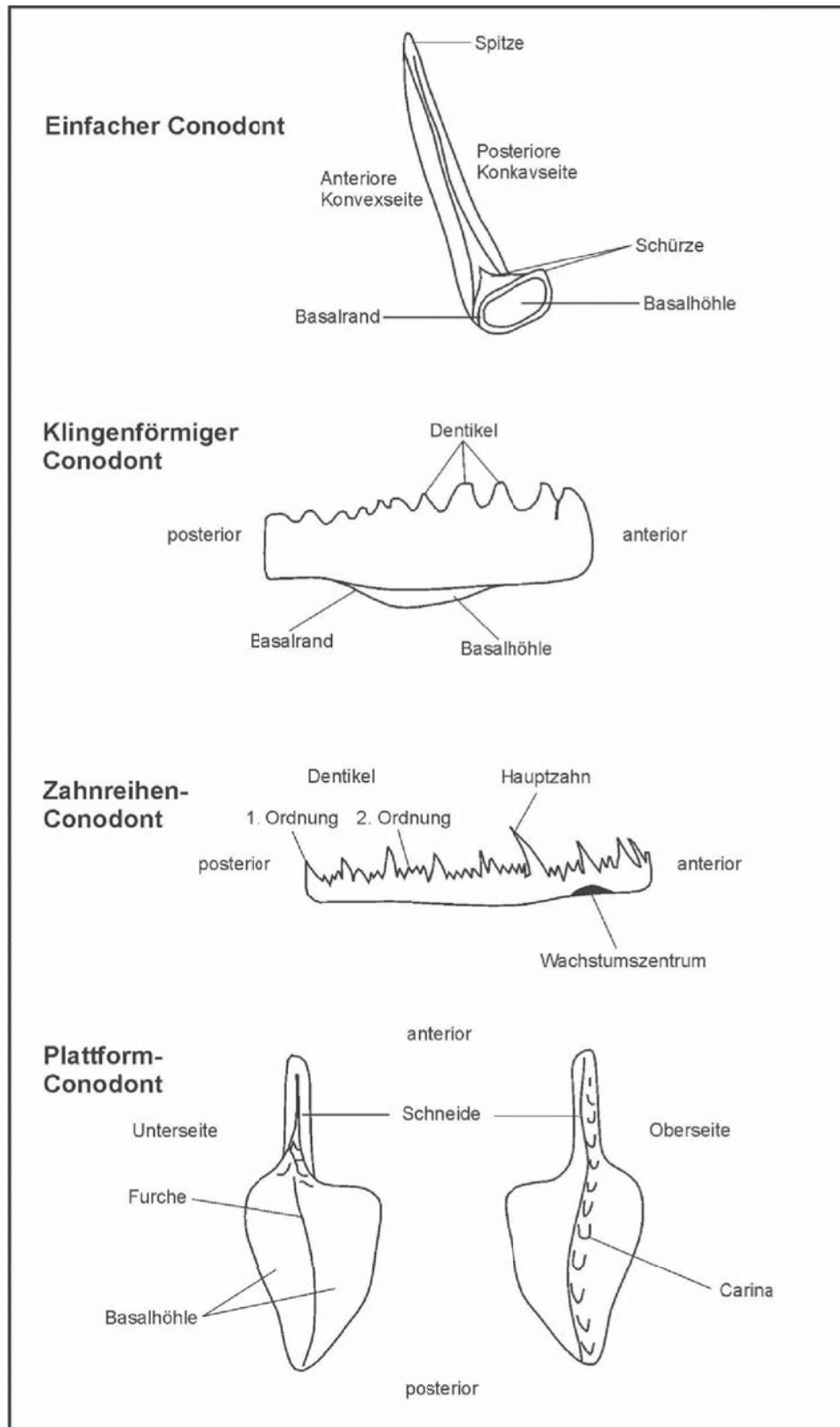
Bis vor wenigen Jahrzehnten stellten kleine zahnförmige Gebilde, welche ihrer Gestalt zufolge als Conodonten bezeichnet wurden, ein unlösbares Rätsel für die Paläontologie dar, traten sie doch teilweise in Massen auf, konnten jedoch nicht einem bekannten Organismus zugeordnet werden. Die erstmalige Beschreibung dieser geheimnisvollen Fossilien erfolgte im Jahre 1856 durch den russischen Forscher C. H. Pander, der Untersuchungen an silurischen Fischrelikten in Osteuropa tätigte und dabei auf winzige, gelblich braune, zahnähnliche Strukturen stieß. Die von ihm als Conodonten beschriebenen Gebilde besaßen eine Größe von 0,2 bis 0,3 mm und bestanden chemischen Analysen zufolge aus Kalziumphosphat ($\text{Ca}_5[(\text{OH},\text{F})(\text{PO}_4)_3]$), das auch als chemische Grundsubstanz der Zähne von Säugetieren gilt. Detaillierte Studien an den Conodonten ergaben weiters, dass die anorganischen Bestandteile noch zusätzlich durch organische Komponenten ergänzt werden, wodurch die Zuordnung zu einem Organismus wahrscheinlicher erschien (Thenius, 1976; Lehmann & Hillmer, 1988; Aldridge & Purnell, 1996; Sturm, 2014a).

Trotzdem man den Conodonten innerhalb der paläontologischen Systematik anfänglich nur eine unsichere Stellung zuweisen konnte, avancierten die Gebilde relativ rasch zu zuverlässigen Leitfossilien für die Zeitspanne vom Ordovizium bis in die Trias. Hauptsächlich Grund für diesen wissenschaftlichen Bedeutungszuwachs der Conodonten war deren weite Verbreitung, durch die sie in entsprechenden Gesteinsformationen überall auf der Welt angetroffen werden konnten. Das ubiquitäre Vorkommen wurde durch einen großen Formenreichtum ergänzt, wobei sich die Artdetermination trotz dieser Vielzahl an

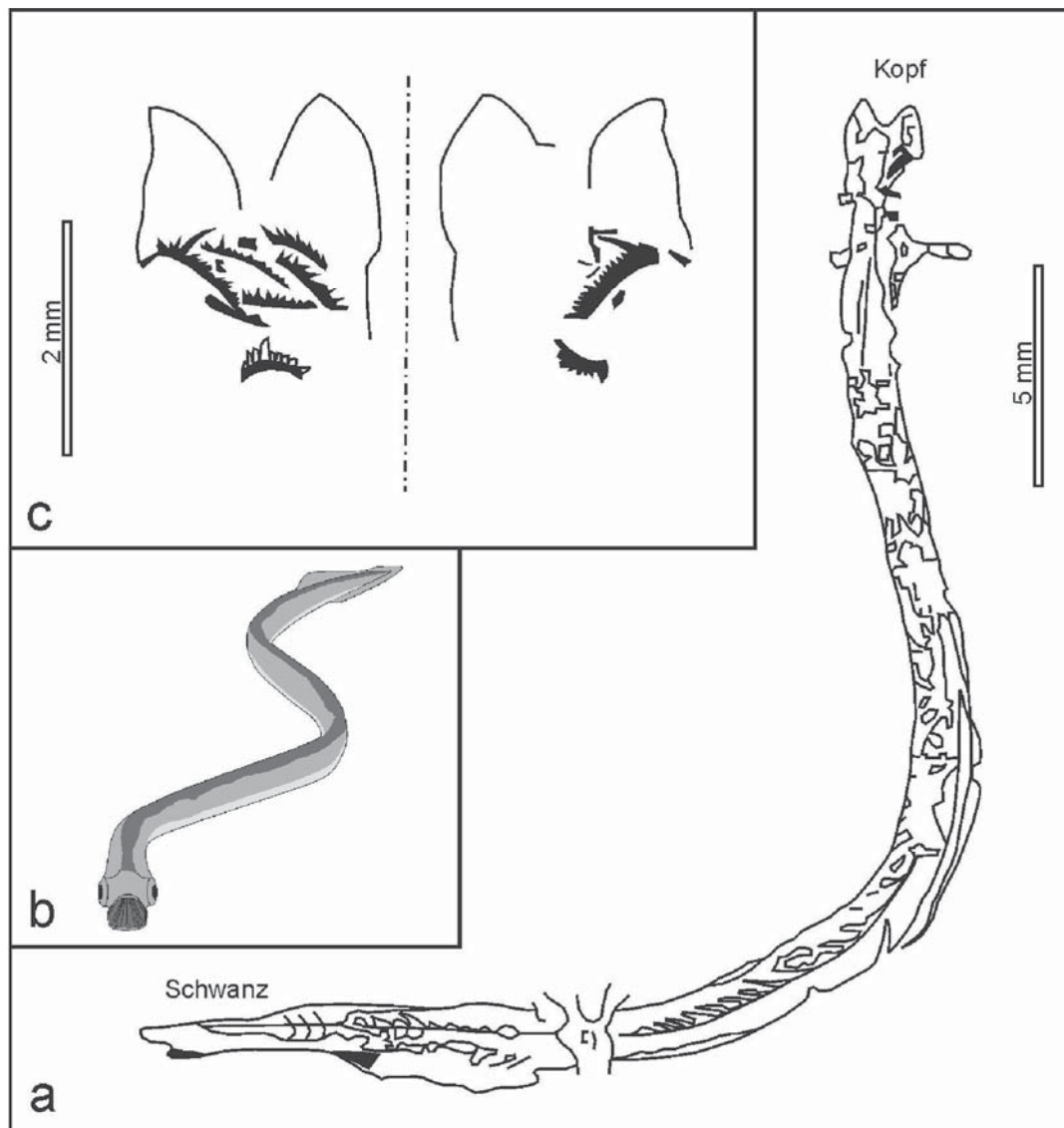
auftretenden Gebilden als ziemlich einfach erwies. Die Apatitstruktur der Conodonten barg letztlich auch den Vorteil in sich, dass den Fossilien eine signifikante Resistenz gegenüber Verwitterungsprozessen am Wirtsgestein beschieden ist. Conodonten sind ausschließlich im marinen Milieu verbreitet, wo sie vornehmlich in Tonschiefern gemeinsam mit Graptolithen (fossile Hemichordata), Radiolarien, Fischresten, Brachiopoden, Cephalopoden, Trilobiten und Ostracoden in Erscheinung treten (Thenius, 1976; Lehmann & Hillmer, 1988; Sweet & Donoghue, 2001; Knell, 2012; Sturm, 2014a).

3.2 Systematik und Biostratigrafie der Conodonten

In der modernen Paläontologie finden die Conodonten insofern ihre Berücksichtigung, als sie einer eigenen Klasse, den so genannten Conodontophorida oder Conodonta, zugeordnet werden. Dieses Taxon repräsentiert einen Bestandteil des Unterstammes der Vertebrata und kann wiederum mithilfe chemischer und ultrastruktureller Differenzierungsmethoden in zwei Ordnungen, die Para- und Euconodonta, unterteilt werden. Verfolgt man die systematische Gliederung der Conodonta weiter, so sind aufgrund struktureller Eigenheiten der zahnähnlichen Fossilien 11 Überfamilien zu differenzieren, welche sich aus insgesamt 47 Familien zusammensetzen. Für den Paläontologen ist es vor allem die äußere Morphologie, welche anhand stereomikroskopischer Studien als hauptsächliches Unterscheidungskriterium der Conodonten herangezogen wird. Diese erlaubt eine Unterteilung der zahnähnlichen Gebilde in vier Gruppen: Zur ersten Gruppe zählen die so genannten „Einzelzähne“ oder „einfachen Conodonten“ – zu Englisch „simple cones“; diese sind ganz ihrem Namen Folge leistend aus lediglich einem Zähnchen aufgebaut. Die zweite Kategorie umfasst die „klingenförmigen Conodonten“ (blade-type conodonts), bei welchen es sich um elongierte, lateral zusammengedrückte Formen handelt. Sie bestehen für gewöhnlich aus einer einzelnen



9 | Unterschiedliche Gruppen von Conodonten. Gemäß neuesten Erkenntnissen können vier Kategorien unterschieden werden, nämlich „Einzelzähne“ oder „Einfache Conodonten“, „klingenförmige Conodonten“, „Zahnreihen-Conodonten“ und „Plattform-Conodonten“ (Sturm, 2014a).



10 | a) Skizze mit einem fossilen Abdruck vom Körper des Conodonten-Tieres; b) Veranschaulichung der möglichen Gestalt des lebenden Conodonten-Tieres; c) Detailskizze des Mundapparates (Ober- und Unterseite) mit den darin positionierten Zahnreihen-Conodonten (Sturm, 2014a).

Reihe von Zähnchen, die – abgesehen von ihren Spitzen – eine vollständige Verschmelzung erfahren haben. Die dritte Gruppe beinhaltet die „Zahnreihen-Conodonten“ (bar-type conodonts), blatt- oder astförmige Gebilde mit schmaler Unterseite, deren Zähnchen über beachtliche Größenunterschiede verfügen können. Auffällig ist hierbei unter anderem, dass neben einem groß gewachsenen Hauptzahn unterschiedlich dimensionierte Nebenzähne auftreten, welche innerhalb der Zahnreihe mitunter eine gewisse Periodizität ver-



muten lassen. Die Position des Hauptzahnnes gilt als wichtiges, der weiteren taxonomischen Eingliederung dienliches Merkmal. Die letzte Kategorie, welche in dieser Aufzählung zu nennen ist, umfasst die „Plattform-Conodonten“ (platform conodonts), deren Name sich von jenem stark verbreiteten, eher flachen Unterteil ableitet; auf der Oberseite dieser Plattform verläuft in der Regel eine Reihe von Zähnchen oder Knötchen, die in der paläontologischen Fachsprache als Kamm oder carina bezeichnet wird. Ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal zwischen Zahnreihen- und Plattform-Conodonten besteht darin, dass bei letzterer Gruppe die Dimension der Zähnchen als ziemlich einheitlich zu bewerten ist (Briggs et al., 1983; Lehmann & Hillmer, 1988; Briggs, 1992; Aldridge et al., 1993; Turner et al., 2010; Abb, 9).

Die Biostratigrafie der Conodonten stellt eine äußerst spannende Materie dar, lassen sich doch einzelne Vertreter dieser rätselhaften Tiergruppe bereits für das Präkambrium, also die Frühzeit der Erdgeschichte, nachweisen. Im Kambrium erfolgte erstmals eine signifikante Verbreitung der Organismen, wobei im Ordovizium und Devon deutliche Zunahmen der Artendiversität festgestellt werden können. Diese – wenn man so will – paläozoische Prominenz der Conodonten gelangt unter anderem durch die Ausbildung zahlreicher Leitfossilien zum Ausdruck, welche sich als sehr dienlich für die zeitliche Zuordnung einzelner lithologischer Formationen erweisen. Das Vorkommen der Organismen endet im Allgemeinen mit der Trias; dies bedeutet jedoch wiederum, dass die Conodontophorida jenen massiven Faunenschnitt an der Wende von Perm zu Trias, dem unter anderem die Trilobiten sowie zahlreiche Korallen und Kopffüßer zum Opfer gefallen sind, überstanden haben. Wenn man sich die Evolution der Conodonten vor Augen führt, hat man die „Einzelzähne“ wohl als primitivste Form anzusehen; diese herrschen im frühen Ordovizium vor und erfahren im Arenigium (spätes Unter-Ordovizium) ihre größte Verbreitung. Zu diesem Zeitpunkt erfolgte auch die Entwicklung der anderen

Conodonten-Gruppen, wobei der genaue evolutive Prozess, welcher hinter dieser Differenzierung steht, noch weitestgehend unverstanden bleibt. Die „Einzelzähne“ erleiden im Silur infolge vermehrter interspezifischer Konkurrenz eine drastische Artenreduktion, welche gegen Ende dieser erdgeschichtlichen Periode in deren vollständigem Verschwinden resultiert. Den übrigen Conodonten-Gruppen hingegen ist eine Fortdauer bis in die Trias beschieden; jenem Anstieg der Artendiversität im Devon folgt jedoch ein dramatischer Rückgang der Spezies im Perm (Moore et al., 1952; Bergström et al., 1974; Brassier, 1980; Lehmann & Hillmer, 1988; Briggs, 1992).

Neben ihrer Bedeutung für die Biostratigrafie zeichnen sich Conodonten insbesondere hinsichtlich ihres Gebrauchs als so genannte Paläothermometer aus. Mithilfe derartiger Indikatorfossilien ist man in der Lage, thermale Alterationsprozesse im Wirtsgestein zu quantifizieren, da die phosphatischen Verbindungen mit zunehmender Temperatur einem permanenten Farbwechsel unterworfen sind. Dieser kann anhand des Conodonten-Alterationsindex gemessen werden. Eine bedeutende Anwendung der auf Conodonten basierenden Paläothermometrie ergibt sich in der Erdölexploration, womit auch diesen Mikrofossilien eine industrielle Importanz bescheinigt werden kann.

3.3 Wachstum der Conodonten und Biologie des Conodonten-Tieres

Betrachtet man die innere Struktur der Conodonten, so lässt sich bei der überwiegenden Mehrzahl an Arten ein schalenförmiger Aufbau der Gebilde konstatieren; nur sehr wenige Spezies verfügen im Gegensatz dazu eine faserige Struktur. Im Falle der lamellären Conodonten kann in der Regel ein zentrifugaler Wachstumsverlauf festgehalten werden, bei dem eine stetige, konzentrische Auflagerung neuer Schichten auf der bereits bestehenden Struktur erfolgt. Das Wachstumsverhalten von Conodonten weicht damit deutlich von

jenem der Mund- und Hautzähne höherer Organismen ab, da deren Größenzunahme zentripetal geschieht. Ein wesentlicher Vorteil des zentrifugalen Wachstumsverlaufes der Conodonten besteht darin, dass abgenutzte beziehungsweise abgebrochene Teile einer kontinuierlichen Regeneration unterliegen. Paläontologisch äußert sich dieses Phänomen etwa dadurch, dass Conodonten oftmals in ihrer ursprünglichen Anordnung innerhalb der konservierenden Lithologie angetroffen werden können; demzufolge stellen sie die Bestandteile eines aus 14 bis 22 Zahnpaaren zusammengesetzten Apparates dar, welcher zum Ergreifen von Beute oder zum Filtern von Nahrungsbestandteilen aus dem Wasser gedient haben könnte (Thenius, 1976; Briggs et al., 1983; Lehmann & Hillmer, 1988; Gabbott et al., 1995; Donoghue et al., 2000; Szaniawski, 2002; Sturm, 2014a). Alternative Theorien sehen die Funktion der Zähne am ehesten in Form eines Raspel- oder Mahlapparates, wie er beispielsweise anhand der Radula in Mollusken auftritt, erfüllt.

Die erstmalige Zuordnung eines tierischen Organismus zu den Conodonten-Funden gelang den beiden britischen Forschern Clarkson und Briggs, als diese im Jahre 1982 eine Sichtung des Sammlungsmaterials am Geologischen Institut in Edinburgh vornahmen. Bei der Untersuchung von Proben des „Grantown Sandstone“, eines kontinental bis lakustrin entwickelten Sedimentgesteins des Unter-Karbons von Edinburgh-Stadt, stießen die Paläontologen auf ein wurmförmiges Tier mit vollständig erhaltenem Conodonten-Apparat. Hier trat der seltene Glücksfall auf, dass die mit dem Apparat assoziierten Weichteile zumindest teilweise ebenfalls den Fossilisationsprozess überdauerten. Seit diesem Erstfund konnte das Conodonten-Tier nochmals aus der marinen Fazies des Silur (Brandon-Bridge-Strata) von Milwaukee/Wisconsin, aus dem Bear-Gulch-Kalkstein in Montana und dem Burgess Shale in British Columbia isoliert werden (Briggs et al., 1983; Lehmann & Hillmer, 1988; Sweet & Donoghue, 2001; Turner et al., 2010). Bis zum heutigen Tag gibt es

insgesamt elf dokumentierte Fossilfunde des zu den Zähnen gehörenden Organismus, was darauf schließen lässt, dass sich die Conodontenforschung mit stark reduziertem Evidenzmaterial zu begnügen hat (Abb. 10).

Die oben genannten Funde eröffneten die Grundlage für eine Rekonstruktion des Conodonten-Tieres: Der Kopf des Organismus verfügte wahrscheinlich über eine knollige Gestalt und setzte sich aus zwei Lappen zusammen, welche einen Mundtrichter zur effizienteren Nahrungsaufnahme formten. Nach Auffassung mancher Forscher war das Maul des Conodonten-Tieres entweder von Zirren oder sogar von Tentakeln umgeben, wodurch ein aktives Herbeistrudeln der Nahrungspartikel bewerkstelligt werden konnte. Der Körper des Organismus war nach heutiger Vermutung wurmförmig gestaltet, erreichte eine Länge von etwa 40 mm, maß jedoch lediglich 2 mm im Durchmesser. Das Tier besaß eine einzelne Schwanzflosse, welche ihm eine schlängelnde Fortbewegung im Wasser erlaubte. Bei den besser erhaltenen Funden kann eine Unterteilung des Rumpfes festgestellt werden, die sich durch unterschiedliche Färbung der einzelnen Körperpartien nachzeichnen lässt. In der hinteren Körperhälfte kann mitunter eine deutlich gezeichnete, axial-mediane Linie erkannt werden (Briggs et al., 1983; Lehmann & Hillmer, 1988; Briggs, 1992; Aldridge & Purnell, 1996). Neueren Forschungen zufolge besaß das Conodonten-Tier große, lateral positionierte Augen, die sein Auftreten als aktiver Räuber eher unmöglich erscheinen lassen. Eine genaue Analyse der Rumpfmuskulatur ergab zudem, dass die Organismen zwar über effektive Fortbewegungsstrategien verfügten, jedoch keine schlagartige Erhöhung ihrer Schwimmgeschwindigkeit herbeiführen konnten (Abb. 10).

3.4 Präparation und Mikroskopie von Conodonten

Die Präparation der Conodonten besteht im Wesentlichen in deren gezielter Freilegung aus dem Sedimentgestein. Dazu bedient man sich mechanischer

und chemischer Aufbereitungsmethoden. Die Separation der Fossilien wird durch den Umstand erleichtert, dass sich diese Gebilde gegenüber physikalischer und chemischer Einwirkung als weitgehend resistent erweisen, was hauptsächlich ihrer chemischen Zusammensetzung zu verdanken ist. Der Zerkleinerung des Wirtsgesteins mit einer geeigneten Mühle (Scheiben- oder Walzenmühle) folgt in der Regel ein mehrstufiger Siebprozess, bei dem entsprechende Feinstfraktionen zur Abtrennung gelangen. Sofern sich die Conodonten nach Zerkleinerung des Gesteins noch nicht vollständig von ihrer mineralischen Umgebung trennen ließen, sind diese unter Gebrauch verschiedener Säuren aus dem Mineralverband herauszulösen. Die Art der verwendeten Säure hängt hierbei vom jeweiligen Wirtsgestein ab: Während sich für die Behandlung von Karbonatgestein die Anwendung von Essig- oder Formalsäure empfiehlt, sind tonreiche Schiefergesteine mit Wasserstoffperoxid zu behandeln. Sollte der Anreicherungsgrad der Conodonten nach den bisherigen Präparationsschritten noch nicht ausreichend hoch sein, kann eine weitere Aufkonzentration dieser Strukturen mithilfe der Schweretrennung oder Ultraschallseparation erfolgen (Sturm, 2014a).

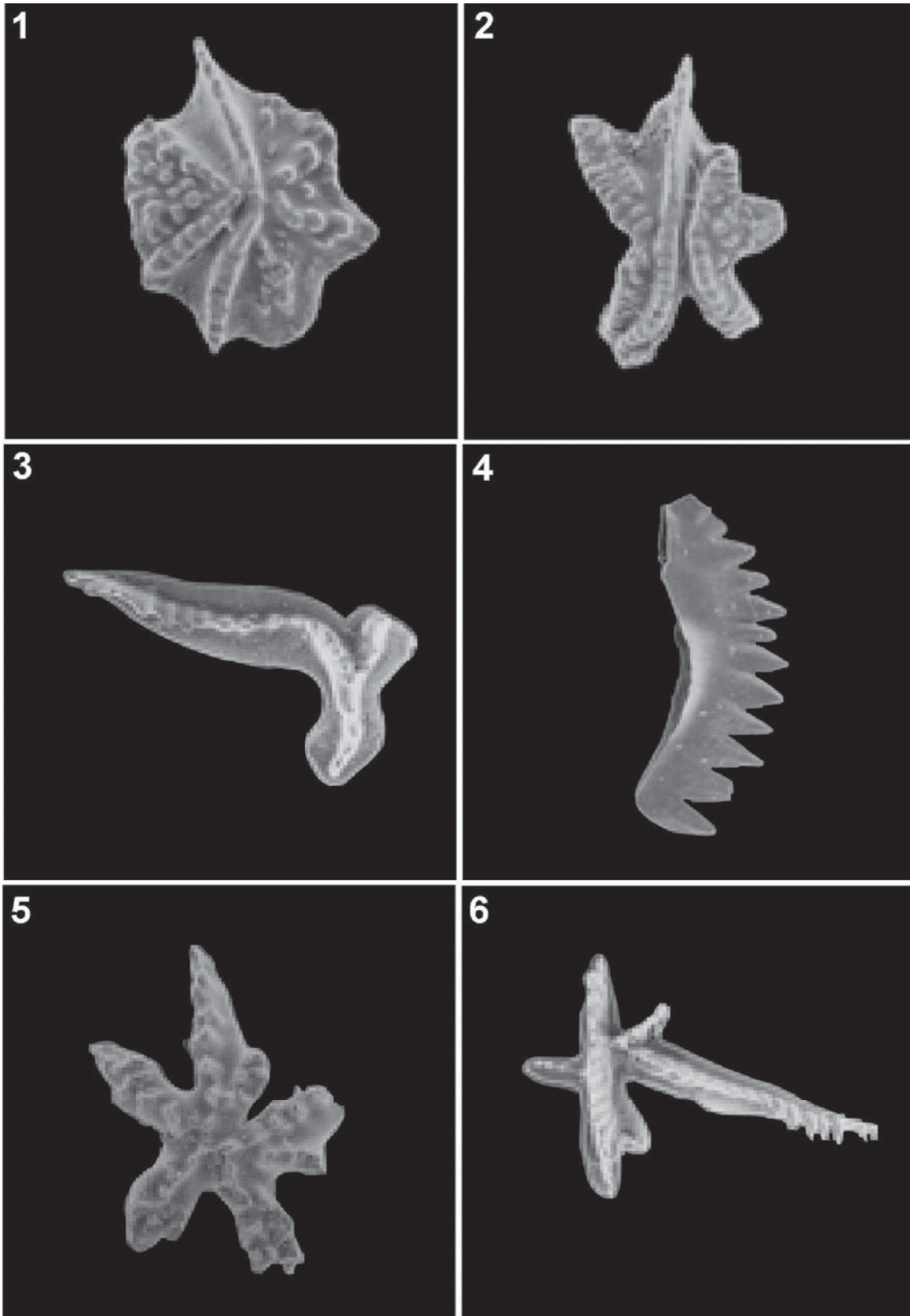
Die Mikroskopie von Conodonten gestaltet sich insofern recht einfach, als für die meisten Zwecke der auflichtmikroskopische Zugang völlig ausreichend ist. Die meisten morphologischen und taxonomischen Fragestellungen lassen sich bereits mit dieser optischen Methode hinreichend genau abklären. Für eine genaue Deskription der Oberflächenstruktur dieser Fossilien ist die Verwendung des Rasterelektronenmikroskops unumgänglich, wobei jegliche in Verbindung mit weichen Geweben stehende Präparationsschritte zur Gänze ausbleiben können. Die Conodonten sind lediglich auf den entsprechenden Objektträger aufzubringen und mit einer elektrisch leitfähigen Schicht zu versehen. Die Dokumentation im Elektronenmikroskop kann unter Anwendung von Standardbedingungen erfolgen; für eine Erhöhung der Elektronenrück-

streute zum Zweck einer besseren Kontrastierung des Bildes empfiehlt sich eine Anhebung des Strahlstroms (Sturm, 2014a).

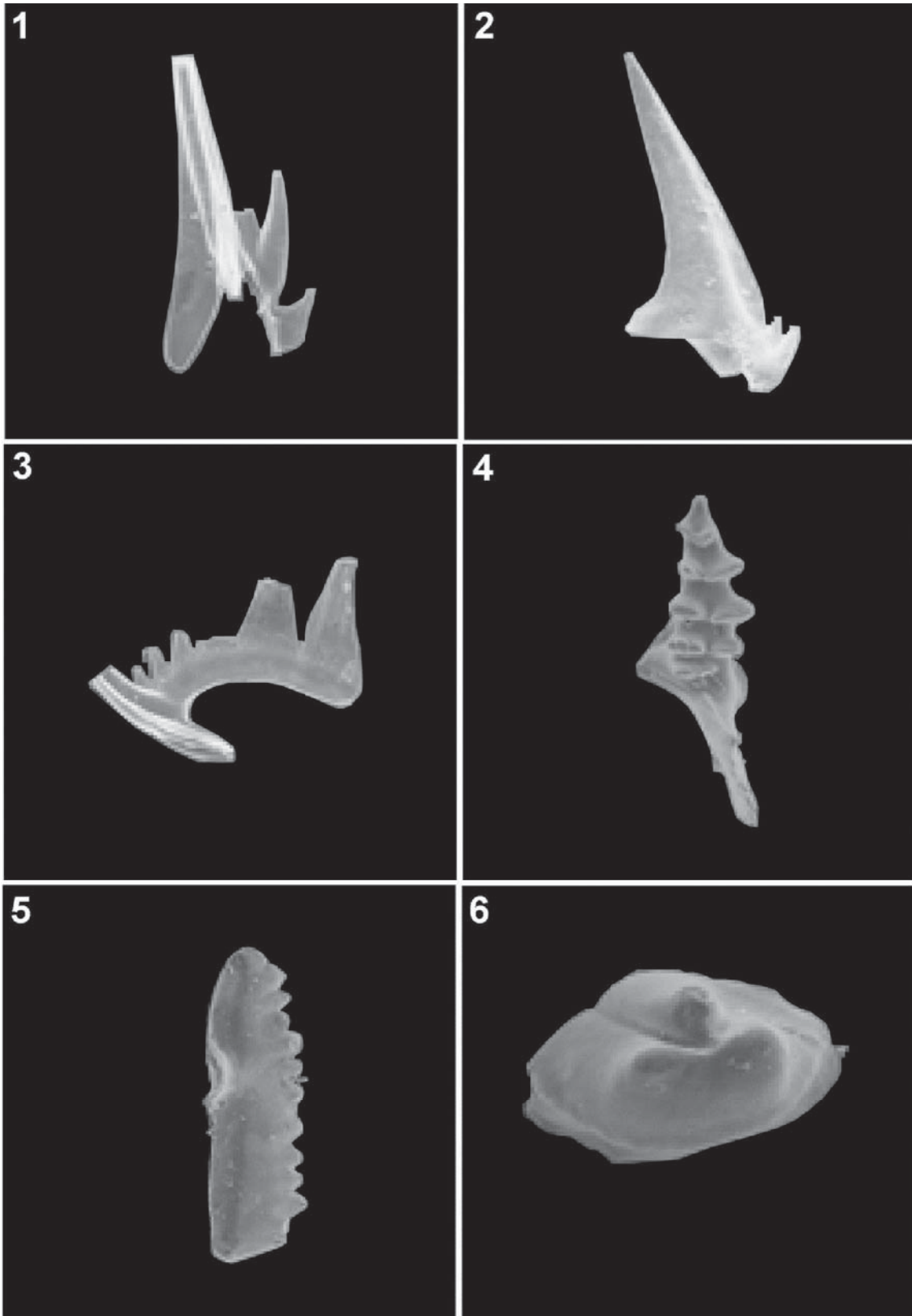
3.5 Beschreibung ausgewählter Conodonten-Arten

Aufgrund ihrer hohen Artendiversität und Abundanz verfügen Plattform- und Zahnreihen-Conodonten über die höchste Anzahl an Leitfossilien. Bei den Plattform-Conodonten sind in dieser Hinsicht vor allem die beiden Arten *Apsidognathus tuberculatus* und *Aulacognathus kuehni* erwähnenswert, welche beide der silurischen Llandovery-Serie angehören. Die Plattform beider etwa 2 mm großen Spezies besitzt einen näherungsweise ovalen beziehungsweise unregelmäßig strukturierten Grundriss. Bei den Zahnreihen-Conodonten verdient unter anderem die Spezies *Eoplacognathus* sp. Ihre Erwähnung, da diese als Verteterin des Mittleren Ordoviziums gilt und insbesondere durch ihre 1 mm lange, gebogene Struktur auffällt. Im Falle der 2 mm langen Conodonten-Art *Gamachignathus macroexcavatus* liegt eine näherungsweise sägeblattartige, homodonte Struktur vor; diese stellt ein Leitfossil der oberen Schichten der Llandovery-Serie dar, ist jedoch auch in der silurischen Xiushan-Formation anzutreffen. Über eine Besonderheit verfügt die Spezies *Distomodus staurognathoides*, da ihr Grundriss von sternförmiger Gestalt ist und somit ein wenig an bestimmte Coccolithen-Arten erinnert (Kapitel 2).

Bei der bereits erwähnten Conodonten-Art *Gamachignathus macroexcavatus* konnte der gesamte Mundapparat aus dem Sedimentgestein extrahiert werden, was neben der Isolation von Zahnreihen auch zur Auffindung von teils massiven Einzelzähnen führte. Die Größe eines solchen Hauptzahnes beträgt zwischen 2,5 und 3 mm. Als weitere, teils bizarr anmutende Formen gelten *Icriodella inconstans*, *Ozarkodina gulletensis* und *Pseudooneotodus tricornis* (Abb. 11, 12).



11 | Einige Beispiele ausgewählter Conodonten: 1) *Apsidognathus tuberculatus*, 2) *Aulacognathus kuehni*, 3) *Eoplacognathus* sp. (Unterseite), 4) *Gamachignathus macroexcavatus*, 5) *Distomodus staurognathoides*, 6) *Eoplacognathus* sp. (Oberseite) (Größen: 1 - 3 mm; Sturm, 2014a).



12 | Weitere Beispiele ausgewählter Conodonten: 1)-3) *Gamachignathus macroexcavatus*, 4) *Icriodella inconstans*, 5) *Ozarkodina gulletensis*, 6) *Pseudooneotodus tricornis* (Größen: 1 - 3 mm; Sturm, 2014a).



4 | Ostrakoden



(*Daphnia pulex*, Größe: ca. 2 mm)

KAPITEL 4

Ostrakoden

4.1 Allgemeine Bemerkungen

Ostrakoden oder Muschelkrebse stellen eine besondere Laune der Natur dar, handelt es sich dabei doch um kleine Gliedertiere, deren Körper vollständig von einem zweiklappigen Gehäuse umschlossen werden. Dadurch kommt es gar nicht selten vor, dass das fossilisierte Gehäuse mit den Schalen von Bivalven verwechselt wird. Der wissenschaftliche Name dieser eigenartigen Organismen leitet sich vom griechischen *óstrakon* (= Tonscherbe) ab, womit an die scherbenartigen Klappen des Gehäuses erinnert werden soll. Systematisch sind die Tiere in einer eigenen Klasse innerhalb des Unterstammes der Crustacea (Krebstiere) vereinigt. Im Allgemeinen handelt es sich bei Ostrakoden um lediglich 0,5 bis 5 mm große Krebschen, die sich dem Mikroskopiker aufgrund des Gehäuses nicht sofort als solche zu erkennen geben. Erst nach Eröffnung der Schale oder genauer Studie der aus dem Gehäuse hervortretenden Extremitäten wird der Krebscharakter der Tiere klar ersichtlich (Müller, 1894, 1912; Hartmann, 1966; Fortey & Thomas, 1998; Horne et al., 2002; Abb. 13, 14).

Die erstmalige zoologische Deskription der Ostrakoden erfolgte durch O. F. Müller in den 1770er und 1780er Jahren. Die gezielte Systematisierung der Organismen ließ noch etliche Jahrzehnte auf sich warten; erst in den 1860er Jahren gelang es dem Biologen G. O. Sars, Ordnung in das System der Ostrakoden zu bringen, wobei zunächst die Zusammenfassung in einer taxonomischen Ordo erfolgte, welche wiederum in vier Subordines, die Podocopa, Myodocopa, Cladocopa und Platycopa, untergliedert wurde. Die Klassifizierung aller fossilen Ostrakoden wurde zu Beginn des 20. Jahr-

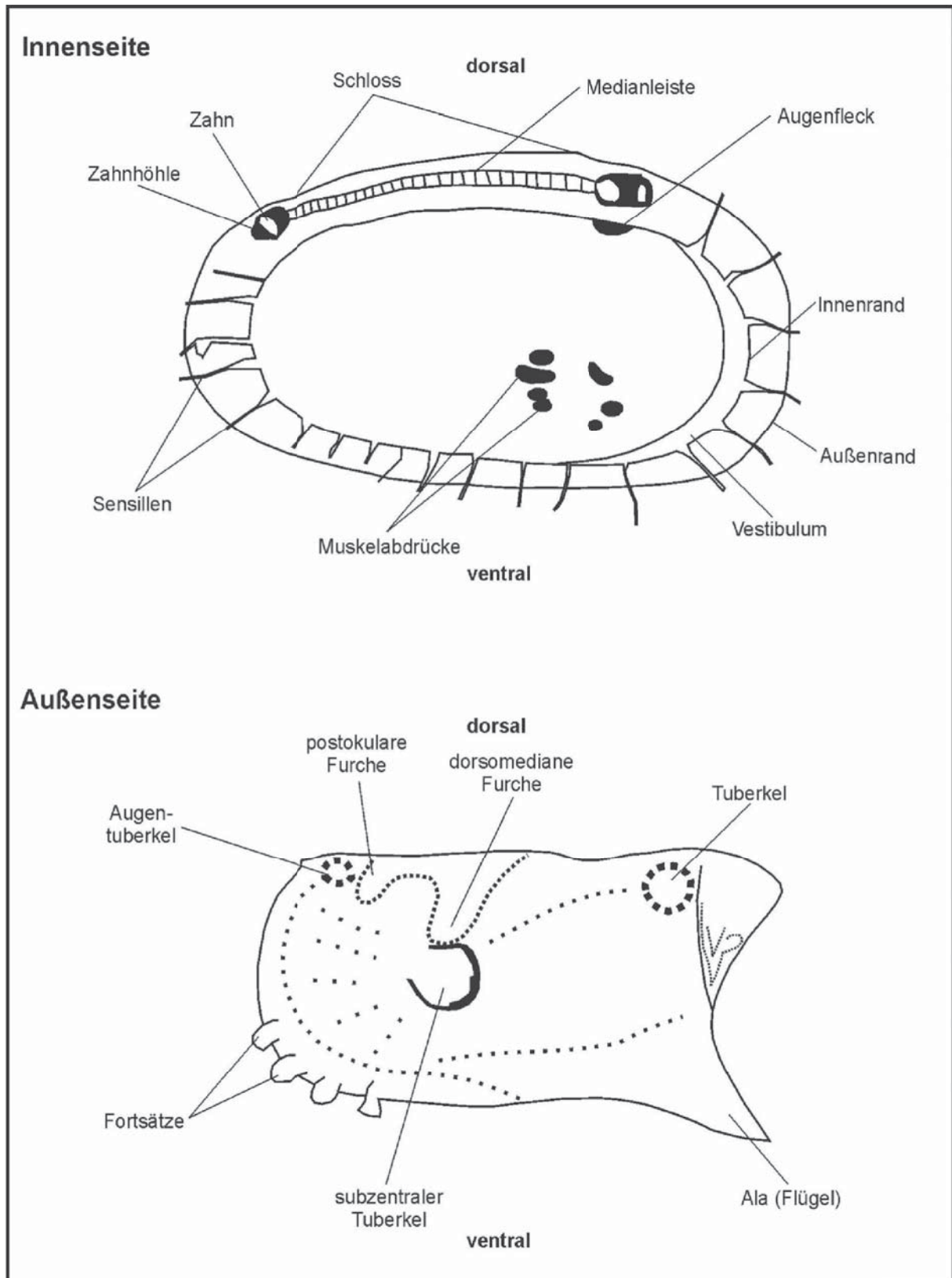
hunderts durch amerikanische Wissenschaftler, die paläozoische Vertreter dieser Organismen aus den Appalachen untersuchten, in Angriff genommen. In den 1950er Jahren gelang es schließlich dem Paläontologen F. Pokorný, eine Verbindung zwischen der rezenten Muschelkrebsklassifikation und der entsprechenden Fossiliensystematik zu erarbeiten. Die Studie Pokornýs fand in den frühen 1960er Jahren eine rasche Verbreitung in paläontologischen Fachkreisen und stellte letztlich die Grundlage des gegenwärtigen Klassifikationssystems der Ostrakoden dar. Infolge des Auftretens immer neuer fossiler Formen in Gesteinsschichten auf der ganzen Welt bestand der Bedarf, den Krebsen eine höhere systematische Stellung innerhalb der Gliedertiere einzuräumen und sie deshalb zu einer eigenen Klasse zusammenzufassen (Moore et al., 1952; Brassier, 1980; Lehmann & Hillmer, 1988; Fortey, 1998; Frenzel et al., 2006; Sturm, 2014b).

4.2 Systematik und Biostratigrafie der Ostrakoden

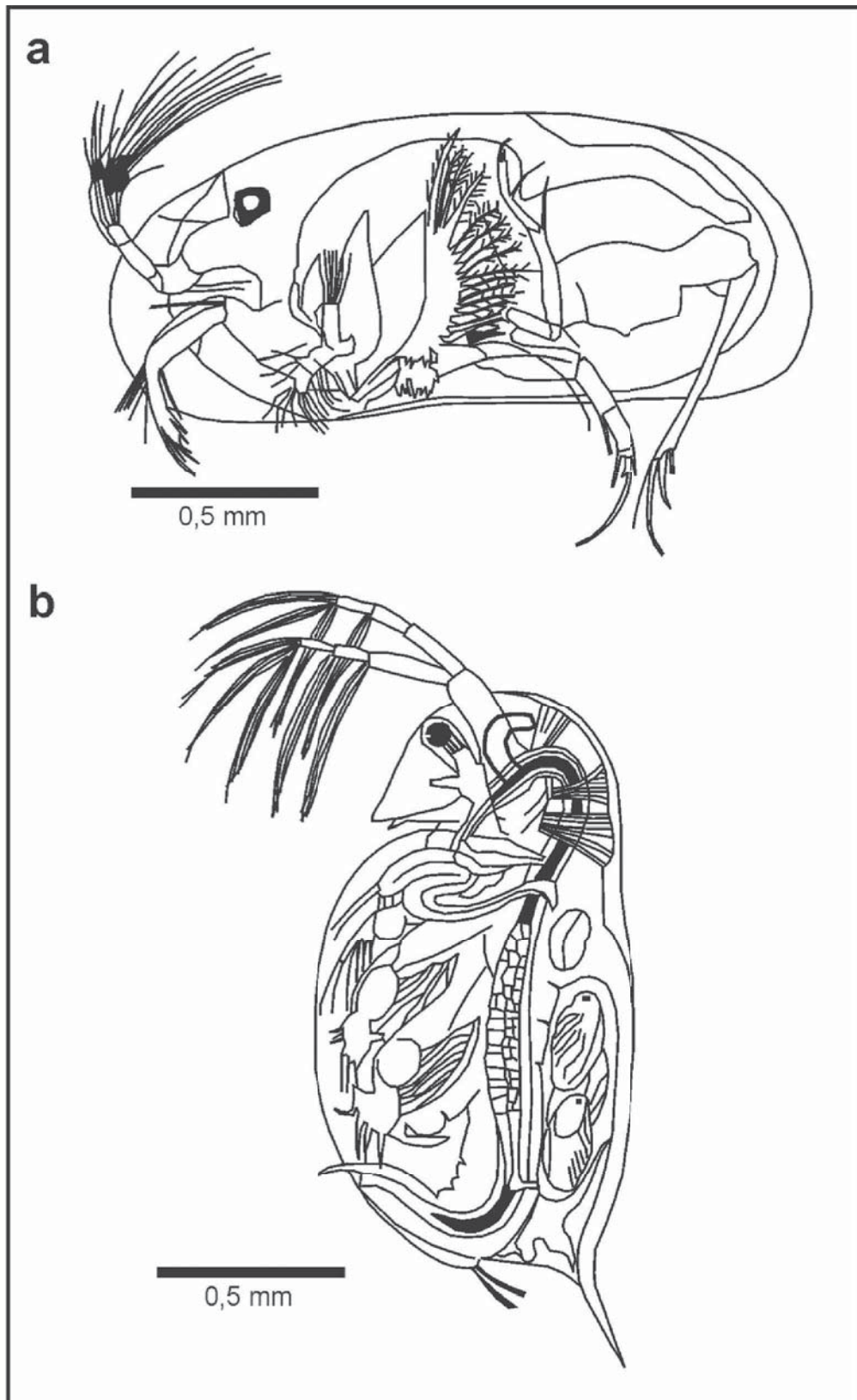
Wie bereits im vorigen Kapitel angesprochen wurde, nimmt die Klasse der Ostracoda innerhalb der Crustaceen insofern eine Sonderstellung ein, als die entsprechenden Organismen über ein zweiklappiges Gehäuse verfügen. Dieses zeichnet sich in der Regel durch eine Perforation aus, zeigt jedoch andererseits keinerlei Wachstumsstreifen. In der zoologischen Fachsprache ist dem Gehäuse die Bezeichnung „Carapax“ zugedacht. Als weitere Spezifitäten der Muschelkrebse sind der lateral zusammengedrückte Körper, der ungegliederte Kopf sowie sieben oder weniger thorakale Extremitäten zu bewerten. Bei rezenten Ostrakoden dient die Variation der Körperanhänge oder anderer Weichteile unter anderem auch dazu, eine feinere Klassifikation der Tiere vorzunehmen. Dies gelingt freilich bei fossilen Muschelkrebsen nicht, da hier nur in den seltensten Fällen intakte Weichteile erhalten geblieben sind; die fossilen Formen werden demzufolge lediglich anhand der Ausgestaltung des

Carapax kategorisiert. Die moderne zoologische und paläontologische Systematik sieht eine Unterteilung der Ostracoda in fünf Unterklassen vor: Neben den rezenten, in zahlreichen aquatischen Biotopen auftretenden Podocopida und Myodocopida sind die fossilen Phosphatocopida, Leperditicopida und Palaeocopida zu unterscheiden. Die wissenschaftlichen Überlegungen zur Klassifikation der Muschelkrebse dürfen auch gegenwärtig noch keineswegs als abgeschlossen betrachtet werden; bei manchen der ausgestorbenen Gruppen ist die sichere Zugehörigkeit zu den Ostracoda bereits wieder mit einem großen Fragezeichen versehen (Stout, 1963; Thenius, 1976; Lehmann & Hillmer, 1988; Fortey & Thomas, 1998; Horne et al., 2002; Park & Ricketts, 2003).

Die biostratigrafische Signifikanz der Ostrakoden gilt heute weitgehend als unbestritten, treten derartige Organismen doch schon in Gesteinsschichten des Kambriums auf. Im Ordovizium gelangen erstmals myodocopide und podocopide Formen zum Vorschein, wodurch eine schlagartige Erhöhung der Artendiversität zu verzeichnen ist. Als interessant ist sicherlich der Umstand zu bewerten, dass alle frühen Vertreter der Muschelkrebse ausschließlich in marinen Habitaten anzutreffen waren und mit Körpergrößen von bis zu 30 mm weit über die rezenten Formen hinauszuwachsen vermochten. Das Auftreten erster Süßwasserformen ist für das Karbon, also die vorletzte Formation des Paläozoikums belegt, wobei insbesondere die Gattungen *Darwinulacea* und *Carbonita* eine bedeutende Verbreitung erfuhren. Ab dem Mesozoikum beginnen die Süßwasserbiotope jene Lebensräume des Meerwassers an Bedeutung zu übertreffen – ein Umstand übrigens, welcher bis heute seine Gültigkeit beibehalten hat (Moore et al., 1952; Stout, 1963; Brasier, 1980; Lehmann & Hillmer, 1988; Fortey & Thomas, 1998; Horne et al., 1998; Park & Ricketts, 2003; Yamaguchi & Endo, 2003; Siveter et al. 2010; Sturm, 2014b).



13 | Skizzen der Innen- und Außenseite des Gehäuses eines Muschelkrebss mit seinen charakteristischen, für die Taxonomie und eventuelle Bestimmungsarbeiten wichtigen Merkmalen (Sturm, 2014b).

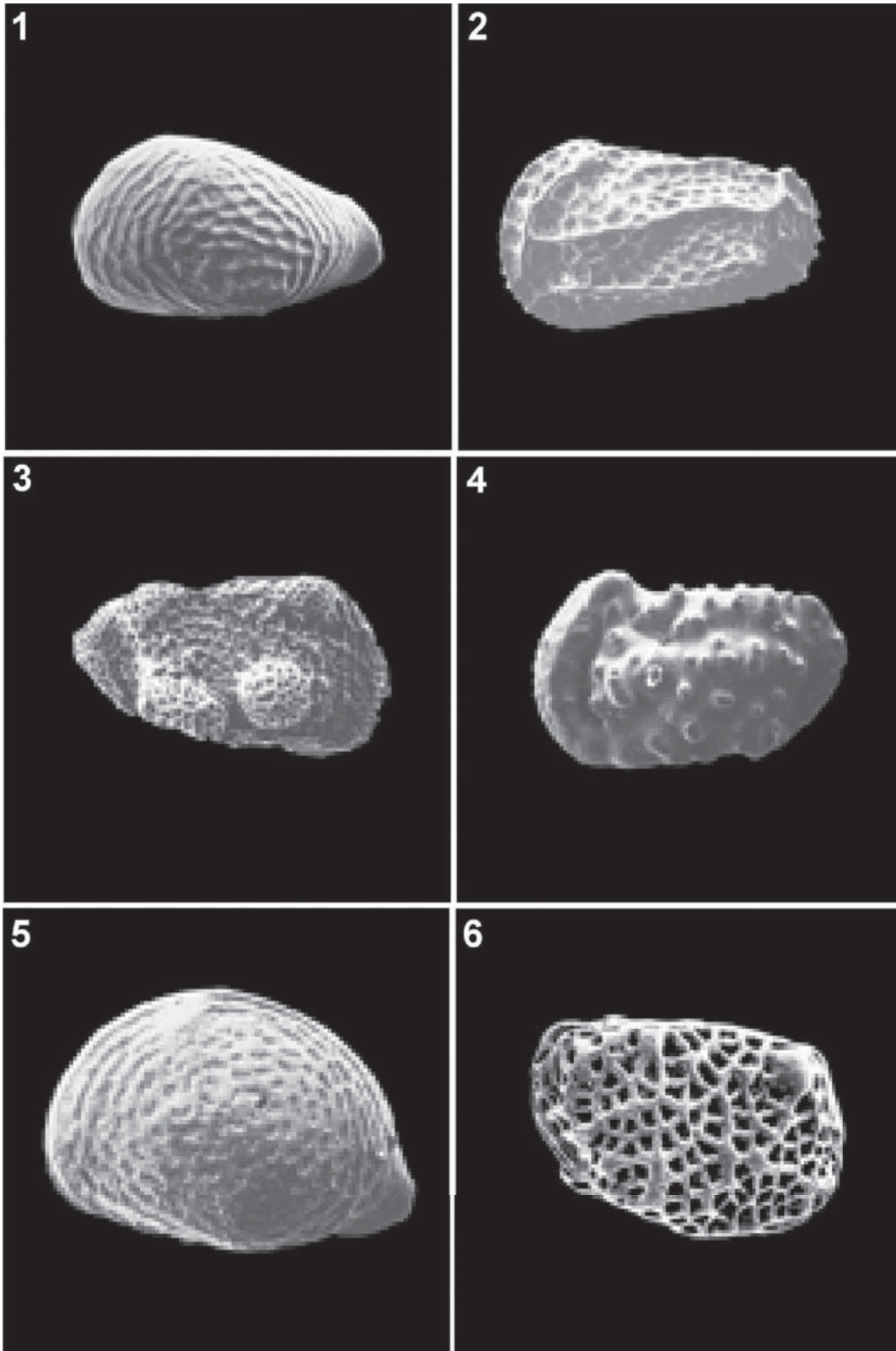


14 | Zeichnungen zweier rezenter Muschelkrebse, welche sich hinsichtlich ihrer Ökologie signifikant voneinander unterscheiden: a) *Herpetocypris reptans* (benthisch), b) *Daphnia pulex* (planktonisch) (Sturm, 2014b).

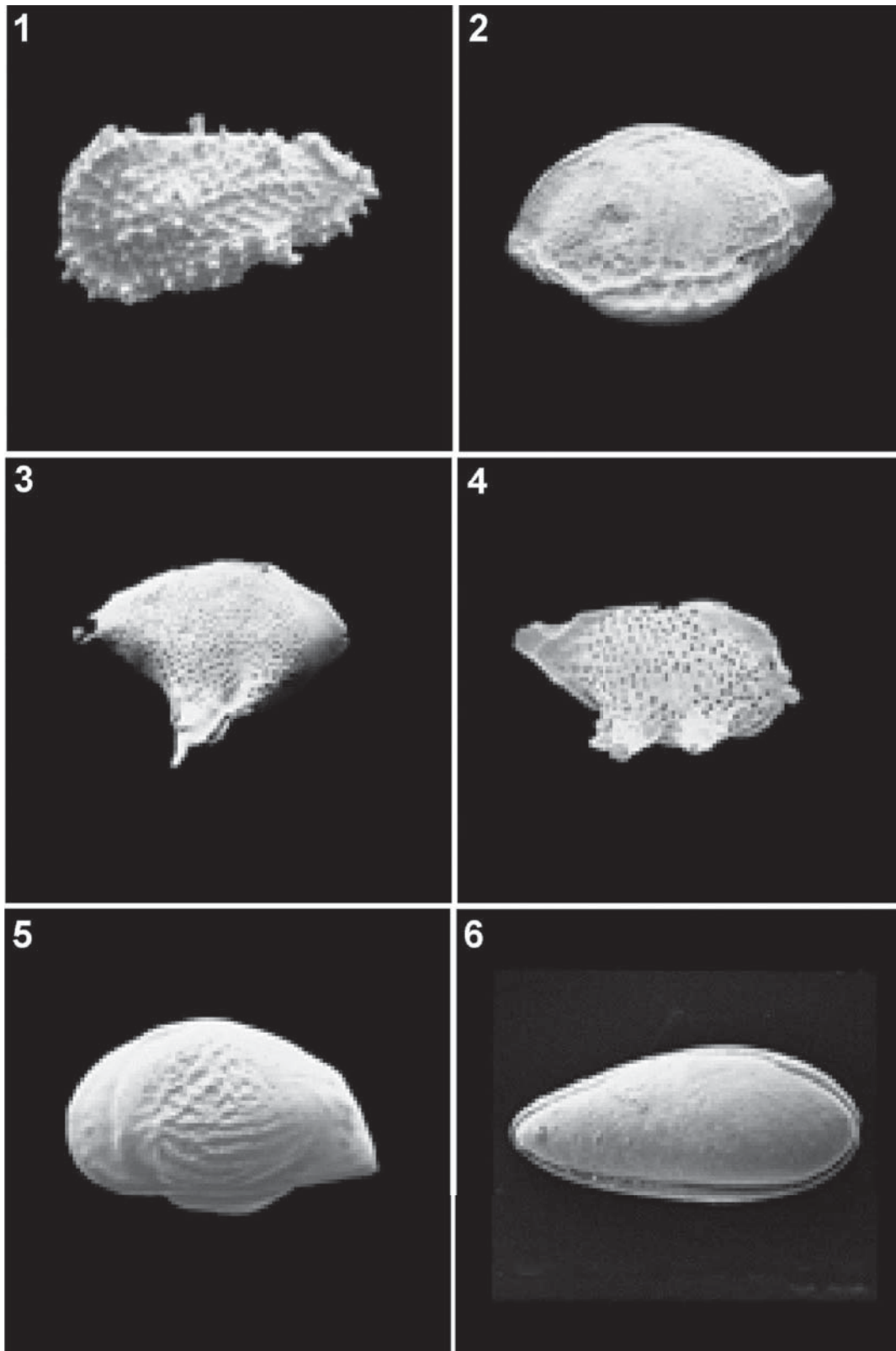
Die Biostratigrafie der Ostrakoden ist unter anderem dadurch gekennzeichnet, dass sich zwischen den paläozoischen Formationen des Silurs beziehungsweise Devons und heute zahlreiche Lücken hinsichtlich der fossilen Bestandsaufnahme planktonischer Formen auftun. Nach Auffassung mancher Forscher kam es zu jenen Zeiten, die sich uns gegenwärtig „fossilleer“ präsentieren, lediglich zu einer schwachen Kalzifizierung des Carapax, wodurch dieser wesentlich leichter durch mechanische und chemische Einwirkungen zer setzt werden konnte. Die Unterbrechungen bezüglich des Auftretens mariner Ostrakoden sind letztendlich auch als Grund dafür zu bewerten, dass sich die biostratigrafische Bedeutung dieser Organismen auf eine begrenzte Anzahl an Lebensräumen beschränkt. So sind sie beispielsweise in den jurassischen Schichten der Nordsee anzutreffen und bekleiden dort mitunter den Rang von Leitfossilien. Eine besondere Rolle kommt den Muschelkrebse bei der Rekonstruktion des Paläoklimas zu, da sie mitunter hochspezifische Ansprüche an ihre Habitate stellten und somit als paläontologische Bioindikatoren fungierten (Lehmann & Hillmer, 1988; Horne et al., 2002; Frenzel et al., 2006).

4.3 Biologie und Ökologie der Ostrakoden

Wie schon an anderer Stelle erwähnt wurde, repräsentiert der Carapax das Hauptkennungsmerkmal fossiler Muschelkrebse. Für gewöhnlich nimmt dieser eine ovale Form an, kann in manchen Fällen aber auch nieren- oder bohnenförmig gestaltet sein. Der Carapax setzt sich im Allgemeinen aus einer linken und einer rechten Klappe zusammen, welche dorsal durch ein so genanntes Ligament zusammengehalten werden. In häufigen Fällen wird die Verbindung zwischen den Klappen noch durch ein zusätzliches Schloss, das auch bei Muschelschalen auftritt, verstärkt. Charakteristisch für manche Ostrakoden ist die Asymmetrie der Klappen, wobei eine Klappe die andere ein wenig an Größe übertrifft und jene sogar an einigen Stellen überlappt.



15 | Einige Beispiele von fossilen beziehungsweise rezenten Ostrakoden: 1 – *Cytheropteron pseudomontrosiense*, 2 – *Cistacythereis pokornyi hellenica*, 3 – *Eucytherura complexa*, 4 – *Cythere texana*, 5 – *Aurila punctata punctata*, 6 – *Semicytherura* sp. (Gehäuselängen: 0,5 - 4 mm; Sturm, 2014b).



16 | Weitere Beispiele von fossilen beziehungsweise rezenten Ostrakoden: 1 – *Cythereis dallasensis*, 2 – *Cytheropteron gaudaloupense*, 3 – *Cytheropteron furcalatum*, 4 – *Cytheropteron harrissi*, 5 – *Brachycythere ledoforma porosa*, 6 – *Liasina lanceolata* (Gehäuselängen: 0,7 - 2 mm; Sturm, 2014b).

Hinsichtlich des Aufbaus der Schale ist in der Regel eine Dreischichtigkeit zu konstatieren: An eine dünne Außenschicht aus Chitin schließt das so genannte äußere Schalenblatt an, das sich durch kalzitische Zusammensetzung auszeichnet und von Porenkanälen durchzogen ist. Die innerste Schicht wird vom inneren Schalenblatt gebildet, dessen Kalzifikation auf den vorderen ventralen und hinteren Schalenabschnitt beschränkt bleibt. Von paläontologischer Bedeutung sind freilich nur die beiden Schalenblätter, da die äußere Chitinschicht nur in den seltensten Fällen eine Fossilisation erfährt und somit über Jahrtausende erhalten bleibt (Horne et al., 2002; Sturm, 2014b).

Neben dem Schichtbau der Klappen tritt noch ein weiteres Spezifikum auf, sind diese doch oftmals von Gruben, Höckern, Knoten, Leisten und Stacheln übersät, woraus sich eine äußerst variable Relieferung ergibt. Diese Oberflächengestaltung unterliegt auch bei verschiedenen Häutungsstadien einer einzelnen Spezies mitunter einer signifikanten Variation, was bei der Artbestimmung zu entsprechenden Erschwernissen führen kann. Das am dorsalen Rand des Carapax situierte Schloss kann entweder frei von jeglichen Zähnen oder Höckern sein – man bezeichnet diese Form als *adont* – oder über entsprechende, der Determination sehr zuträgliche Strukturen verfügen. Bei einem *taxodonten* Schloss treten zahlreiche gleichartige Zähnchen auf, wohingegen sich ein *merodontes* Schloss durch zwei Zähne auf der einen Seite und zwei Zahngruben auf der anderen auszeichnet. Das *amphidonte* Schloss schließlich weist auf beiden Klappen Zähnchen auf, die ineinandergreifen und somit eine erhöhte Stabilität des Carapax gewährleisten, während das *dyso-donte* in jeder Klappe charakteristische Furchen ausgebildet hat (Abb. 13).

Solange die Tiere leben, sind sie in der Lage, ihre Klappen mithilfe spezieller Aduktorenmuskeln zu schließen, welche mit dem vorderen Teil der Klappen in Verbindung stehen. Das Absterben der Organismen hat demgemäß eine Eröffnung des Carapax zur Folge, wie sie auch bei Muschelschalen nach dem

Tod des Weichtieres beobachtet werden kann. Als Sinnesorgane der Ostrakoden dienen zwei Antennenpaare, die an ihren Enden spezielle Borsten tragen, sowie eine aus dem Hinterleib entspringende Furca. Zudem verfügen die Tiere noch über eine Vielzahl an Sinneshärchen, die sich durch jene oben erwähnten Schalenporen nach außen führen lassen und der sensorischen Erkundung ihrer unmittelbaren Umgebung dienen. Die im Seichtwasser beheimateten Muschelkrebse ernähren sich hauptsächlich von Schwebepartikeln im Wasser oder organischen Bestandteilen des Sediments, können sich jedoch auch eine räuberische Lebensweise angeeignet haben. Gerade letztere Formen zeichnen sich teils durch überproportional dimensionierte Facettenaugen aus, welchen durch die Ausbildung von Augenlöchern oder Tuberkeln im Carapax die freie Sicht nach außen ermöglicht wird. Die Atmung der Ostrakoden wird einerseits durch thorakale Kiemenbüschel gewährleistet und kann andererseits über die gesamte Körperoberfläche erfolgen (Moore et al., 1952; Brassier, 1980; Lehmann & Hillmer, 1988; Sturm, 2014b).

Hinsichtlich der Reproduktion von Muschelkrebsen lassen sich unterschiedliche Strategien differenzieren: Neben der sexuellen und asexuellen Fortpflanzung existiert noch zusätzlich eine Form der Parthenogenese, bei der unbefruchtete Eizellen zur entsprechenden Differenzierung gelangen. Viele Spezies weisen einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus aus, der sich jedoch nicht in einer unterschiedlichen Größe von Männchen und Weibchen niederschlägt, sondern häufig erst durch die bei den weiblichen Tieren entwickelten Bruttaschen erkennbar wird. Nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei durchlaufen die Krebse innerhalb ihrer Larvalphase bis zu neun Häutungsstadien. Bei manchen Arten erfolgt neben der Ausbildung von männlichem und weiblichem Morphotyp noch die Entwicklung zusätzlicher Juvenilstadien, wodurch die systematische Zuordnung der Tiere eine zusätzliche Verkomplizierung erfährt. Bei einigen Formen kann aktive Brutpflege beobachtet werden, welche

durch Lagerung der Eier innerhalb des Carapax erzielt wird. Bei manchen Arten besteht zudem die Möglichkeit der Ausbildung eines embryonalen Dauerstadiums, anhand dessen längere Perioden der Trockenheit überstanden werden können (Horne et al., 1998; Abb. 14).

Die Ökologie der Muschelkrebse gestaltet sich in mehrfacher Hinsicht interessant. Die den Tieren gebotenen Lebensbedingungen spiegeln sich für gewöhnlich in der Form und Struktur des Carapax wider. Dies hatte in der Vergangenheit zur Folge, dass man den Krebsen in vielerlei Fällen den Wert eines so genannten Bioindikators – darunter versteht man einen Zeigerorganismus in Bezug auf die vorhandenen Umweltkonditionen – einräumte. Bei Süßwasserostrakoden besteht in der Regel die Tendenz zur Entwicklung dünner, glatter und schwach kalzifizierter Schalen, wodurch sich die Wahrscheinlichkeit einer Fossilisation deutlich verringert. Die Nahrung dieser Gruppe von Muschelkrebsen besteht in der Hauptsache aus Diatomeen, Bakterien und Detritus, also feinsten organischen Schweb- und Sedimentpartikeln. Bei pelagischen Ostrakoden erfolgt ebenfalls die Ausbildung dünner und glatter Gehäuse. Als Besonderheit der marinen Organismen gelten die langen Extremitäten, welche den Carapax an spezifischen Stellen durchdringen und ihre hauptsächliche Funktion in der Ausführung von Schwimmbewegungen besitzen. Die Nahrung der schwimmfähigen Ostrakoden besteht überwiegend aus planktonischen Organismen pflanzlichen oder tierischen Ursprungs; räuberische Muschelkrebse erbeuten zudem kleinere Crustaceen oder Larven anderer Organismen. Die benthischen, also auf dem Meeresboden lebenden Ostrakoden verfügen zumeist über einen kleinen glatten Carapax, der infolge vermehrter Kalziteinlagerungen eine gegenüber den pelagischen Formen signifikant erhöhte Robustheit besitzt. Ihre Nahrung setzt sich aus Detritus oder anderen Feinstpartikeln, welche sie durch spezifische Filtriermechanismen aus dem Wasserkörper absondern, zusammen. Manche Formen graben sich in

das Substrat ein und verfolgen eine endobenthische Lebensweise, während andere parasitisch oder als Kommensalen auf Wirtsorganismen leben. Jene benthischen Ostrakoden mit bevorzugtem Lebensraum auf grobkörnigen Substraten oder in Starkströmungsbereichen neigen häufig zur Ausbildung eines durch Rippen oder Gitterstrukturen verstärkten Carapax (Lehmann & Hillmer, 1998; Horne et al., 2002; Sturm, 2014b).

4.4 Präparation und Mikroskopie fossiler

Ostrakodenschalen

Die Präparation der Muschelkrebsschalen folgt einem festen Prozedere, welches jedoch gerade bei sehr dünnschaligen Formen von einigen Tücken gekennzeichnet sein kann. Zunächst ist bei der Aufbereitung des Sediments darauf zu achten, dass die Größe der Gehäuse zwischen 100 Mikrometer und einigen Millimetern schwankt. Die Sedimentprobe wird in einem ersten Arbeitsschritt vorsichtig mit Wasserstoffperoxid (H_2O_2) oder Sodawasser gewaschen. Daran anschließend erfolgt die Abtrennung der feinkörnigen Partikelfractionen durch Verwendung eines $63\ \mu\text{m}$ -Siebes. Der im Sieb verbleibende Rückstand wird einer Trocknung unterzogen und mittels entsprechender Siebkolonne ($125\ \mu\text{m}$, $250\ \mu\text{m}$, $500\ \mu\text{m}$) nochmals in Fraktionen mit unterschiedlichen Teilchengrößen aufgetrennt. Je nach den in der Probe zu erwartenden Arten werden abschließend einzelne Siebanteile genauer unter dem Binokular auf ihren Ostrakodenbestand überprüft. Etwa vorhandene Fossilien sind mittels Präpariernadel und befeuchtetem Pinsel aus dem Mineralbestand herauszuseparieren (Sturm, 2014b).

Die mikroskopische Studie der Gehäuse von Muschelkrebsen erfolgt in der Regel mithilfe des Auflichtmikroskops, welches einen ausreichend genauen Blick auf die artspezifischen Strukturen der beiden Klappen gewährt. Um die Klappen für die fotografische Dokumentation in die richtige Position zu brin-

gen, empfiehlt sich die Verwendung kleiner Wachs- oder Plastilinkügelchen. Die wissenschaftliche Untersuchung der Feinstruktur des Carapax lässt sich freilich nur unter Verwendung des Rasterelektronenmikroskops durchführen. Dazu sind die Schalen auf einem speziellen Objektträger zu positionieren und mit einer elektrisch leitenden Schicht aus Kohlenstoff zu versehen. Die Mikroskopie selbst erfolgt unter Einstellung eines Standardsetups (Beschleunigungsspannung: 15 kV, Strahlstrom, 3 nA).

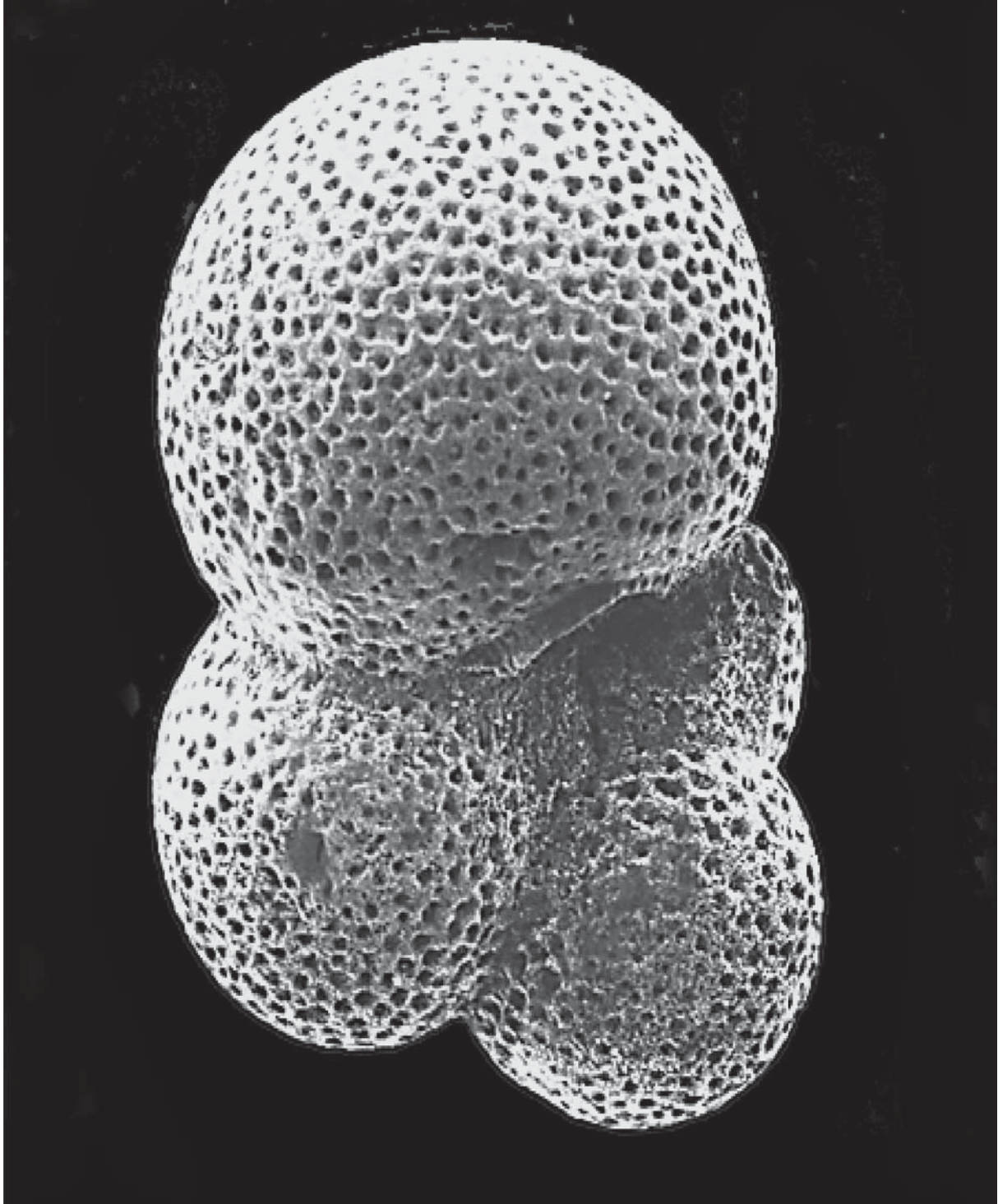
4.5 Beispiele fossiler Ostrakoden

Unter den fossilen Muschelkrebsen mit marinem Lebensraum gibt es etliche Exemplare mit auffälligen, teilweise bizarr anmutenden Schalenstrukturen. Dazu zählt etwa die Spezies *Cytheropteron pseudomontrosiense* mit ihrem dattelförmigen, ungefähr 3 mm langen Gehäuse. Diese bei Bohrungen auf der Insel Jütland in Dänemark geborgene Form zeigt charakteristische Einwölbungen im Gehäuse, woraus eine netzartige Oberflächenstruktur resultiert. Biostratigrafisch ist über diese Art noch relativ wenig bekannt; von paläontologischer Seite wird die Vermutung geäußert, dass sie im Miozän durch eine globale Distribution gekennzeichnet war. Die Spezies *Cistacythereis pokorny hellenica* tritt gesichert seit dem Pliozän auf und besiedelt seitdem die Weltmeere. In gehäufte Form können Fossilien dieser Tiere unter anderem auf der Insel Zypern angetroffen werden. Wie bei der zuvor besprochenen Art lässt das Gehäuse infolge seiner netzartig gestalteten Oberfläche eine erhöhte Robustheit vermuten. Die Skulpturierung der etwa 4 mm langen Schale erfolgt hier durch teils tiefe, über die gesamte Länge verlaufende Furchen. Ebenfalls aus den zypriotischen Tertiärsedimenten isolieren lassen sich die beiden Arten *Eucytherura complexa* und *Aurila punctata punctata*. Erstgenannte Form bildet ein 3,5 mm langes, mit netzartiger Oberflächenstruktur und sehr augenscheinlichen Auswölbungen, den so genannten Tuber-

keln, versehenes Gehäuse aus, wohingegen zweite Form sich durch eine Schale mit nahezu halbkreisförmigem Umriss auszeichnet. Hinsichtlich der Strukturierung des 2,3 mm langen Gehäuses bestehen keine nennenswerten Spezifitäten. Eine sehr grobe Schalengestaltung kann für die Spezies *Cythere texana* konstatiert werden. Hier sind nämlich zahlreiche, über das gesamte Gehäuse verstreute Auswölbungen zu beobachten, welche teils rundlich, teils spitz und eckig und teils abgestumpft geformt sind. Die 2,5 mm messenden Tiere bevölkern wahrscheinlich seit dem Eozän die Meere, wobei in Sedimentproben aus Texas (Pin Oak Creek) ihr massenhaftes Auftreten festzustellen ist. Als Kleinstform gilt die Spezies *Semicytherura* sp., deren Gehäuse lediglich eine Länge von 0,56 mm erreicht und zudem eine deutliche Perforation für den Durchtritt von Extremitäten und Sinneshärcchen erkennen lässt (Abb. 15). Die fossilen Muschelkrebse bleiben keineswegs auf das Tertiär beschränkt, sondern treten mitunter schon im späten Mesozoikum in Erscheinung. Derartige Formen können unter anderem in Sedimenten an der Küste des Golfes von Mexiko angetroffen werden. Die einzelnen seit der Kreidezeit nachgewiesenen Arten weisen teilweise bizarr strukturierte und recht klein gehaltene Gehäuse (< 1 mm) auf. Exemplarisch seien in diesem Zusammenhang die Spezies *Cythereis dallasensis*, *Cytheropteron harrissi* und *Brachycythere lediforma porosa* genannt. *Cytheropteron harrissi* bedarf hier freilich einer besonderen Erwähnung, besitzt diese Art doch ein nahezu dreieckiges Gehäuse mit eher feiner Oberflächenstrukturierung. Zuletzt sei im Rahmen dieser Zusammenschau noch die Spezies *Liasina lanceolata* genannt, welche über ein perfekt gestaltetes ellipsoides Gehäuse mit glatter Oberfläche verfügt. Dieser Umstand für sich gesehen stellte sicherlich keine Besonderheit dar, würde die Form nicht bereits seit dem Silur die marinen Biotope der Erde bevölkern (Abb. 16).



5 | Foraminiferen



(*Subbotina triloculinoides*, Oberpaläozän, Israel)



KAPITEL 5

Foraminiferen

5.1 Allgemeine Bemerkungen

Bei Foraminiferen handelt es sich um einzellige, ausschließlich marine Organismen, welche über ein ein- oder mehrkammeriges Gehäuse verfügen. Bereits der griechische Historiograf Herodot machte im 5. Jh. v. Ch. auf diese Einzeller aufmerksam, als er die im Kalkstein der ägyptischen Pyramiden enthaltenen Nummuliten, eine Gruppe benthischer Großforaminiferen, beschrieb. Der Name der Foraminiferen leitet sich von den lateinischen Begriffen „foramen“ (Öffnung) und „ferre“ (tragen) ab und spielt darauf an, dass das von den Organismen getragene Gehäuse ähnlich wie bei Schalen von Gastropoden eine Öffnung besitzt, die eine Kommunikation mit der Außenwelt gestattet. In der älteren Literatur werden Foraminiferen infolge der spezifischen Gehäusegestaltung auch als Kammerlinge bezeichnet. Die Einzeller treten in nahezu allen marinen Biotopen auf und verfolgen dort entweder eine benthische oder eine planktonische Lebensweise, die sie mitunter zu Spezialisten hinsichtlich der Nahrungsaufnahme geraten ließ (Sturm, 2013a). Eine erstmalige wissenschaftliche Auseinandersetzung mit den Foraminiferen erfolgte erst ab der Mitte des 19. Jh.; im Jahre 1835 war es der französische Naturkundler F. Dujardin, der die Einzeller zum ersten Mal als Protozoen, also tierische Organismen, identifizierte. Kurze Zeit darauf war dem Paläontologen A. D. d'Orbigny in Bezug auf die grobe Klassifikation der Foraminiferen ein sehenswerter Erfolg beschieden. Einen signifikanten Erkenntnisfortschritt in der Erforschung der Protozoen konnte man bei diversen ozeanografischen Forschungsexpeditionen in den 1870er Jahren erzielen; hier gelang es vor allem, ein detailliertes Bild zur Lebensweise der Einzeller zu zeichnen. Im 20. Jh. erlebte

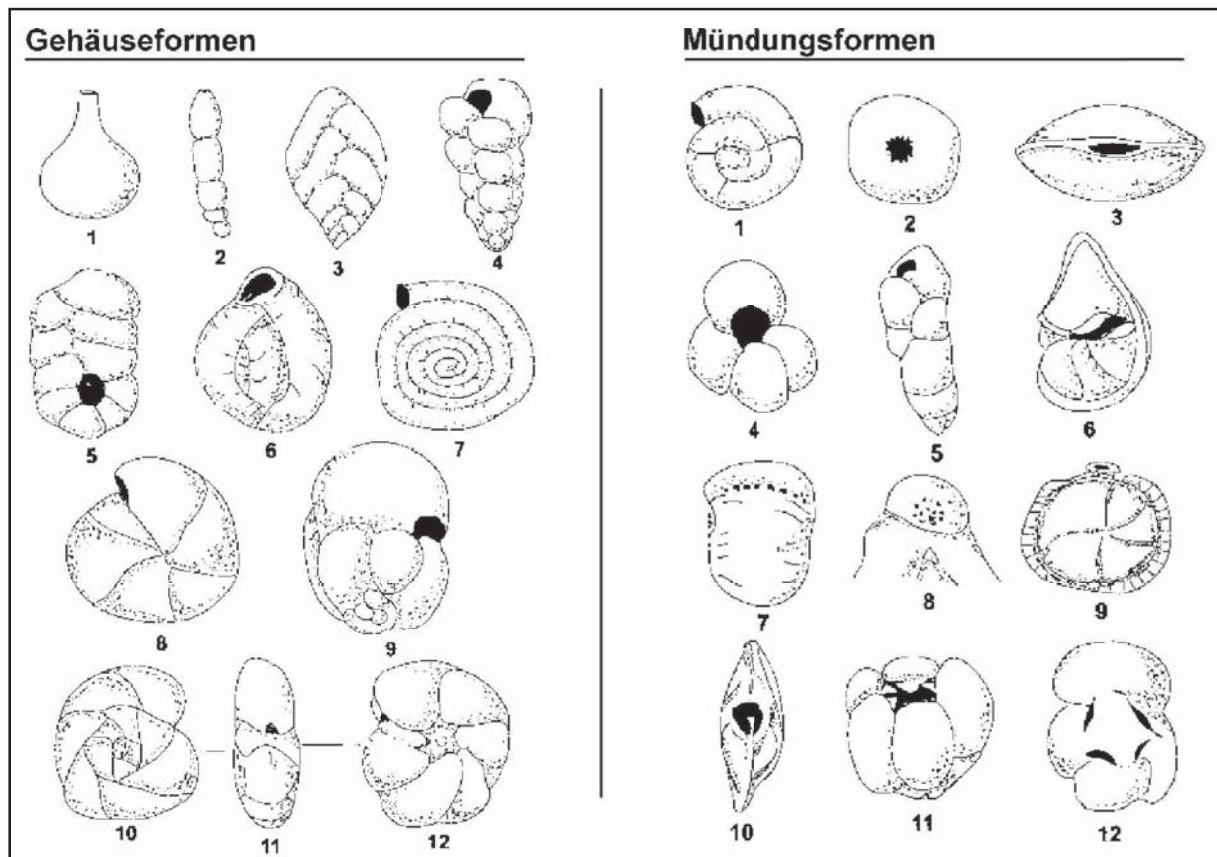
die Foraminiferenforschung einen nochmaligen Aufschwung, da man sich zunehmend des biostratigrafischen Wertes dieser Einzeller sowie deren Bedeutung für die Rohstoffexploration bewusst wurde. Beide Sachverhalte führten in den 1960er Jahren zur Definition jener Systematik, welche bis heute weitgehend ihre Gültigkeit beibehalten hat (Moore et al., 1952; Loeblich & Tappan, 1964, 1987; Boardman et al., 1987; Lehmann & Hillmer, 1988; Sen Gupta & Barun, 2002; Cavalier-Smith, 2003)

5.2 Biologie und Ökologie der Foraminiferen

Hinsichtlich ihrer biologischen Klassifikation sind Foraminiferen in einem eigenen Phylum zusammengefasst, welches als Bestandteil des Unterreiches der Rhizaria beziehungsweise des Reiches der Chromista gilt. Für die feinere systematische Untergliederung der Organismengruppe bedient man sich im Allgemeinen der Zusammensetzung und Morphologie des Gehäuses. Laut paläontologischer Forschung lassen sich drei grundlegende Formen der Gehäusezusammensetzung unterscheiden: Die erste Gruppe zeichnet sich durch einen Aufbau der Schale aus organischen Bestandteilen aus. Bei der zweiten Gruppe erfolgt der Aufbau des Gehäuses durch die Zusammenfügung unterschiedlicher Bestandteile aus der Umgebung – man spricht in diesem Zusammenhang auch von agglutinierten Formen. In der dritten Gruppe ist ein Aufbau des Gehäuses aus Kalziumkarbonat (CaCO_3) festzustellen, wodurch die Karbonatkompensationstiefe in Hinblick auf die Erhaltung der Schale eine bedeutende Rolle spielt. Aus paläontologischer Sicht sind die so genannten Allogromiina der ersten Gruppe, die Textulariina der zweiten Gruppe und die Fusulinina, Miliolina und Globigerinina der dritten Gruppe zuzuordnen. Letztere Kategorie umfasst auch die bereits erwähnten Nummuliten (lat. „nummulus“ = kleines Geldstück), denen in manchen Regionen eine gesteinsbildende Funktion zuteil wird (Loeblich & Tappan, 1987; Lehmann & Hillmer, 1988).

Das Gehäuse der Foraminiferen lässt in Bezug auf seine Gestalt eine signifikante Variation erkennen, wobei lediglich zwei Schalenmerkmale in die Klassifikation einfließen: Hier ist zum einen die Anordnung der einzelnen Gehäussekammern zu nennen; zum anderen gilt die Form der Gehäusemündung als determinativ. Grundsätzlich kann eine Unterscheidung in ein- und mehrkammerige Gehäuse vorgenommen werden; bei der letztgenannten Gruppe erfolgt die Anordnung der Kammern nach verschiedenen geometrischen Strategien. Beim planspiralen Gehäuse etwa sind die Kammern spiralartig in einer Ebene angeordnet, beim biserialen Gehäuse hingegen verlaufen die Kompartimente in zwei Reihen nebeneinander. Das trochospirale Gehäuse zeichnet sich ebenfalls durch eine spiralartige, jedoch nicht in einer Ebene erfolgende Anordnung der Kammern aus. Die Mündungsformen gestatten eine Differenzierung in runde, ovale, schlitzförmige und dendritische (=verästelte) Öffnungen (Kennett & Srinivasan, 1983; Lehmann & Hillmer, 1988; Weidich, 1990; Den Gupta & Barun, 2002; Giere, 2009; Sturm, 2013a; Abb. 17).

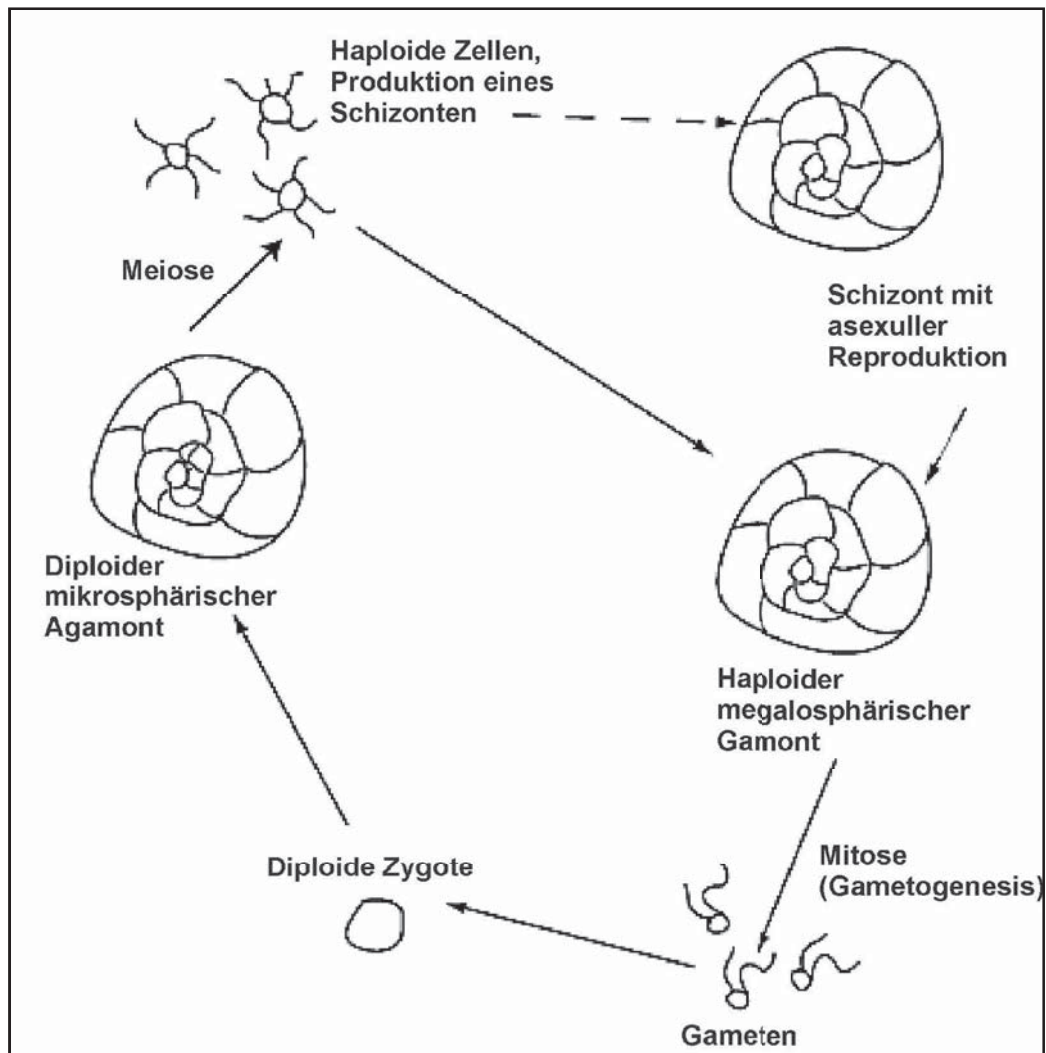
Foraminiferen sind durch eine Vielzahl an Ernährungsstrategien charakterisiert, welche in Korrelation mit der starken Variation der Gehäuseform steht. Bei aller Komplexität, die in Verbindung mit der Nahrungsaufnahme steht, gibt es dennoch einige Vereinfachungen, durch die ein besseres biologisches Verständnis in Bezug auf diese Tiergruppe erreicht werden kann. Bei den benthischen Foraminiferen handelt es sich im Allgemeinen um Kleinpartikel-Allesfresser – in der Fachliteratur als Mikro-Omnivora bezeichnet –, auf deren Speiseplan hauptsächlich kleine Bakterien, Algen, Protisten, Metazoen und Detritus stehen. Einige Spezies sind dazu in der Lage, ihre Pseudopodien, also fußartige Ausstülpungen der Zelle, für die Entnahme der Nahrungspartikel aus dem Wasser oder Sediment zu nutzen. Andere Arten wie etwa *Elphidium crispum* verwenden wiederum ein Netz, mit dessen Hilfe sie die Nährstoffteilchen aus dem Wasserkörper filtern können. Benthische und planktonische Fo-



17 | Links – Gehäuseformen fossiler und rezenter Foraminiferen: 1-einkammerig, 2-uniserial, 3-biserial, 4-triserial, 5-planspiral bis biserial, 6-miliolin, 7-planspiral aufgerollt, 8-planspiral eingerollt, 9-streptospiral, 10-12-trochospiral; Rechts – Mündungsformen fossiler und rezenter Foraminiferen: 1-offener Endtubus, 2-radial, 3-schlitzförmig, 4-umbilikal, 5-schleifenförmig, 6-interiomarginal, 7-multipel interiomarginal, 8-cribriform, 9-mit phialiner Lippe, 10-mit bifider Lippe, 11-umbilikale Zähne, 12-umbilikale Bulla (Sturm, 2013a).

Foraminiferen der lichtdurchsetzten (= photischen) Zone mariner Biotope sind häufig durch eine Symbiose mit fotosynthetisch aktiven Algen wie beispielsweise Dinoflagellaten, Diatomeen oder Chlorophyten gekennzeichnet. Dabei stellen die Algen jene aus dem Fotosyntheseprozess gewonnenen organischen Nährstoffe zur Verfügung, wohingegen die Protozoen das als Rohstoff für die fotosynthetische Reaktion dienende Kohlendioxid (CO_2) liefern (Brasier, 1980; Loeblich & Tappan, 1987; Yassini & Jones, 1995; Langer et al., 1997; Bernhard & Bowser, 1999; Branson et al., 2013; Sturm, 2013a).

Einige interessante Aspekte sind hinsichtlich des Lebenszyklus der Foraminiferen zu konstatieren. Dies beginnt etwa damit, dass man noch relativ wenig Information zur Reproduktion dieser Organismen besitzt und lediglich für 20 der 4.000 rezenten Arten ein vollständiges Bild diesen Bioprozess betreffend zeichnen konnte. Als eine ungeachtet des Wissensstandes für alle Spezies



18 | Reproduktionszyklus der Foraminiferen. Der diploide Agamont bildet infolge eines Meiose-Prozesses haploide Zellen aus, welche sich entweder zu einem haploiden Gamonten oder einem haploiden Schizonten ausbilden. Der Schizont erzeugt durch asexuelle Reproduktion ebenfalls haploide Gamonten. Die Gamonten selbst unterliegen einem sexuellen Fortpflanzungsprozess mit der Bildung von Gameten, die sich zur diploiden Zygote vereinen und wiederum den am Beginn des Zyklus stehenden Agamonten formen (Sturm, 2013a).



zu attestierende Besonderheit gilt sicherlich der so genannte Generationswechsel, worunter man das alternierende Auftreten von geschlechtlich und ungeschlechtlich entstandener Generation versteht. Die sexuell gebildeten Gamonten entstammen dabei der so genannten megalosphärischen (großwüchsigen) Generation und verfügen lediglich über haploides Erbmateriel. Nachdem sich diese Zellen einem intensiven Wachstumsprozess unterzogen haben, führen sie zahlreiche Zell- und Kernteilungen durch, als deren Resultat die so genannten Isogameten anzusehen sind. Die ebenfalls haploiden Keimzellen fusionieren im Zuge einer „Kopulation“ zu einer Zygote, die im Rahmen der mikrosphärischen (kleinwüchsigen) Generation zu einem diploiden Organismus heranreift. Protozoen mit doppelt vorhandenem Erbmateriel werden im Allgemeinen als Agamonten bezeichnet. Der Fortpflanzungszyklus wird durch die wiederholte Bildung von Gamonten (Embryonen), welche durch Reduktionsteilung der Agamonten entstehen, geschlossen (Brasier, 1980; Lehmann & Hillmer, 1988; Sen Gupta & Barun, 2002; Abb. 18).

5.3 Paläontologische Bedeutung der Foraminiferen

Nach heutigen Erkenntnissen traten Foraminiferen erstmals im frühen Kambrium (ca. 550 Mill. Jahre) auf und konnten sich bis zum heutigen Tage erfolgreich in der Tierwelt behaupten. Die ältesten Vertreter dieser Einzeller, welche in Fossilform aus entsprechenden Gesteinsformationen isoliert werden konnten, verfügten noch über organische oder einfache agglutinierte Gehäuse. Erst im Devon (ca. 410–360 Mill. Jahre) traten erstmals hartschalige Foraminiferen auf, unter denen insbesondere die Fusulinina erstmalig zur Blüte gelangten. Die globale Verbreitung dieser Foraminiferengruppe hatte unter anderem die Ausbildung hochkomplexer Gehäuseformen im späten Karbon (ca. 360–280 Mill. Jahre) und im Perm (ca. 280–220 Mill. Jahre) zur Folge. Die Fusulinina fanden im Rahmen eines drastischen Faunenschnittes an der

Wende vom Paläozoikum zum Mesozoikum ihr Ende und erfuhren damit dasselbe Schicksal wie zahlreiche andere Tiergruppen (z. B. Trilobiten, Belemniten, rugose Korallen). Eine ungewöhnlich starke Vergrößerung der Foraminiferenfauna ist seit der oberen Trias beziehungsweise dem unteren Jura feststellbar. Alle in diesem Zeitraum neu gebildeten Spezies der Kammerlinge zeichnen sich wie ihre paläozoischen Vorgänger durch ihre ausschließlich benthische Lebensweise aus. Erste planktonische Foraminiferen sind erst ab dem mittleren Jura in entsprechenden Gesteinsformationen nachweisbar, bleiben jedoch auf den Nordrand der Tethys und die epikontinentalen Beckenzonen Europas beschränkt. Man vertritt gegenwärtig die Auffassung, dass es sich bei diesen ursprünglichen Vertretern um so genannte meroplanktonische Formen gehandelt hat, die erst in der Spätphase ihres Lebenszyklus vom Meeresgrund in den offenen Wasserkörper übertreten. Während des Paläozäns erfuhr die Evolution der Foraminiferen rasche Fortschritte und resultierte unter anderem im erstmaligen Auftreten der planktonischen Globigerinen und Globorotalien sowie in der Entwicklung verschiedenster Großformen. Zur letztgenannten Gruppe zählen jene seit dem Eozän anzutreffenden Nummuliten, die gemäß obigen Ausführungen bereits den alten Griechen bekannt waren. Aus biostratigrafischer Sicht von höchstem Interesse ist die Tatsache, dass sowohl bentische als auch planktonische Foraminiferen seit dem Miozän einem kontinuierlichen Rückgang unterliegen, dessen Ursachen bis heute noch nicht vollständig aufgeklärt werden konnten (Tollmann, 1960; Postuma, 1971; Schaub, 1981; Wood et al., 1985; Löblich & Tappan, 1987; Lana, 2001; Gooday et al., 2008; Lejzerowicz et al., 2010).

5.4 Präparation und Mikroskopie von Foraminiferen

Die Präparation fossiler Foraminiferen kann sich als äußerst einfach herausstellen, wenn jenes Sediment, in dem die Gehäuse der Einzeller angereichert

sind, keiner Petrifikation unterworfen worden ist. Dies gilt vor allem für tertiäre und quartäre Sedimentablagerungen, welche in Küstennähe oder in einem Flachmeer stattgefunden haben. Die Gehäuse werden durch eine geeignete Siebungsprozedur vom Mineralbestand getrennt und können nachfolgend durch Behandlung mit Wasserstoffperoxid (H_2O_2) oder einer schwachen Säure von störenden organischen und anorganischen Partikeln befreit werden. Wesentlich komplexer gestaltet sich der Präparationsvorgang, wenn die Fossilien in bereits petrifiziertem Gestein anzutreffen sind, wie dies sehr häufig bei mesozoischen Spezies von benthischen und planktonischen Foraminiferen der Fall ist. Handelt es sich bei der fossilhaltigen Lithologie um sehr hartes Kalkgestein, empfiehlt sich in der Regel die Herstellung von Dünnschliffen, wie sie etwa auch in der petrografischen Forschung ihre Verwendung finden (Sturm, 2013a). Diese Arbeit setzt freilich die Verwendung von hochwertigen Schneide- und Schleifapparaturen voraus, welche für gewöhnlich den finanziellen Rahmen des Hobbyforschers bei weitem überschreiten. Da keine Mineralbestimmung oder chemische Quantifikation vorgenommen werden muss, ist die Dicke der Dünnschliffe auch nicht exakt auf $30\text{ }\mu\text{m}$ zu bemessen, sondern kann diesen Wert überschreiten. Die Herstellung dünner lichtmikroskopischer Präparate verlangt ein hohes Maß an Erfahrung im Umgang mit dem Gesteinsmaterial ab und führt gerade zu Beginn der Tätigkeit zu zahlreichen Fehlversuchen, welche sich erst mit entsprechender Übung in teils spektakuläre Erfolge umwandeln.

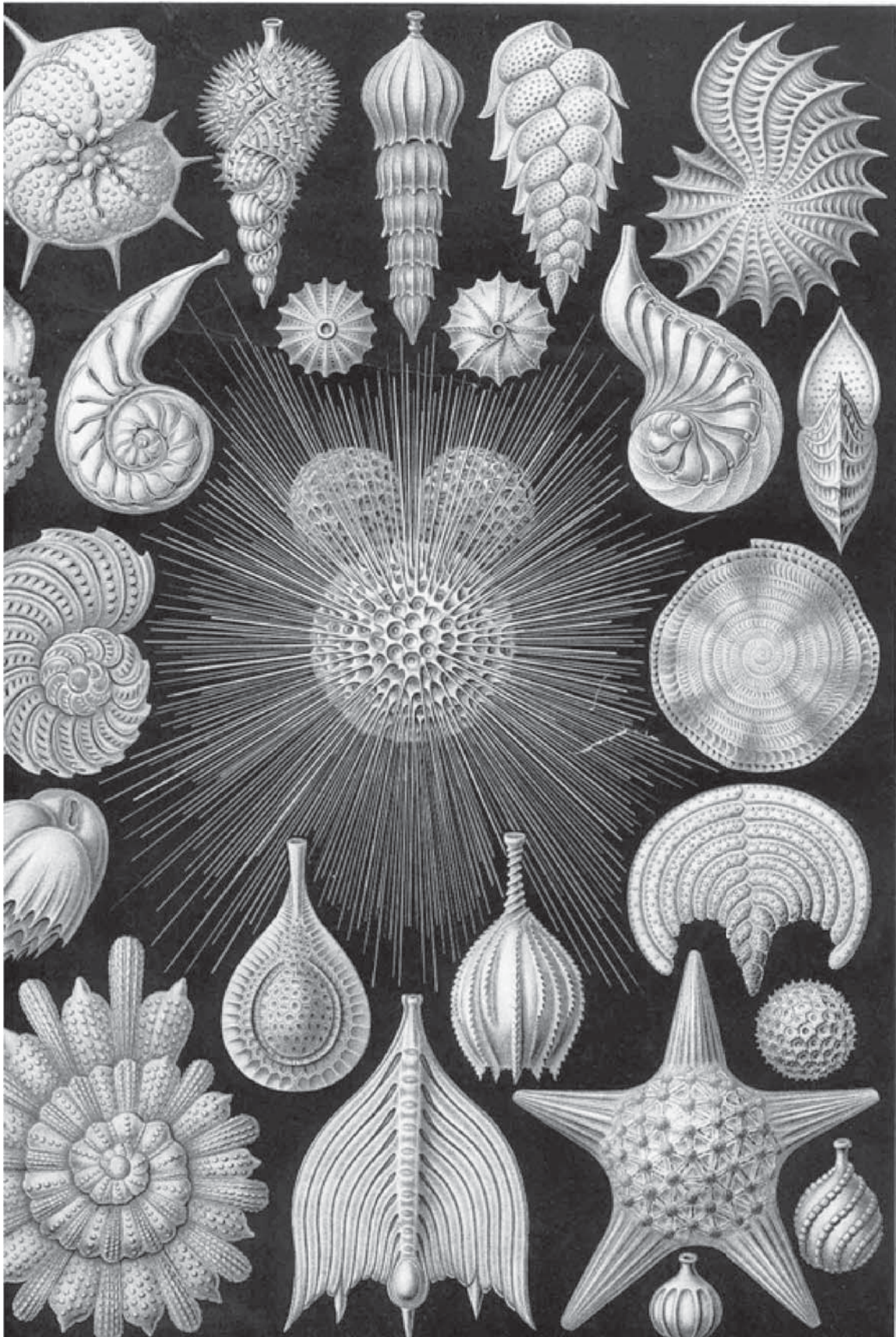
Eine weitere präparative Herangehensweise besteht darin, planktonische und kleinere benthische Formaminiferen mittels geeigneter Aufbereitungstechniken aus dem Gesteinskörper freizusetzen. Dazu wird die Gesteinsprobe zunächst mit einem Hammer zerkleinert und in einer Scheiben- oder Walzenmühle gemahlen, wobei die mittlere Korngröße des Mahlgutes $0,5\text{ mm}$ nicht unterschreiten sollte. Die auf diese Weise vorbehandelte Probe wird nachfolgend in

mit 6 %-igem Wasserstoffperoxid versetztem Wasser gekocht; die Dauer des Kochvorganges richtet sich dabei nach dem Gesteinstypus, sollte jedoch keinesfalls 30 Minuten überschreiten, um nicht den Fossilbestand selbst zur Auflösung zu bringen. Das nach der Kochprozedur verbliebene Material wird durch ein feines Sieb (Maschenweite: $63\ \mu\text{m}$) gewaschen, um die Probe von fossilisierten Schwebanteilen zu befreien. Nach der Trocknung des Probenmaterials erfolgt eine nochmalige Siebung und die händische Auslese fossiler Organismenschalen. Diese Sortierung sollte je nach Stabilität der Schalen entweder mit einer feinen Pinzette oder mit einer Präpariernadel durchgeführt werden (Sturm, 2013a).

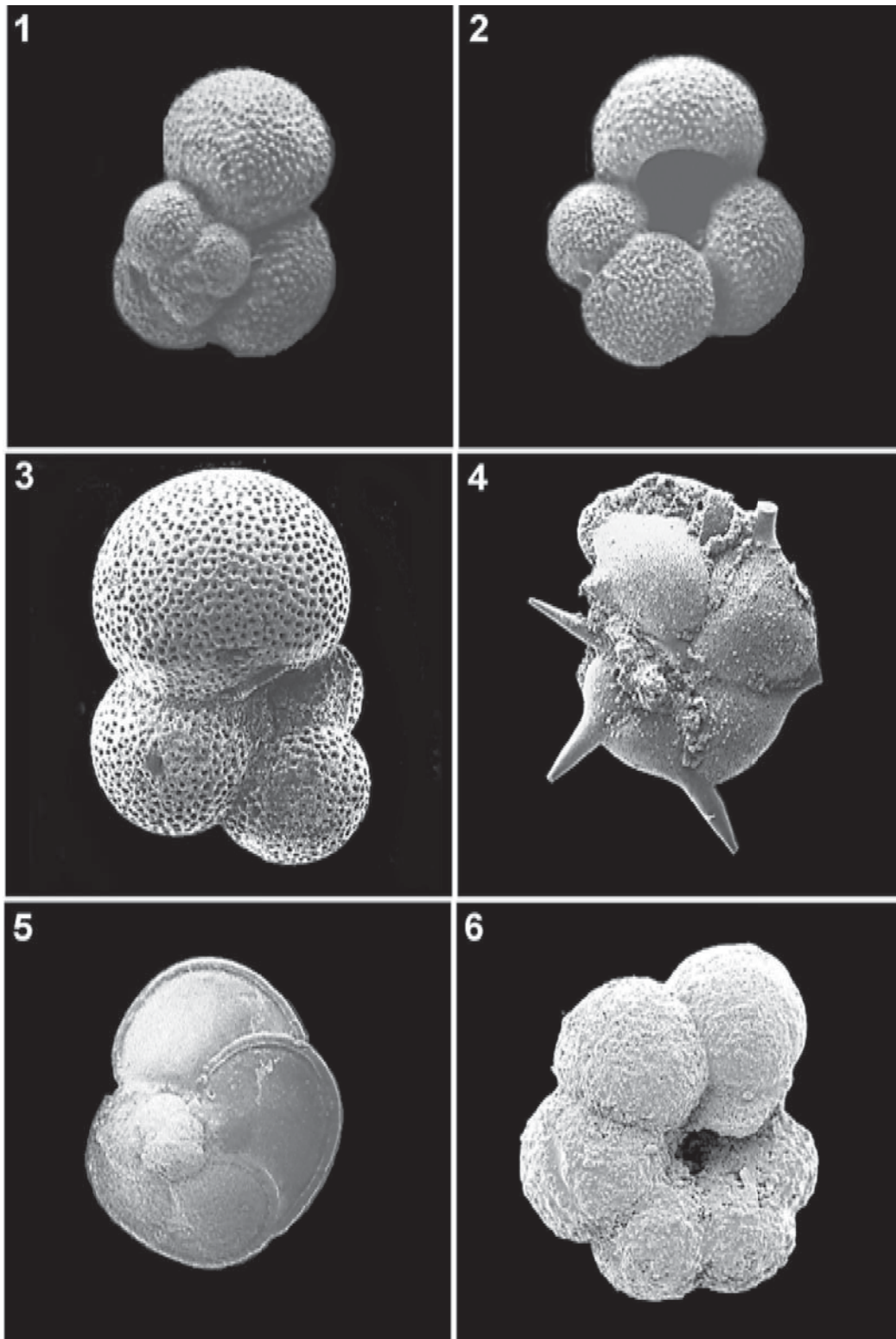
Für die Mikroskopie einzelner Foraminiferen, welche nach oben vorgestellten Prozeduren aus dem Sediment beziehungsweise aus dem Gestein isoliert worden sind, genügt deren Platzierung auf einem möglichst intransparenten Objektträger und deren Betrachtung im Auflichtmikroskop. Die mit fossilen Gehäusen der Einzeller versehenen Dünnschliffe sind mit einem petrographischen Durchlichtmikroskop zu betrachten, wobei die Verwendung der Polarisationsfilter für eine Feincharakterisierung des Schalenmaterials dienlich sein kann. Für detaillierte morphologische Studien der Foraminiferengehäuse stellt die Rasterelektronenmikroskopie einen unverzichtbaren Vorgang dar. Dazu werden die Schalen auf einem speziellen Objektträger fixiert und anschließend mit einer elektrisch leitfähigen Schicht aus Kohlenstoff bedampft. Die mikroskopische Arbeit erfolgt in der Regel bei einer Beschleunigungsspannung von 15 bis 20 kV (Sturm, 2013a).

5.5 Beispiele fossiler Foraminiferen

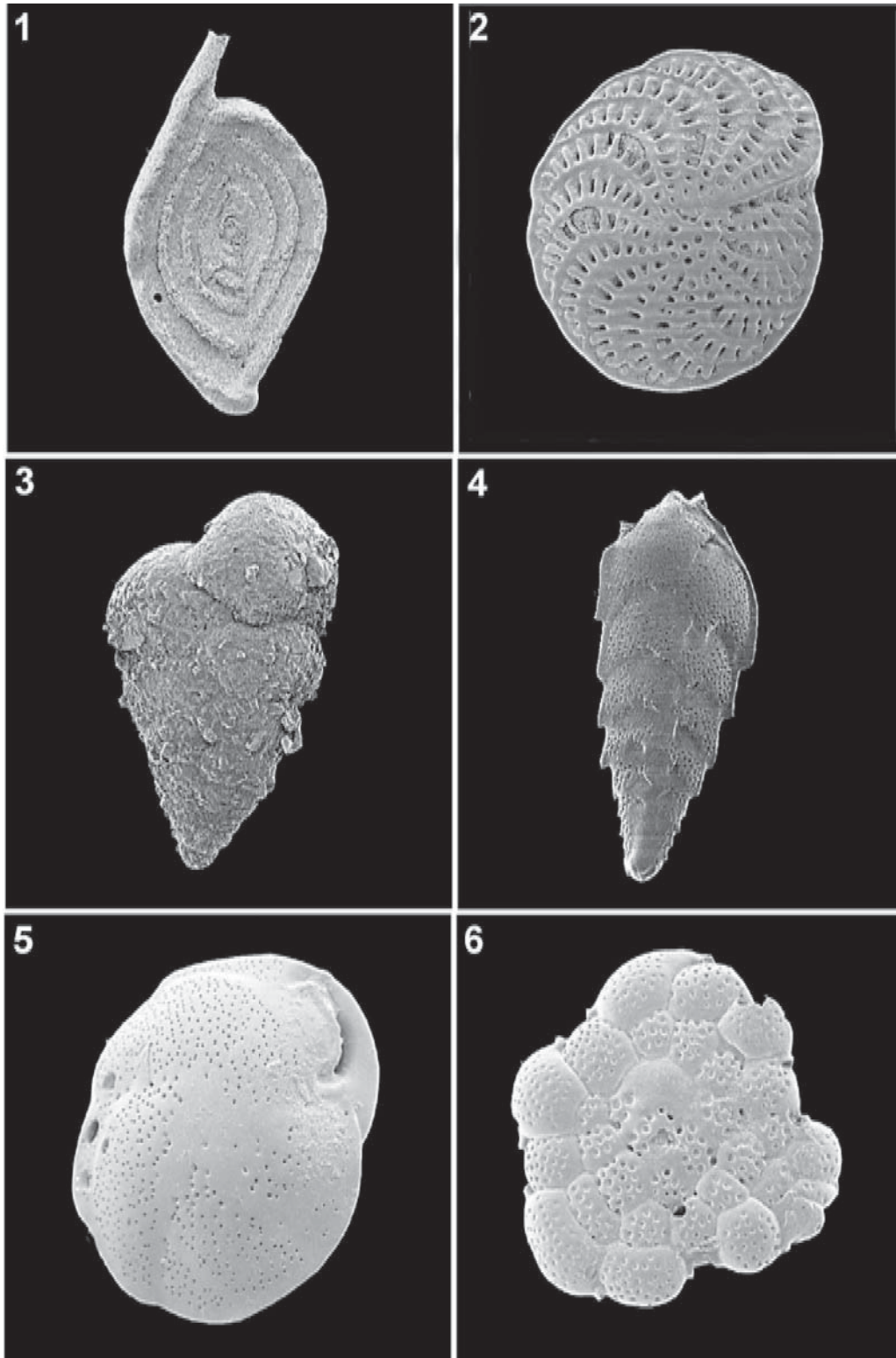
Die Gruppe der planktonischen Foraminiferen wird in erster Linie von den Globigerinen und den Globorotalien dominiert. Bedeutende in diesem Zu-



19 | Verschiedene benthische und planktonische Foraminiferen nach der Vorstellung des Naturforschers Ernst Haeckel (Haeckel, 1899-1904).



20 | Wichtige planktonische Foraminiferen. 1 – *Globigerina bulloides* (Durchmesser: 380 μm), 2 – *Globigerina bulloides* (umbilikale Ansicht), 3 – *Subbotina triloculinoides* (Durchmesser: ca. 300 μm), 4 – *Hantkenina alabamensis* (Durchmesser: 200 μm), 5 – *Globorotalia menardii* (Durchmesser: ca. 320 μm), 6 – *Ticinella primula* (Durchmesser: 250 μm) (Sturm, 2013a).

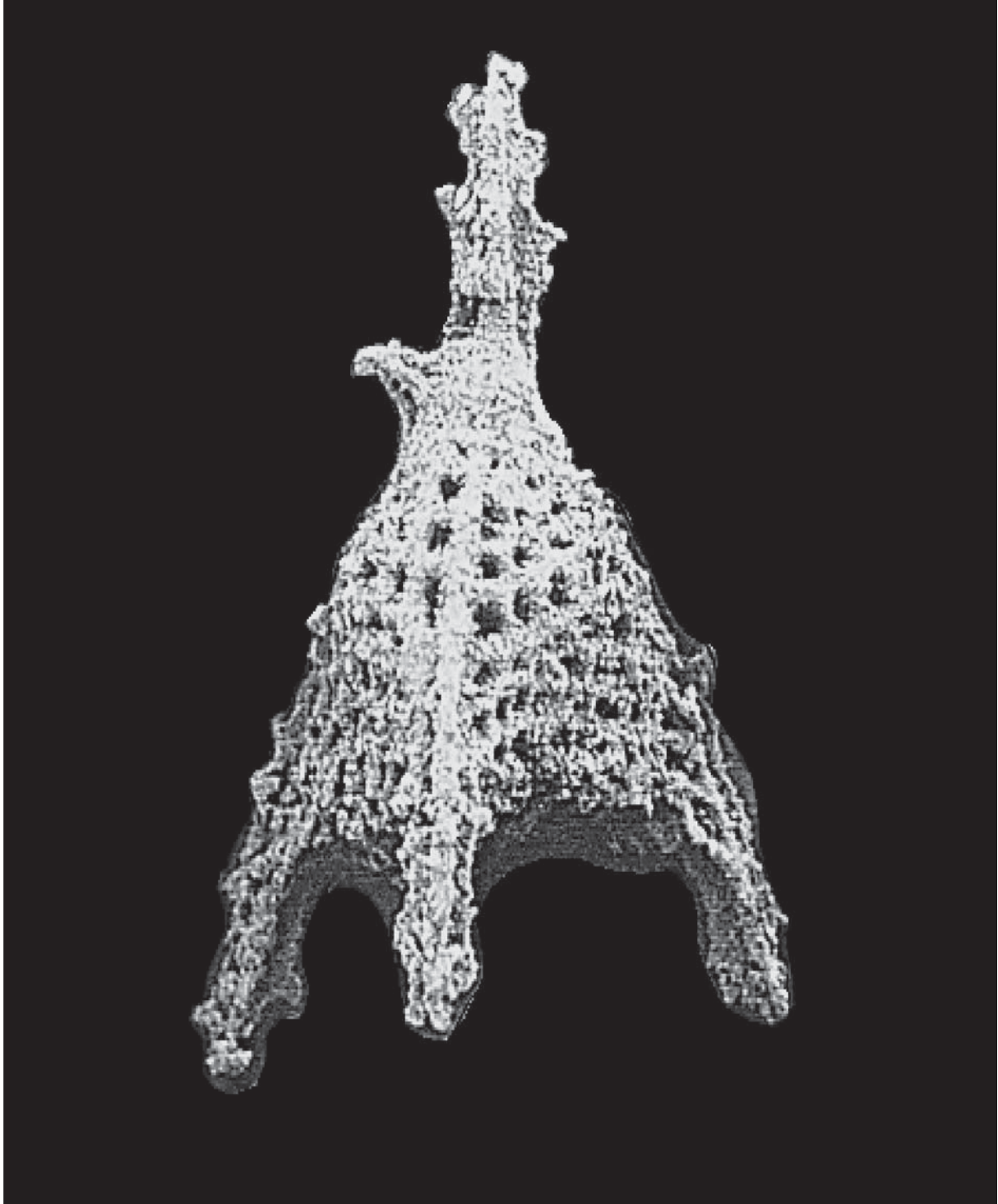


21 | Wichtige benthische Vertreter der Foraminiferen. 1 – *Spiroloculina ornata* (Länge: 2 mm), 2 – *Elphidium macellum* (Durchmesser: 1,5 mm), 3 – *Siphotextularia concava* (Länge: 2,5 mm), 4 – *Brizalina alata* (Länge: 3,2 mm), 5 – *Cassidulina neocarinata* (Durchmesser: 2 mm), 6 – *Planorbulina mediterraneanensis* (Durchmesser: 2,3 mm) (Sturm, 2013a).

sammenhang zu nennende Spezies sind etwa *Globigerina bulloides* und *Globorotalia menardii*. Diese beiden Arten verfügen über eine Größe des Gehäuses zwischen 300 und 500 μm ; ihnen kommt zudem eine wichtige Rolle in der Biostratigrafie zu, da sie seit dem Pliozän mit regelmäßiger Häufigkeit in entsprechenden Sedimentschichten auftreten. Die den Globigerinen nahestehende Spezies *Subbotina triloculinoides* lässt sich bereits seit dem Paläozän in biostratigrafisch relevanten Sedimentschichten nachweisen. Als reine Fossilform gilt *Hantkenina alabamensis*, welche für die eozänen Sedimentschichten Louisianas dokumentiert ist und dort ein bedeutendes Leitfossil repräsentiert. Zuletzt sei in dieser kurzen Aufzählung noch die Spezies *Ticinella primula* genannt, die durch globales Auftreten gekennzeichnet ist und den Sedimentschichten der unteren Kreide angehört (Abb. 20).

Bei den benthischen Foraminiferen bedürfen die Spezies *Spiroloculina ornata*, *Elphidium macellum*, *Siphotextularia concava* und *Brizalina alata* einer besonderen Erwähnung, da deren Gehäuse ohne weiteres eine Größe von mehreren Millimetern erreichen können. Als besonders reichhaltige Fundstätte für derartige Einzeller hat sich in den vergangenen Jahrzehnten das Marmarameer zwischen Europa und Asien herauskristallisiert, da hier optimale Lebensbedingungen für die Organismen vorherrschten und nach wie vor zugegen sind. Das erstmalige Auftreten der genannten Arten gilt bislang noch nicht als gesichert; gegenwärtig bestehen vermehrte Annahmen dahingehend, dass entsprechende Artendifferenzierung wohl am ehesten im frühen bis mittleren Tertiär stattgefunden hat. Zwei weitere interessante Spezies sind *Cassidulina neocarinata*, welche eine den Elphidien ähnliche Gehäuseform zeigt, sowie *Planorbulina mediterranensis*, deren Wert für die Biostratigrafie nach wie vor eher umstritten ist, da man sehr wenig zu ihrem zeitlichen Auftreten weiß (Abb. 19, 21).

6 | Radiolarien



(*Ultranapora cretacea*, vermutlich Ober-Kreide)



KAPITEL 6

Radiolarien

6.1 Allgemeine Bemerkungen

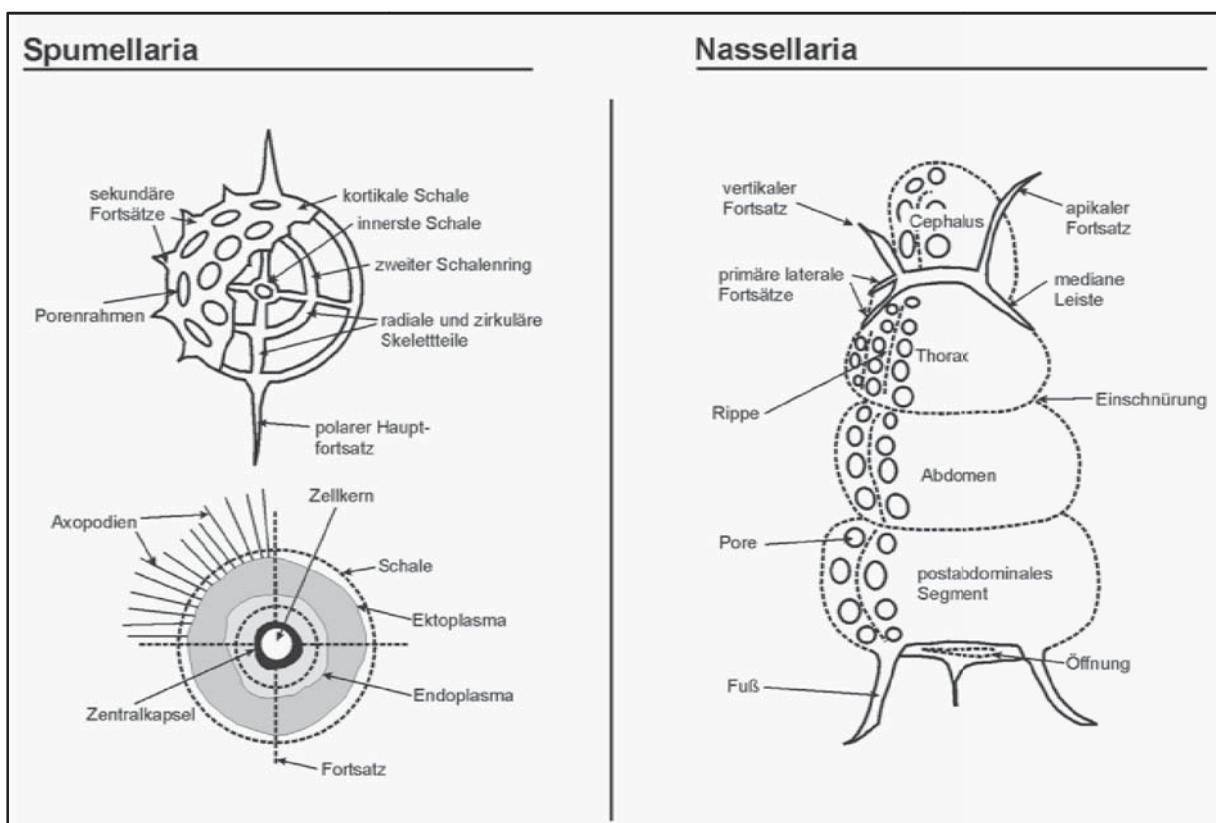
Bei Radiolarien handelt es sich im Allgemeinen um einzellige Organismen, welche ausschließlich in marinen Biotopen anzutreffen sind und sich darüber hinaus durch die Bildung eines Skeletts aus amorpher Kieselsäure (H_4SiO_4) auszeichnen. Trotz ihrer auf Bruchteile eines Millimeters beschränkten Größe zogen die Einzeller im 19. Jh. zahlreiche Naturforscher in ihren Bann. Besonders hervorzuheben ist in diesem Zusammenhang der deutsche Biologe Ernst Haeckel (1834–1919), der sich Zeit seines Lebens sehr intensiv mit diesen „Kunstformen der Natur“ auseinandersetzte und zwischen 1860 und 1887 mehrere Radiolarien-Monografien publizierte. Darin gewährte er der Leserschaft anhand detailgetreuer Zeichnungen Einblick in einen bis dahin weitgehend unbekannten Mikrokosmos (Haeckel, 1899-1904, 2005; Abb. 23).

Die Bezeichnung „Radiolarien“ wurde von Joseph Meyer im frühen 19. Jh. eingeführt und bedeutet frei übersetzt soviel wie „Strahlentierchen“. Die vornehmlich in der Hochsee anzutreffenden Protozoen sind dem so genannten Holoplankton zuzuordnen; dies bedeutet, dass die Organismen ihre gesamte Lebensspanne hindurch im offenen Wasserkörper anzutreffen sind und zu keiner Zeit eine benthische Phase in ihren Lebenszyklus eingeschaltet haben. Radiolarien haben sich sowohl der solitären Lebensweise, bei welcher sie als einzelne Individuen agieren, als auch der koloniebildenden Lebensart angenommen. Die Systematik der Einzeller geht größtenteils auf die Studien Ernst Haeckels in der zweiten Hälfte des 19. Jh. zurück und hat ihre Gültigkeit im Wesentlichen bis zum heutigen Tag beibehalten. Die Radiolarien-Forschung des 20. Jh. erfuhr insbesondere durch jene in den 1970er Jahren eingeleite-

ten Tiefseebohrungen einen ungeahnten Aufschwung. Erst die moderne Forschung führte den Formenreichtum, welcher in dieser Tiergruppe vorherrscht, sowie die essenzielle Stellung der Radiolarien in der Biostratigrafie in das Bewusstsein der Paläontologen. Bereits in den 1950er Jahren wies der Forscher William R. Riedel in seinen Veröffentlichungen zur Evolution der Radiolarien auf die biostratigrafische Bedeutung der Einzeller hin (Riedel, 1957; Brasier, 1980; Lehmann & Hillmer, 1988; Sturm, 2012).

6.2 Biologie und Ökologie der Radiolarien

Systematisch sind die Strahlentierchen in den Stamm der Radiolaria zu stellen, welcher gemeinsam mit den Stämmen der begeißelten Cercozoa und Foraminifera der übergeordneten Gruppe der Rhizaria zuzuordnen ist. Innerhalb



22 | Links – Gehäuseform und innerer Aufbau der Spumellaria; Rechts – Gehäuseform und Gehäusemorphologie der Nassellaria (Sturm, 2012).

der Radiolaria sind im Allgemeinen drei Klassen zu differenzieren, nämlich die Acantharea, Sticholonchea und Polycystinea (Zettler et al., 1997; López-García et al., 2002; Nicolaev et al., 2004; Adl et al., 2005; Yuasa et al., 2005; Pawlowski & Burki, 2009; Decelle et al., 2012). Eine wesentliche Besonderheit der ersten Gruppe besteht darin, dass ihr Skelett zur Gänze aus Strontiumsulfat besteht. Die Sticholonchea verfügen über gar keinen inneren Stützapparat, wodurch sie lange Zeit zu den Heliozoa gestellt wurden. Die Klasse der Polycystinea zeichnet sich dagegen insbesondere dadurch aus, dass sie nahezu alle fossilen Radiolarien umfasst und massive Opalskelette ohne organische Beimengungen entwickelt. Gerade letztere Eigenschaft bedingt eine nur sehr schwach ausgeprägte Löslichkeit der Hartbestandteile im Meerwasser und – als logische Konsequenz – deren verbreitete Konservierung in Gesteinsschichten unterschiedlicher Zusammensetzung. Die Polycystinea können systematisch weiter aufgegliedert werden, wobei die rezenten Ordnungen der Spumellaria und Nassellaria von den bislang bekannten fossilen Ordnungen der Entactinaria und Albaillellaria zu trennen sind (Lehmann & Hillmer, 1988; Cavalier-Smith, 1993; Sturm, 2012; Abb. 22).

Jener Umstand, dass es sich bei den Radiolarien um Protozoen handelt, darf freilich nicht über deren morphologische Komplexität hinwegtäuschen, welche die wissenschaftliche Auseinandersetzung mit diesen Organismen äußerst anspruchsvoll geraten lässt. Der Weichkörper der Einzeller wird durch die so genannte Zentralkapselmembran, die sich aus organischem Material aufbaut und von zahllosen Poren durchsetzt ist, in das innere Endoplasma und das äußere Ektoplasma aufgetrennt. Das Endoplasma ist in erster Linie durch seine hohe optische Dichte charakterisiert und enthält mit Zellkern, Mitochondrien und endoplasmatischem Retikulum alle essenziellen Zellorganellen; das Ektoplasma hingegen stellt ein vermehrt blasiges Medium mit reduzierter optischer Dichte und großen Vakuolen dar. Zudem weist es zahllose strahlenför-

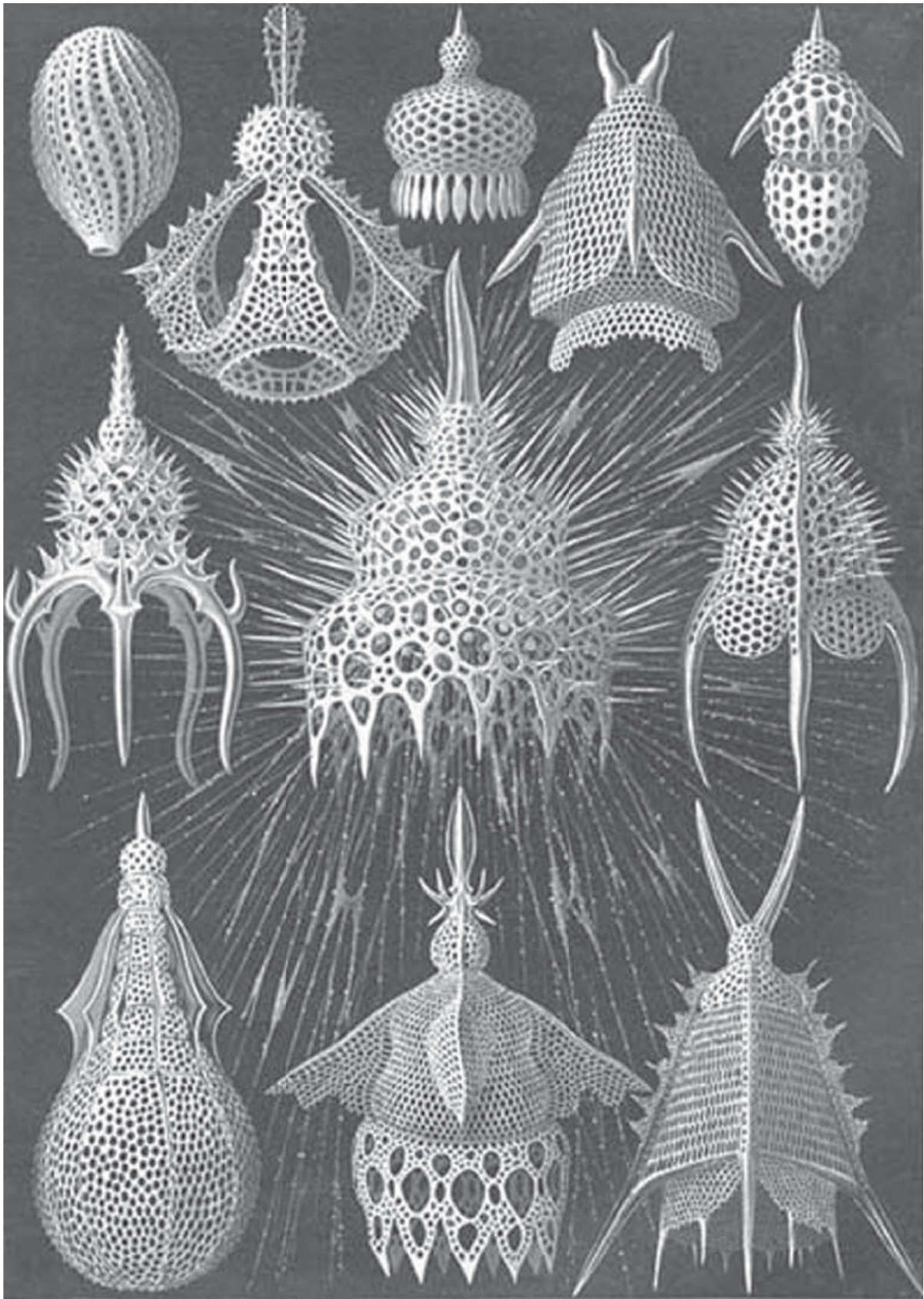
mige Ausstülpungen auf, die in der Fachsprache unter den Termini Axopodien und Rhizopodien ihre Darstellung finden (Lehmann & Hillmer, 1988).

Die Nahrung der Radiolarien besteht in der Hauptsache aus anderen Vertretern des Zooplanktons, aber auch aus phytoplanktonischen Organismen sowie feinen organischen Schwebepartikeln (Detritus). Für die Nahrungsaufnahme nutzen sie ähnlich wie die Foraminiferen ihre ektozellulären Fortsätze, mit denen sie entsprechende Beutelebewesen beziehungsweise Partikel tentakelartig erfassen können, woraufhin jene zum Zellkörper gezogen und endozytisch aufgenommen werden. Bei vielen Vertretern rezenter Radiolarien liegt eine Endosymbiose mit fotosynthetisch aktiven Algen vor, was in einem Verbreitungsmaximum der Protozoen in der lichtdurchfluteten (photischen) Zone des marinen Wasserkörpers resultiert. Grundsätzlich können Strahlentierchen in allen Wassertiefen vorgefunden werden, wobei jeder Tiefenbereich durch ein hochspezifisches Artenensemble gekennzeichnet ist. Über die Funktion des Kiesel skeletts besteht bislang noch keine vollständige Klarheit; man darf wohl davon ausgehen, dass es im Wesentlichen den Zweck eines Auftriebskörpers verfolgt und somit den Einzellern die Möglichkeit eröffnet, ihren Aufenthaltsort innerhalb des Wasserkörpers autoregulatorisch zu bestimmen. Als weitere Funktion des Skeletts steht ein Schutz des Zellkörpers vor Fressfeinden zur Diskussion; die von teils zahlreichen Fortsätzen gekennzeichnete Morphologie und dadurch gegebene Sperrigkeit des Kieselgerüsts führt dazu, dass die ingestive Aufnahme für nur unwesentlich größere Organismen zu einem Problem geraten kann. Die Bildung des Skeletts gibt nach wie vor einige Rätsel auf; man weiß lediglich, dass einzelne Komponenten dieser komplexen Struktur in der so genannten Zytokalyamma, einer spezifischen Schicht des Zytoplasmas, in welcher die Grundformen des Kieselgerüsts gespeichert sind, zur Auskristallisation gelangen (Brasier, 1980; Lehmann, 1985; Lehmann & Hillmer, 1988; Cavalier-Smith, 1993; Sturm, 2012; Abb. 22).

Bezüglich des Lebenszyklus der Radiolarien ist eine im Vergleich zu den im vorigen Kapitel dargelegten Foraminiferen eher geringe Komplexität zu konstatieren. Die Protozoen pflanzen sich für gewöhnlich durch einfache asexuelle Teilungsvorgänge fort, wohingegen der alternative Weg einer sexuellen Reproduktion bislang noch keine sichere Bestätigung gefunden hat. Es besteht jedoch unter Protozoologen die Auffassung, dass manche Spezies der Strahlentierchen zur Gametogenese befähigt sind, welche vermutlich im zentral positionierten Endoplasma zum Ablauf gelangt. Nachdem die begeißelten Keimzellen in den umgebenden Wasserkörper freigesetzt worden sind, tritt mit einiger Wahrscheinlichkeit ein entsprechender Rekombinationsprozess ein, der in der Bildung einer diploiden Zygote aus den haploiden Gameten resultiert. Die Zygote unterzieht sich daraufhin einem Entwicklungsprozess, welcher letztendlich die Bildung des voll ausdifferenzierten Organismus zur Folge hat. Die Lebensdauer der Radiolarien bemisst sich eher bescheiden, reicht sie doch von wenigen Tagen bis zu einigen Wochen. Im Mittel beläuft sie sich auf zwei Wochen (Brasier, 1980; Sturm, 2012).

6.3 Bedeutung der Radiolarien für die Paläontologie

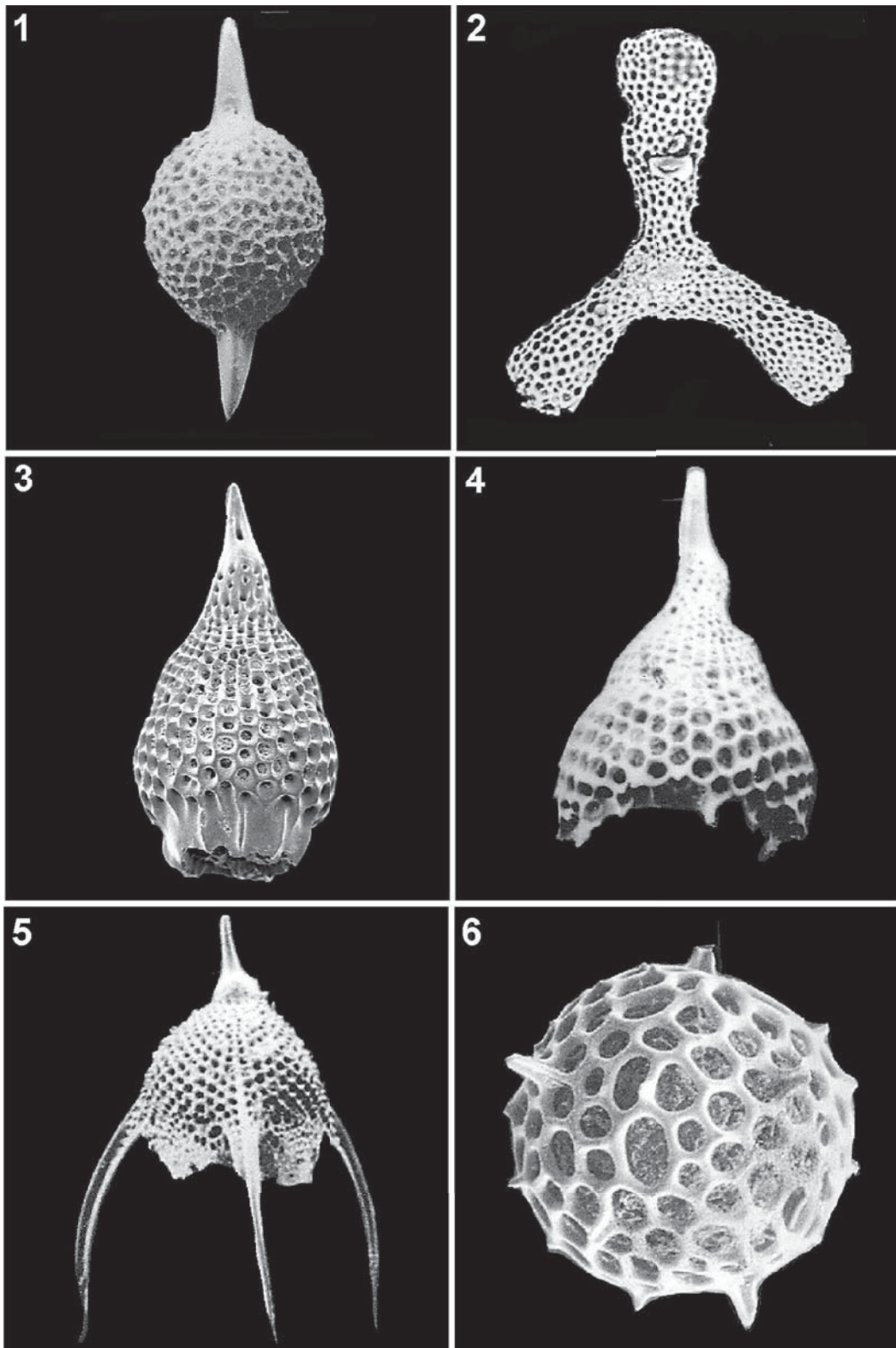
Die paläontologische Signifikanz der Radiolarien gilt als unbestritten, ist doch ein erstmaliges Auftreten dieser Protozoen für das späteste Präkambrium beziehungsweise früheste Kambrium dokumentiert. Die frühesten Vertreter der Strahlentierchen blieben dem geologischen Befund zufolge wahrscheinlich auf seichte küstennahe Gewässer beschränkt. Die Entwicklung pelagischer Formen und deren Vorrücken in die tieferen Schichten des Wasserkörpers erfolgte möglicherweise im Silur (460–410 Mill. Jahre). Aufgrund ausgedehnter Fossilfunde ließ sich feststellen, dass die frühen Radiolarien allesamt der Ordnung der Spumellaria angehörten, also noch über eine verminderte Komplexität des Kieselskeletts verfügen. Die Ordnung der komplizierter gestalteten



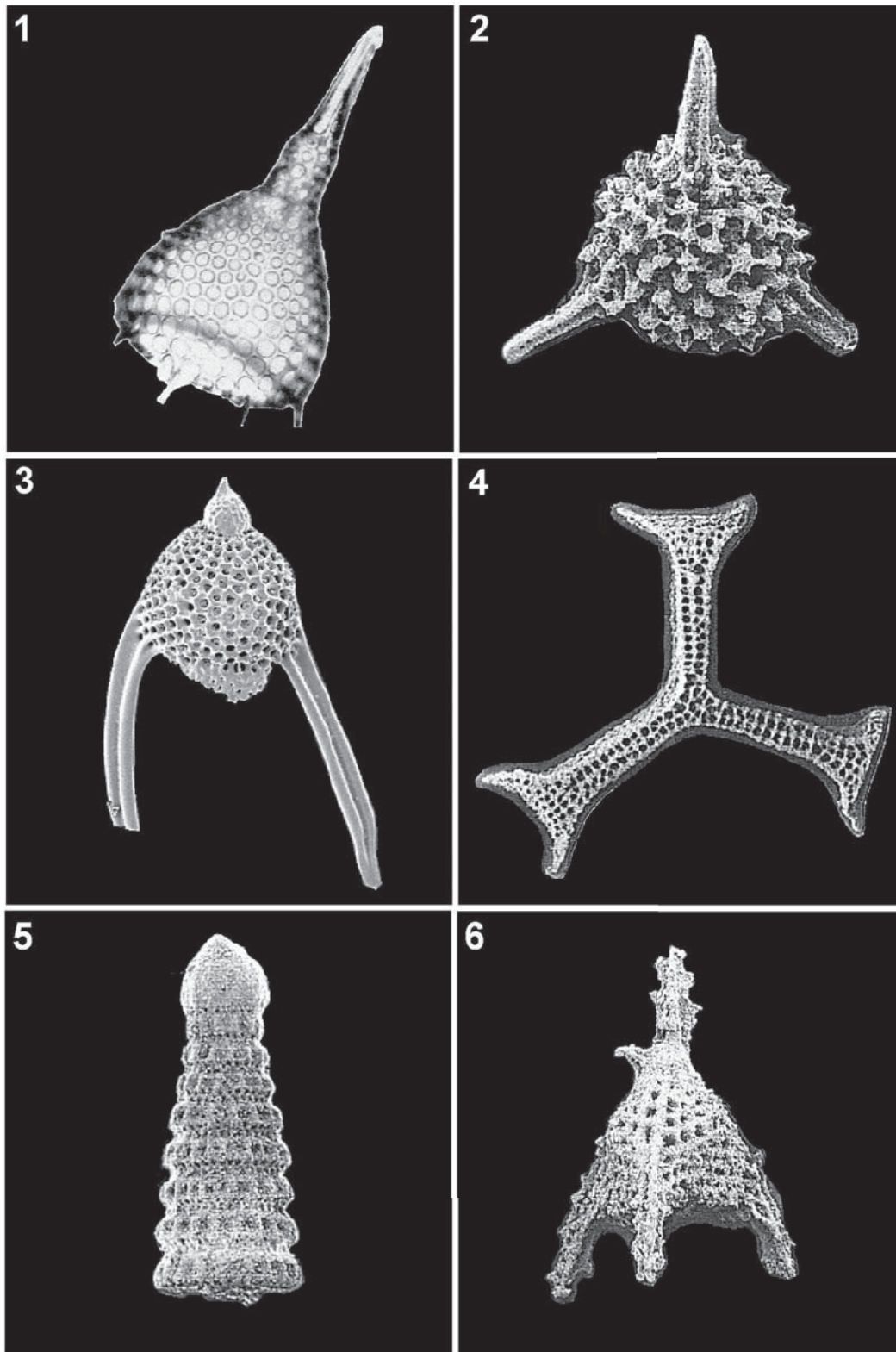
23 | Verschiedene planktonische Radiolarien nach der Vorstellung des Naturforschers Ernst Haeckel (Haeckel, 1899-1904).

Nassellaria ist erst seit dem Karbon (360–280 Mill. Jahre) bezeugt und erfuhr im darauffolgenden Mesozoikum wohl ihre weiteste Verbreitung. Wie zahlreiche andere Organismen wurden auch die Radiolarien im späten Paläozoikum von einer kontinuierlich Abnahme der Artendiversität erfasst. Erst im ausgehenden Jura (160–120 Mill. Jahre) kam es zu einer erneuten raschen Speziesbildung, welche in Verbindung mit der Artenvermehrung der Dinoflagellaten, jener Hauptnahrungsquelle der Strahlentierchen, erfolgte. In der Kreidezeit (120–65 Mill. Jahre) wurde die weitere Evolution der Radiolarien vor allem durch den Konkurrenzkampf mit den Diatomeen um die begehrte Kieselsäure zur Erzeugung des Skeletts bestimmt. Als Resultat dieses interspezifischen Ressourcenstreits entstanden Formen mit feinerem und weniger robustem Kieselgerüst.

Im Gegensatz zu jenen Organismen mit Kalkschale verfügen Lebewesen mit Kieselsäureskelett über einen unschätzbaren Vorteil für die Paläontologie: Nach dem Absterben der Tiere können die Gerüste nahezu unversehrt unter die Karbonatkompensationstiefe absinken und auf dem Meeresboden in großer Anzahl zur Deposition gelangen. Dieser Prozess liegt auch heute noch in niederen Breiten vor und führt nicht selten zur Bildung so genannter Radiolarien-Schlämme, welche in ferner Zukunft einer Petrifikation unterzogen werden können. Die gesteinsbildende Bedeutung der Strahlentierchen erfährt durch das weltweite Auftreten von Radiolariten – darunter versteht man hauptsächlich aus Skeletten der Protozoen aufgebaute und teilweise mit terrigenen Sedimenten durchsetzte Gesteine – unterstrichen. Der Sedimentgehalt der Radiolarite deutet im Allgemeinen auf deren Entstehung in küstennahen Bereichen hin, wohingegen das Fehlen jeglicher Sedimente eine Petrogenese im Tiefseebereich indiziert (Müller, 1858; Riedel, 1957; Thenius, 1976; Brasier, 1980; Lehmann & Hillmer, 1988; Braun et al., 2007; Not et al., 2007; Sturm, 2012).



24 | Wichtige planktonische Radiolarien. 1 – *Auxoprimum stauraxonium* (Länge: 280 μm), 2 – *Euchitonia furcata* (Länge: 170 μm), 3 – *Lamprocyclas maritilis* (Länge: ca. 200 μm), 4 – *Lamprocyclas maritilis* (Länge: 150 μm), 5 – *Pterocanium prae-taxum* (Länge: ca. 170 μm), 6 – *Actinomma* sp. (Länge: 190 μm) (Sturm, 2012).



25 | Wichtige planktonische Radiolarien. 1 – *Anthrocyrtidinium oriphense* (Länge: 350 μm), 2 – *Alievium superbum* (Durchmesser: 270 μm), 3 – *Lychnocaloma elongata* (Länge: ca. 300 μm), 4 – *Halesium triacanthum* (Durchmesser: 250 μm), 5 – *Pseudodictyomitra pseudomacrocephala* (Länge: ca. 200 μm), 6 – *Ultranaopora cretacea* (Länge: 240 μm) (Sturm, 2012).

6.4 Präparation und Mikroskopie von Radiolarien-Skeletten

Die Präparation von Radiolarien-haltigen Gesteinsproben gestaltet sich teilweise äußerst anspruchsvoll und entzieht sich in den meisten Fällen den Fähigkeiten des Hobbymikroskopikers. Die Aufbereitung der Proben erfolgt unter Verwendung gefährlicher Chemikalien und Gerätschaften, welche in der Regel den Kostenrahmen des Freizeitforschers bei weitem sprengen. Bei hartem radiolaritischem Ausgangsmaterial empfiehlt sich sicherlich die Herstellung von Dünnschliffen nach jener bereits im vorigen Kapitel beschriebenen Art und Weise. Da auf Kieselsäure basierte Substanzen über wesentlich höhere Härte als karbonatische Materialien verfügen, gestaltet sich deren Bearbeitung als langwieriger, mit höherer Präzision durchzuführender Prozess. Im Fall des Auftretens von Radiolarien in einer noch nicht petrifizierten Probe ist zunächst ein Reinigungsprozess mit Ameisensäure (2 %-ig) durchzuführen, der die Befreiung des Materials von unerwünschten Ingredienzien (z. B. Kalkschaller) zur Folge hat. Dieser Vorgang hat mit äußerster Vorsicht und unter Einhaltung entsprechender Schutzmaßnahmen (Schutzbekleidung, Verwendung eines Abzuges, Kunststoffgefäße) stattzufinden. Befinden sich die Radiolarien in Ton- oder Mergelsedimenten, besteht alternativ zur Ameisensäurebehandlung auch die Möglichkeit, einzelne Skelette der Einzeller durch gezielte Behandlung der Proben mit Wasserstoffperoxid (H_2O_2) freizulegen.

Die Mikroskopie von Radiolarien erfordert ebenfalls ein professionelles Equipment, da sich die Größe der Skelette lediglich auf Bruchteile eines Millimeters beläuft. Für lichtmikroskopische Studien empfiehlt sich die Herstellung von Streupräparaten (Sturm, 2012, 2013a): Hierzu werden die interessierenden Formen mit Hilfe eines Spatels oder einer Präpariernadel auf einen Standardobjektträger (55 x 20 mm) transferiert und anschließend in ein hoch lichtbre-

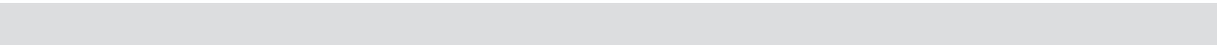
chendes Medium (z. B. Kanada-Balsam) eingebettet. Am Ende des Vorganges steht die Eindeckelung des Präparates mit einem 18 x 18 mm messenden Deckglas. Die Mikroskopie der Objekte kann nun bei 100- bis 1000-facher Vergrößerung erfolgen.

Für detaillierte strukturelle Untersuchungen ist die Verwendung des Rasterelektronenmikroskops unumgänglich. Dazu werden die Kieselsäuregerüste der Radiolarien zunächst einer Reinigungsprozedur mit Wasserstoffperoxid (H_2O_2) oder Alkohol unterzogen und darauffolgend einzeln auf einem speziellen Objektträger fixiert. Nach Überziehung des Präparates mit einer elektrisch leitfähigen Schicht aus Kohlenstoff (und Gold) kann die mikroskopische Arbeit unter Verwendung entsprechender Standardeinstellungen (Beschleunigungsspannung: 15 bis 20 kV, Strahlstrom: 3 nA) vonstattengehen.

6.5 Beispiele weit verbreiteter planktonischer Radiolarien

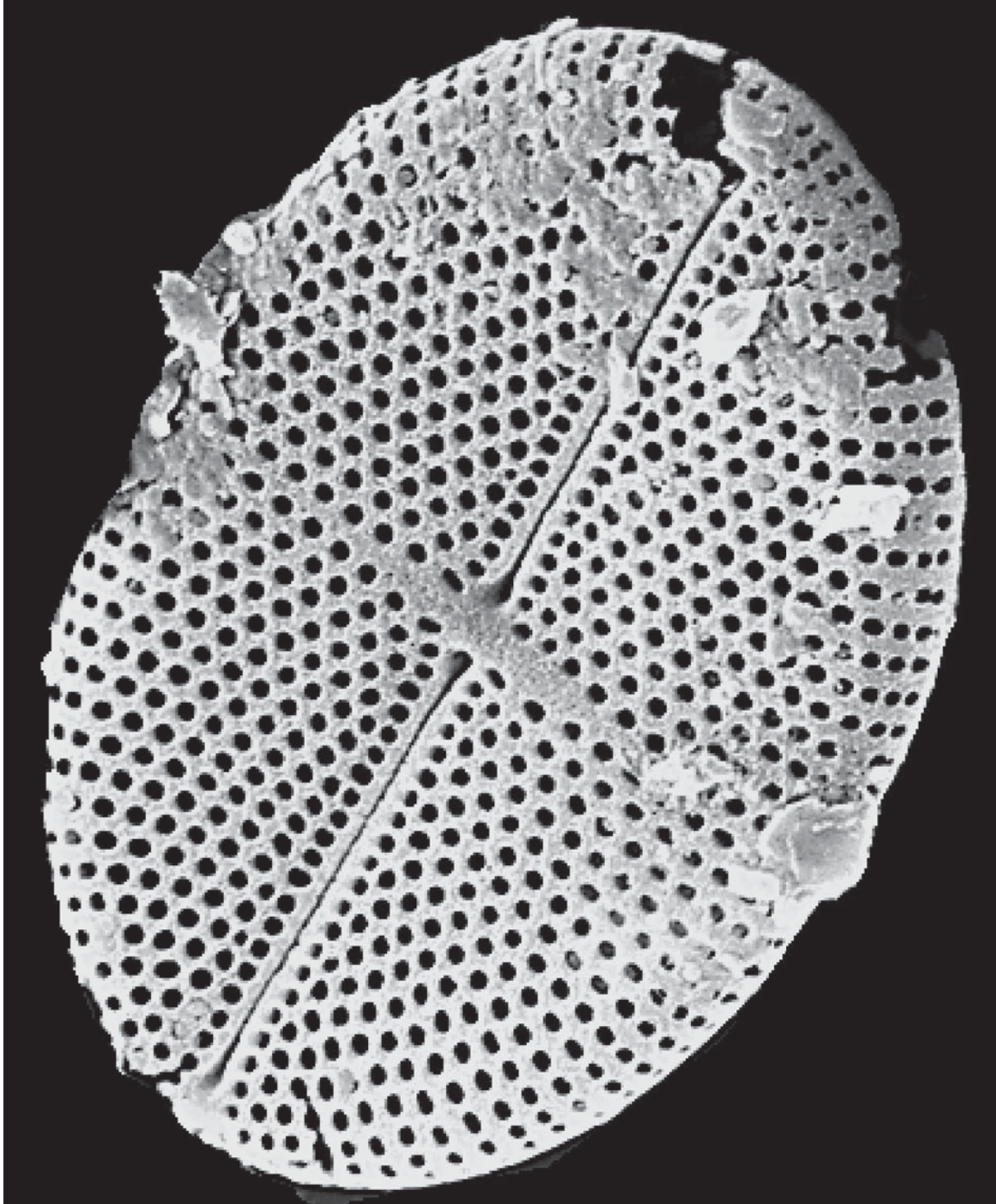
Die mehrere tausend Arten zählende Ordnung der Spumellaria weist etliche sehr augenscheinliche Formen auf, unter welchen *Auxoprimum stauraxonium*, *Actinomma* sp. und *Alievium superbum* besonders hervorzuheben sind. Die beiden erstgenannten Spezies treten seit dem Känozoikum auf und gelten demzufolge als Leitfossilien jüngerer Sedimentschichten. Ihnen gegenüber steht die dritte Spezies, die bereits in entsprechenden lithologischen Einheiten des Erdmittelalters lokalisiert werden konnte und somit über eine noch wesentlich größere biostratigrafische Reichweite verfügt. Das Kieselsäureskelett von *Euchitonia furcata* verdient in diesem Zusammenhang eine besondere Erwähnung, zeigt es doch einerseits eine triaxiale Geometrie und andererseits eine sehr feine, für die Ordnung eher untypische Porosität. Das erstmalige Auftreten der Spezies erfolgte in der Erdneuzeit (Abb. 24, 25).

Innerhalb der Ordnung der Nassellaria seien exemplarisch die Arten *Lamprocyclas maritalis*, *Pterocanum praetaxum*, *Anthrocyrtidinium oriphense*, *Lychnocaloma elongata*, *Pseudodictyomitra pseudomacrocephala* und *Ultranapora cretacea* genannt. All diese Spezies haben eine glockenförmige Grundgestalt gemeinsam, welche sich durch unterschiedlich lange apikale und basale Fortsätze auszeichnet. Die beiden letztgenannten Arten sind biostratigrafisch bis in die obere Kreidezeit zurückzuverfolgen, wodurch sie eine geologische Zeitspanne von ungefähr 75 Millionen Jahren abzudecken vermögen. Die anderen hier aufgelisteten Spezies bevölkern die Weltmeere erst seit dem Känozoikum, bekleiden für diese Epoche der Erdgeschichte jedoch jeweils den Rang eines bedeutenden Leitfossils. Zuletzt sei in dieser Aufzählung noch auf *Halesium triacanthum* hingewiesen; diese Spezies fällt wie die weiter oben erwähnte Art *Euchitonia furcata* durch ihre trigonale Symmetrie auf, wobei drei im Winkel von 120° zueinander angeordnete Strahlen an ihren Enden zu breiteren sichelförmigen Gebilden auslaufen. Die außergewöhnliche Morphologie darf in diesem Fall wohl nicht als Fortschritt der Evolution der Organismen bewertet werden, da die Spezies bereits seit der Kreidezeit in Erscheinung tritt (Abb. 24, 25).





7 | Diatomeen



(*Cocconeis molesta* var. *crucifera*, Größe: 30 x 15 μm)



KAPITEL 7

Diatomeen

7.1 Allgemeine Bemerkungen

Bei Diatomeen handelt es sich im Allgemeinen um $2\text{ }\mu\text{m}$ bis $200\text{ }\mu\text{m}$ große einzellige Algen, welche sich durch ihr Auftreten in nahezu allen aquatischen Biotopen auszeichnen. Wie Foraminiferen und Radiolarien besitzen auch sie eine Schale zum Schutz des Zellkörpers, die sich aus Pektin, einer zelluloseartigen Substanz, und einer harten Außenschicht aus Kieselsäure (H_4SiO_4) zusammensetzt (Round et al., 1990; Hasle et al., 1996; Horner, 2002). Aufgrund ihrer teils guten Studierbarkeit mit nur geringfügig vergrößerndem optischen Gerät gerieten die Organismen bereits im 18. Jh. in den Fokus des wissenschaftlichen Interesses; zum damaligen Zeitpunkt wurde man sich erstmals der riesigen Formenvielfalt der Einzeller bewusst.

Diatomeen weisen eine fotosynthetische Aktivität auf, weshalb sie bei der Kolonisierung von Lebensräumen auf eine entsprechende Präsenz des Lichtes angewiesen sind. Der Name der Einzeller leitet sich vom griechischen Wort „diatémno“ ab, was soviel wie „durchschneiden“ oder „zerteilen“ bedeutet (Rabenhorst, 1864; Engler & Gilg, 1919; Lehmann & Hillmer, 1988; Van Den Hoek et al., 1995; Sturm, 2013b). Mit dieser Bezeichnung wird auf die Zusammensetzung des silikatischen Gehäuses aus zwei nahezu identisch gestalteten Klappen, der größeren Epitheka und der kleineren Hypotheka, hingewiesen. Der relativ frühe wissenschaftliche Zugang zu diesen Organismen beruht wohl in erster Linie auf der Tatsache, dass diese nicht nur in marinen Biotopen anzutreffen sind, sondern zum Teil auch in großer Anzahl im Süßwasser auftreten (Round et al., 1990; Van Den Hoek et al., 1995). Durch die sukzessive Etablierung und Verbesserung der Mikroskoptechnik im 19. Jh.

gelang es schließlich, Detailedarstellungen der Algen anzufertigen und sie zudem in die biologische Systematik einzuordnen. Als Pioniere der Diatomeen-Forschung gelten aus heutiger Sicht vor allem die Biologen Cleve, Ehrenberg, Grunow, Schmidt und Van Heurck, welche in mühsamer Kleinarbeit jene Vorstudien leisteten, auf denen die moderne Klassifikation der Organismen basiert (Engler & Gilg, 1919; Gothan & Weyland, 1973; Brasier, 1980). Der Höhepunkt der Forschung ist freilich erst in das 20. Jh. zu stellen, als fortgeschrittene biostratigrafische Methoden und insbesondere die Elektronenmikroskopie zur Entwicklung gelangten (Harper & Knoll, 1975; Canter-Lund & Lund, 1995). Eine bis zum heutigen Tage als fundamental geltende Studie zur Taxonomie und Ökologie der Diatomeen ist dem deutschen Forscher Husted zu verdanken; diese bildete die Basis für jene Abhandlung von Round et al. (1990), welche nach wie vor als vollständigste Darstellung der Organismengruppe zu bewerten ist.

7.2 Biologie und Ökologie der Diatomeen

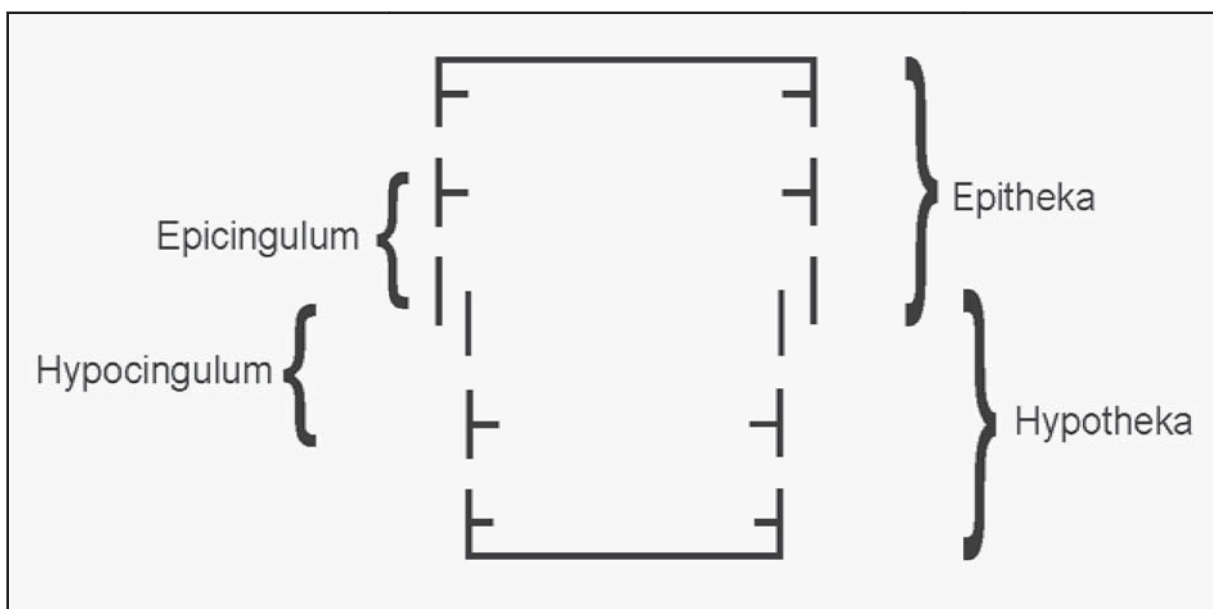
In Bezug auf ihre biologische Klassifikation zeichnen sich Diatomeen durch ein relativ einfaches Gliederungsschema aus: Demnach lässt sich die Klasse der Bacillariophyceae oder Diatomophyceae in zwei Ordnungen unterteilen, welche sich untereinander hinsichtlich der Gestaltung von Epi- und Hypotheka unterscheiden. Hier sind zum einen die Centrales (Biddulphiales) zu nennen, die kreisförmige oder rechtwinkelige Gehäuse mit radial oder konzentrisch angeordneten Wandskulpturen entwickeln. Diesen stehen die Pennales (Bacillariales) gegenüber, die durch stab-, schiffchen- oder keilförmige Gehäuse mit einer zentral verlaufenden, nicht verkieselten Längsfurche, der sogenannten Raphe, gekennzeichnet sind. Bei beiden Ordnungen sind die Außenseiten der Schalen oftmals von zahlreichen Poren durchsetzt und verfügen zudem über Fortsätze, Dornen oder ähnliche Emergenzen, welche letztlich

eine genauere Klassifikation der Algengruppe ermöglichen. Folgt man der moderneren, von Simonsen (1979), Mann (1989) und Round et al. (1990) entwickelten Systematik der Diatomeen, so lässt sich innerhalb der Bacillariophyta (Unterstamm) eine Differenzierung in drei Klassen, nämlich die Coscinodiscophyceae, die Fragilariophyceae und die Bacillariophyceae vornehmen. Jede dieser Klassen enthält wiederum zahlreiche Ordnungen, in denen die 200 bekannten Genera der Diatomeen mit ihren insgesamt 100.000 Arten zusammengefasst sind. Dass die Systematik noch keineswegs in der Fachwelt manifestiert ist, zeigen relativ aktuelle Studien von Medlin & Kaczmarska (2004); hier erfolgt eine Zweigliederung der Bacillariophyta in die Coscinodiscophytina und die Bacillariophytina, welche ihrerseits wieder in drei morphologisch differenzierbare Klassen (Coscinodiscophyceae, Mediophyceae, Bacillariophyceae) unterteilt werden können.

Der im einleitenden Abschnitt erwähnte Umstand, wonach der wissenschaftliche Zugang zu den Diatomeen mittlerweile auf eine 200 Jahre alte Tradition zurückblickt, resultierte in einem gegenwärtig bereits höchst fortschrittlichen Kenntnisstand in Bezug auf Biologie und Ökologie der Organismengruppe. So besitzt man etwa detaillierte Information darüber, dass sich der Protoplast der Diatomeen aus einer innen am Gehäuse, der Frustula, anliegenden zytoplasmatischen Schicht und dem zentralen Zellkörper zusammensetzt. Letzterer enthält den Zellkern sowie zwei oder mehrere pigmentierte Plastiden, in denen die fotosynthetische Aktivität vonstattengeht. Zudem befindet sich hier auch die für pflanzliche Zellen typische, hinsichtlich ihrer Größe die anderen Kompartimente deutlich übertreffende Zentralvakuole, deren hauptsächliche Funktion in der Speicherung des Zellsaftes besteht. Wie schon weiter oben zur Darstellung gebracht wurde, umfasst die Frustula mit der größeren Epitheka und der kleineren Hypotheka zwei nahezu identisch gestaltete Bestandteile, wobei die obere Klappe wie bei einer Schuhschachtel deckelartig über die

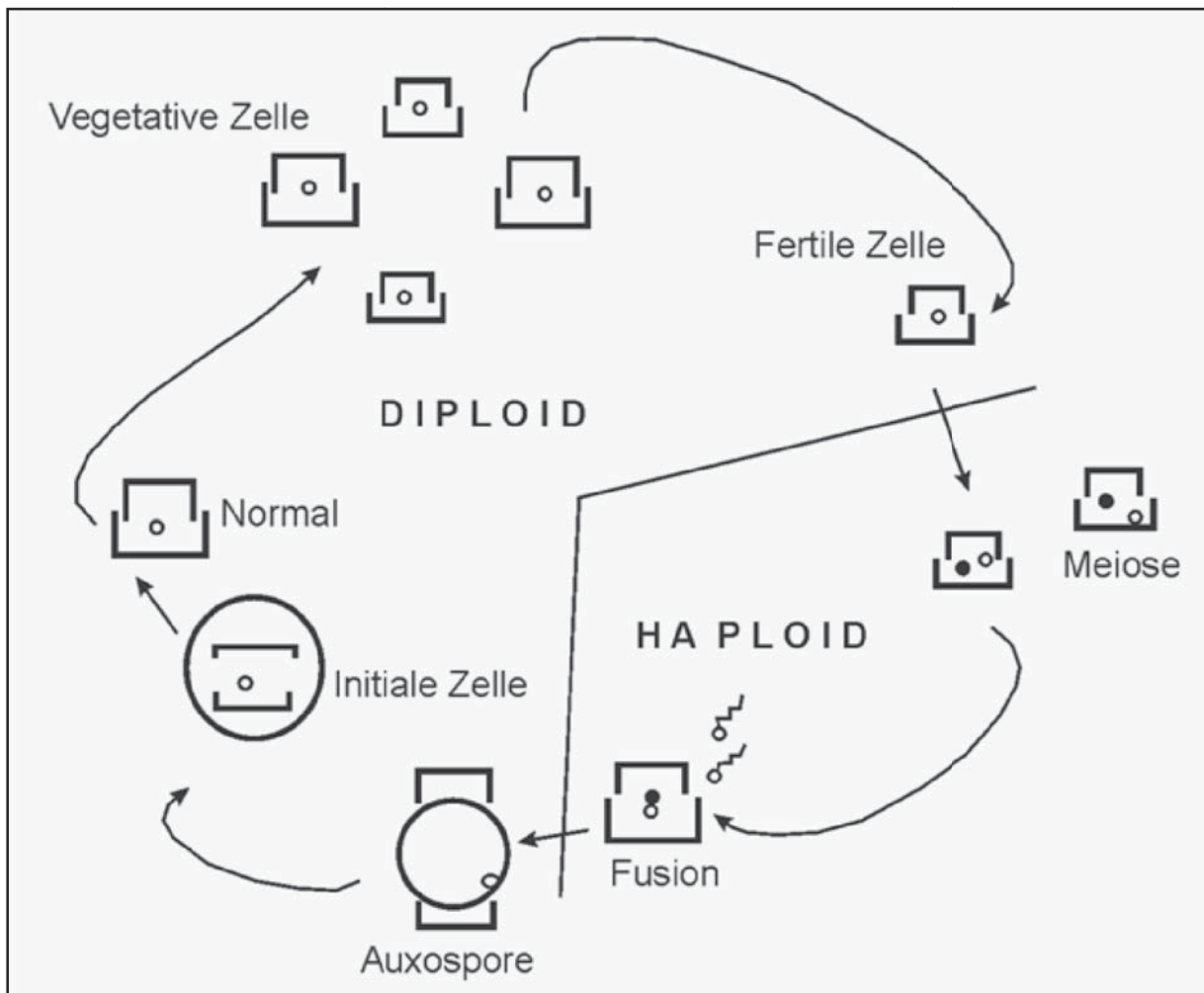
untere greift. Die beiden Klappen sind freilich nicht nur lose ineinandergefügt, sondern durch eine band- oder gürtelartige Struktur fest miteinander verbunden. Dieses Bindeglied besteht aus dem dorsalen Epicingulum (lat. cingulum = Gürtel) und dem ventralen Hypocingulum. Die Größendifferenz zwischen Epi- und Hypotheka ist vor allem bei solitären Formen manifestiert; bei koloniebildenden Formen hingegen kann sie in den Hintergrund treten oder vollständig verloren gehen (Harper & Knoll, 1975; Brasier, 1980; Lehmann & Hillmer, 1988; Round et al., 1990; Hasle et al., 1996; Moustafa et al., 2009; Sturm, 2013b; Abb. 26).

So unspektakulär der zelluläre Aufbau der Diatomeen auch anmuten mag, so komplex gestaltet sich auf der anderen Seite ihr Lebenszyklus (Smetacek, 1985; Furnas, 1990; Round et al., 1990; Sturm, 2013b). Bei jeder Zellteilung übernimmt eine der beiden neu gebildeten Zellen die Epitheka, während die andere Zelle die Hypotheka in ihren Besitz bringt. In beiden Fäl-



26 | Typische Gliederung des Gehäuses von Diatomeen in die obere Epitheka, welche auf der unteren Hypotheka aufliegt und mit dieser gemeinsam ein schachtelartiges Gebilde formt. Epi- und Hypotheka sind über das Epi- und Hypocingulum miteinander verbunden (Sturm, 2013b).

len wird die angenommene Schalenklappe von der Filialgeneration als Epitheka genutzt, was zur Folge hat, dass eine Tochteralge ihre ursprüngliche Größe beibehält, die andere jedoch eine mitunter signifikante Reduktion ihrer Dimensionen erfährt. Die jeweilige Ergänzung der Frustula mit der Hypotheka erfolgt in der Regel innerhalb von 10 bis 20 Minuten, stellt also einen vergleichsweise rasch ablaufenden Prozess dar. Bei dieser asexuellen Reproduktion treten etliche limitierende Faktoren zutage: Neben der nötigen Verfügbarkeit von Kieselsäure wirkt die ständige Größenabnahme eines Populationszweiges als Barriere gegen eine kontinuierliche Fortsetzung dieser Fortpflanzungsstrategie. Ab einer bestimmten Generation tritt deshalb eine sexuelle Vermehrung mit der Bildung so genannter Auxosporen ein, die sich zu schalenlosen Zellen der ursprünglichen Größe entwickeln können. Der Sporenentwicklung schreitet ein sexueller Reproduktionsprozess voran, bei dem die diploiden Zellen eine Meiose durchlaufen, an deren Ende die Ausformung von weiblichen und männlichen Gameten steht. Die haploiden Keimzellen fusionieren und leiten somit die Entwicklung der Zygote ein, die letztendlich zur Auxospore auswächst. Nachdem die aus den Sporen hervorgegangenen Zellen ihre vollständige Ausdifferenzierung mit der Bildung entsprechender zytoplasmatischer Kompartimente erfahren haben, treten sie in den Ausformungsprozess des Silikatgehäuses ein und präsentieren sich schlussendlich wiederum als jene Parentalgeneration, die den Ausgangspunkt der asexuellen Reproduktion verkörpert. Neben den beschriebenen Fortpflanzungsphasen tritt bei Diatomeen auch noch eine Ruhephase auf, welche in der Produktion so genannter Statosporen resultiert und in der Hauptsache mit Perioden geringerer Nährstoffverfügbarkeit und/oder verkürzter Fotoperiode zusammenfällt (Gothan & Weyland, 1973; Drebes, 1977; Brasier, 1980; Lehmann & Hillmer, 1988; Van Den Hoek et al., 1995; Hasle et al., 1996; Stoermer & Smol, 1999; Horner, 2002; Sturm, 2013b; Abb. 27).



27 | Fortpflanzungszyklus der Diatomeen mit Unterteilung in asexuelle und sexuelle Phase. Innerhalb der asexuellen Phase erfährt eine Generation eine Größenreduktion, welche durch Einsetzung von sexueller Reproduktion mit Bildung einer Auxospore kompensiert werden kann (Sturm, 2013b).

Diatomeen gelten in ihrer Mehrzahl als Angehörige des marinen oder limnischen Phytoplanktons, dessen Lebensraum infolge der Fotosyntheseaktivität auf die photische Zone, also die ersten 200 Meter unterhalb des Wasserspiegels beschränkt bleibt. Zusätzlich zu den planktonischen Formen existieren noch einige benthische, die jedoch von deutlich untergeordneter Bedeutung sind und demzufolge im biologischen System der Algen nur eine Randerscheinung darstellen (Smetacek, 1985; Hasle et al., 1996; Stoermer & Smol 1999). Diatomeen sind aufgrund des Fehlens eines Bewegungsapparates,



wie er etwa bei den Coccolithophoriden diagnostiziert werden kann, sehr stark in ihrer Eigenmotilität eingeschränkt. Durch die Ausscheidung einer schleimartigen Substanz aus der Raphe gelingt es ihnen immerhin, kurze Strecken in der Manier von Gastropoden zu bewältigen (Drebes, 1977).

Der Lebensstil planktonischer Diatomeen folgt neueren Studien zufolge der "boom and bust"-Strategie. Dies bedeutet, dass die Algen bei optimalen Lebensbedingungen in der oberen photischen Zone eine explosionsartige Vermehrung (boom) erfahren, die ihnen eine rasche Dominanz in der phytoplanktonischen Gemeinschaft verschafft. In der ökologischen Fachsprache werden derartige Organismen als so genannte r-Strategen bezeichnet. Bei unvorteilhaften Lebensbedingungen, welche etwa durch den Mangel an Nährstoffen entstehen können, vollziehen die Diatomeen einen massenhaften Exitus aus der photischen Zone und sinken in tiefere Wasserschichten ab (bust). Das Absinken kann durch einen Verlust der Auftriebskontrolle, die Produktion schleimiger Substanzen zwecks der Vereinigung mehrerer Zellen oder die Entwicklung der oben erwähnten Statosporen verursacht werden. Im tieferen Gewässer reduzieren die Einzeller ihre Stoffwechselaktivität und verbringen zumeist den Rest ihrer Lebensspanne (Raven, 1983; Smetacek, 1985; Dugdale & Wilkerson, 1998; Biddle & Azam, 1999; Milligan & Morel, 2002; Yool & Tyrrell, 2003).

7.3 Paläontologie der Diatomeen

Vergleicht man Diatomeen mit Foraminiferen oder Radiolarien, so handelt es sich aus paläontologischer Sicht um eine relativ junge Organismengruppe, welche sich neuerer Forschungen zufolge erst ab dem Erdmittelalter in der Pflanzenwelt zu manifestieren vermochte. Dies liegt wohl in erster Linie darin begründet, dass sich die Chloroplasten der Organismen von jenen der Rotalgen abgeleitet haben und nicht direkt von Prokaryoten abstammen. Wie zahl-

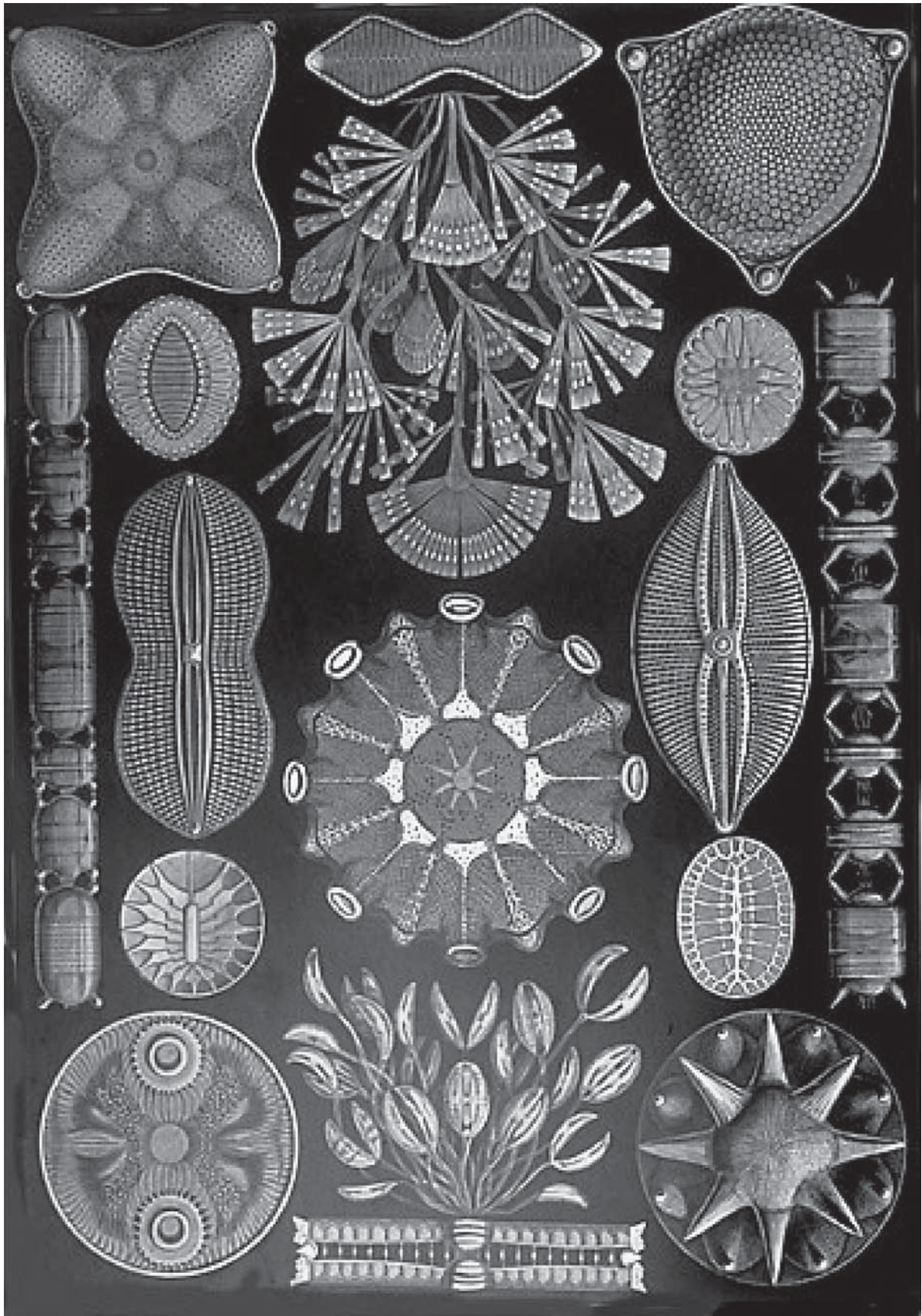
reiche wissenschaftliche Untersuchungen weiters ergaben, traten die Centrales wohl zu einem früheren Zeitpunkt auf als die Pennales. Die erste Gruppe erreichte in der Kreidezeit und im Alttertiär ihre Blüte und konnte in diesem Zeitraum eine teils beträchtliche Artenzahl entwickeln; die zweite Gruppe erfuhr hingegen erst ab dem Miozän eine signifikante Artenbildung, was auch ihr Vorherrschen bis zum heutigen Tag erklärt. Das zeitweise massenhafte Auftreten der Kieselalgen hatte zur Folge, dass den Organismen vor allem in Sedimenten der jüngeren Erdgeschichte mitunter eine gesteinsbildende Funktion zukam. Als weithin bekanntes Diatomeengestein gilt die so genannte Kieselgur („Diatomeenerde“), die unter anderem als Rohstoff für die Herstellung von Polier- und Isoliermitteln sowie von Filtern herangezogen wird (Lehmann & Hillmer, 1988; Medlin et al., 1997; Maldonado et al., 1999; Barron, 2003; Kidder & Gierlowski-Kordesch, 2005; Harwood et al., 2007; Scherer et al., 2007; Lazarus et al., 2014).

Wendet man sein Augenmerk der Evolution der Diatomeen zu, so sind etliche klar voneinander differenzierbare Entwicklungsphasen zu konstatieren, welche den Organismen einen besonderen Rang in der biostratigrafischen Forschung zukommen lassen. Aufgrund ihrer bioindikatorischen Charakteristiken finden die Algen überdies eine ausgedehnte Applikation in der Paläoökologie und hier wiederum insbesondere in der Paläoozeanografie. Die Verwendung von Diatomeen als Leitfossilien birgt neben allen erwähnten Vorteilen auch einen gravierenden Nachteil: Die meist sehr filigran strukturierten Schallenteile unterliegen trotz ihrer Zusammensetzung aus Kieselsäure immerwährenden und teils intensiven Zersetzungsprozessen. Dies wiederum hat zur Folge, dass die in den aquatischen Sedimenten deponierten und späteren Fossilisierungsprozessen unterzogenen Gehäusefragmente aller Wahrscheinlichkeit nach nur 1–5 % der planktonischen Lebensgemeinschaft dieser Algen widerspiegeln (Maldonado et al., 1999; Barron, 2003; Kidder & Gierlowski-

Kordes, 2005; Harwood et al., 2007; Scherer et al., 2007; Lazarus et al., 2014).

7.4 Präparation und Mikroskopie von Diatomeen

Im Gegensatz zu den in den vorigen beiden Kapiteln beschriebenen Einzelnern stellen Diatomeen hinsichtlich ihrer mikroskopischen Präparation eine ziemlich dankbare Organismengruppe dar, die auch dem Hobbymikroskopiker einen recht eindrucksvollen Zugang zu ihrem Mikrokosmos gestattet (Drum & Gordon, 2003; Bradbury, 2004; Sturm, 2013b). Im Falle der lichtmikroskopischen Studie ist es in der Regel ausreichend, kleine Mengen der getrockneten Probe mithilfe eines Spatels auf einen Glasobjektträger zu transferieren und diese gemäß der „smear slide“-Technik (Kapitel 2.3) gleichmäßig zu verteilen. Nach Beendigung der Prozedur und abermaliger Trocknung des Präparates erfolgt die Einbettung der Objekte in einer hoch lichtbrechenden Substanz (z. B. Kanada-Balsam) und deren Eindeckelung. Die Lichtmikroskopie dient einerseits als eigenständige Untersuchungsmethode zur Darstellung der Gehäusemorphologie, verfolgt jedoch andererseits auch den Zweck, etwaige Kontaminationen der Objekte mit organischem Material festzuhalten und auf Basis dieses Befundes weitere präparative Vorkehrungen zu treffen. Dieser Schritt erweist sich vor allem dann als unverzichtbare Notwendigkeit, wenn eine elektronenmikroskopische Dokumentation der Schalenfeinstruktur angedacht ist. Für die Entfernung organischer Partikel empfiehlt sich in der Regel die Verwendung von Wasserstoffperoxid (H_2O_2), welches den Proben anhand einer 5–10 %-igen Lösung zuzuführen ist. Die Auflösung karbonatischer Störpartikel erfolgt für gewöhnlich unter Zuhilfenahme von verdünnter Ameisen- oder Essigsäure (CH_3COOH beziehungsweise $\text{C}_2\text{H}_5\text{COOH}$). Nach der etwa halbstündigen chemischen Behandlung der Probe folgt eine gründliche Spülung des Materials mit destilliertem Wasser,



28 | Zeichnerische Darstellung von verschiedenen Diatomeen aus Ernst Haeckels "Kunstformen der Natur" (Haeckel, 1899-1904).

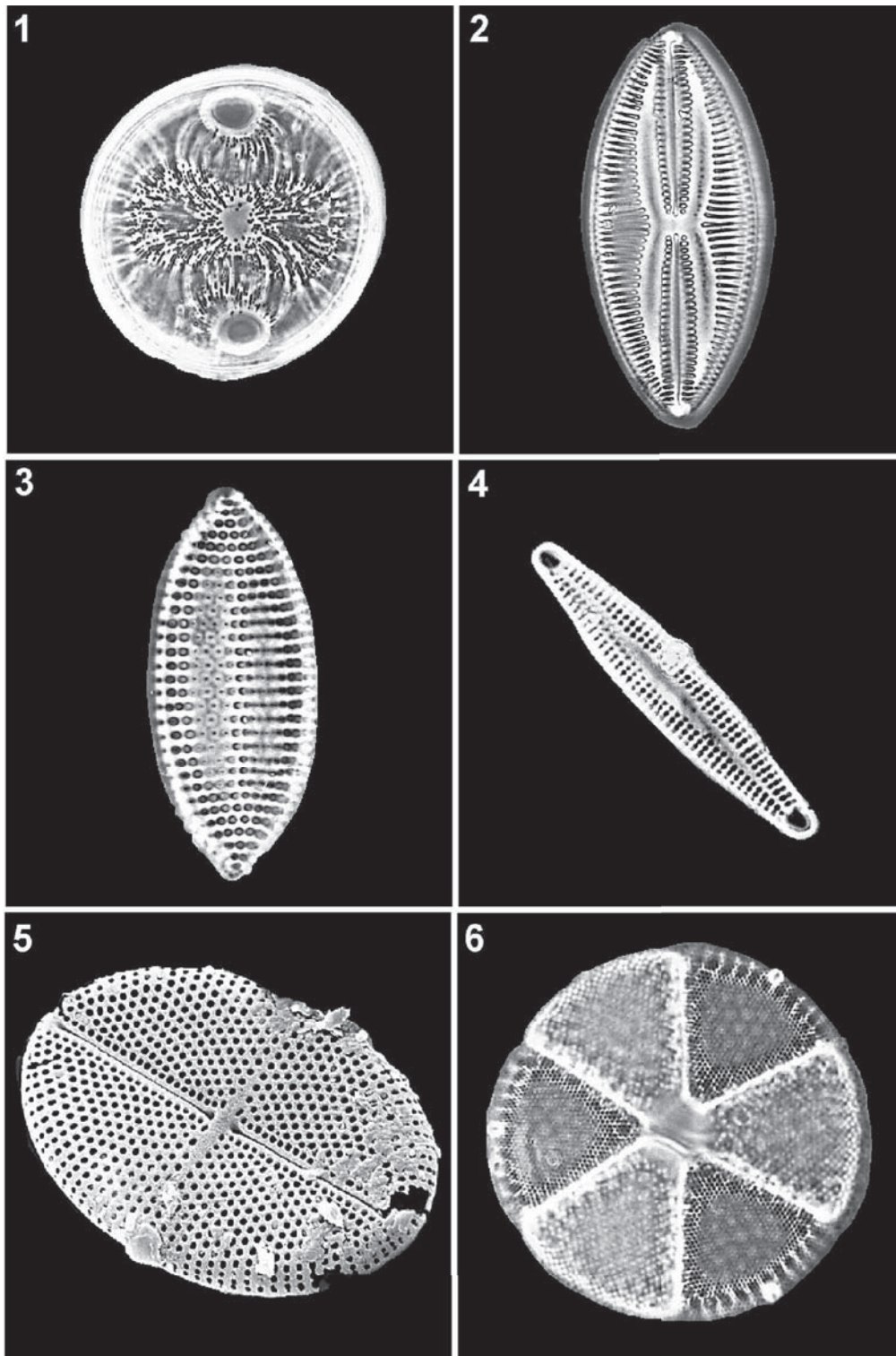
wodurch nachträgliche Reaktionen verbliebener Säurereste mit der silikatischen Substanz vermieden werden können. Es ist hier freilich ergänzend anzuführen, dass sich bei rezenten Diatomeen, welche etwa den entsprechenden Süßwasserhabitaten zu entnehmen sind, die oben erwähnten präparativen Schritte weitgehend erübrigen. Hier ist in den meisten Fällen lediglich eine geeignete Trocknung des gesammelten Materials vorzunehmen.

Wie bei den meisten anderen Mikroorganismen gilt auch bei Diatomeen der Grundsatz, dass eine bestmögliche Darstellung des Detailreichtums der Gehäusestruktur nur anhand des elektronenmikroskopischen Zugangs gewährleistet werden kann. Dazu werden ausgewählte Gehäuseteile unter dem Binokular auf einem speziellen Objektträger fixiert. Eine vorangehende Reinigung und Trocknung der Probe liegt freilich im Ermessen des Untersuchers und sollte durch ausführliche lichtmikroskopische Studien geklärt werden. Nach Fertigstellung des elektronenmikroskopischen Präparates erfolgt dessen Beschichtung mit einem elektrisch leitfähigen Überzug. Die mikroskopische Arbeit wird unter Verwendung von Standardbedingungen (Beschleunigungsspannung: 15–20 kV, Strahlstrom: 3 nA) durchgeführt.

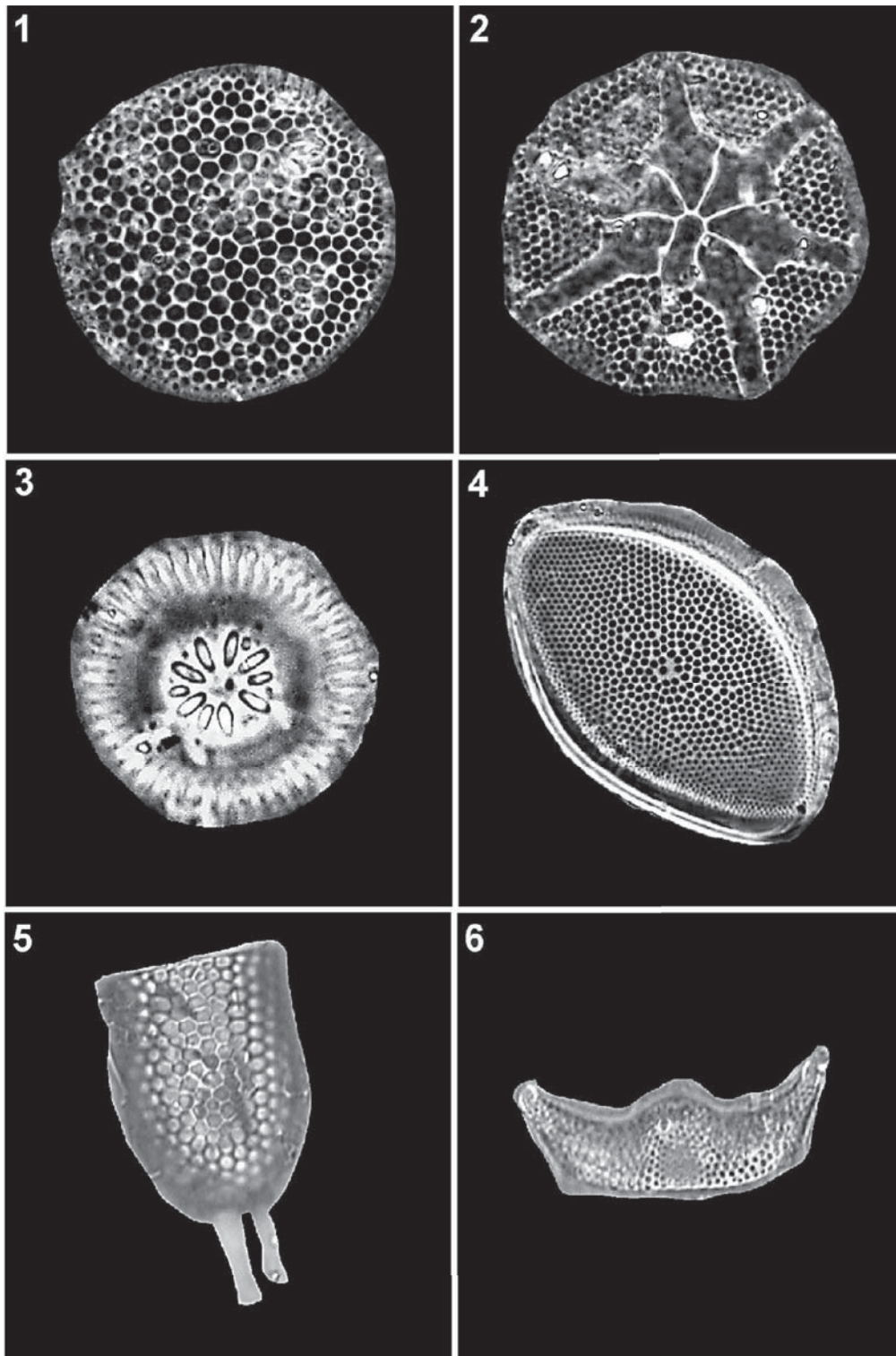
7.5 Ausgewählte fossile Diatomeen

Bereits eine Betrachtung jener Tafeln, welche Ernst Haeckel im Zuge seiner Forschungen angefertigt hatte, gibt recht klar zu verstehen, welche Formenvielfalt innerhalb der Gruppe der Diatomeen vorherrscht (Abb. 28). Alleine dieser Umstand führte in der jüngeren Vergangenheit oftmals dazu, den Kieselalgen erhöhtes wissenschaftliches Interesse zuteil werden zu lassen. Die Einzeller avancierten zudem zu beliebten Studienobjekten in der universitären Lehre und wurden als Eichobjekte für die Messung der elektronenmikros-

kopischen Auflösung herangezogen. Eine insbesondere in nordamerikanischen Sedimentstrata weit verbreitete Diatomeenform ist die Spezies *Auliscus sculptus*, die sich durch ihr nahezu kreisrundes Gehäuse auszeichnet, ihr markantestes Merkmal jedoch in ihrer sternförmigen Schalenzeichnung besitzt. Weitere ebenfalls hauptsächlich in nordamerikanischen Sedimentschichten anzutreffende Arten umfassen *Lyrella lyra*, *Nitzschia punctata*, *Dimeregramme* sp. und *Cocconeis molesta* var. *crucifera*. All diese Spezies lassen ein ausgeprägtes Porenmuster erkennen, wobei die Poren bei manchen Formen perfekt entlang einer Linie angeordnet sind. Im Falle von *Dimeregramma* sp. ist auf die eindrucksvolle Ausprägung der zentralen Längsfurche oder Raphe hinzuweisen, deren Funktion unter anderem in der Fortbewegung des Einzellers unter Absonderung einer schleimigen Substanz besteht (Kapitel 7.2). Die zu den Centrales zählende Spezies *Actinoptychus senarius* verfügt vor allem in den Sedimentschichten Großbritanniens über eine umfassende Präsenz. Ihre Besonderheit liegt in der trigonalen Symmetrie des Gehäuses, welche unter dem Lichtmikroskop in Form hellerer und dunklerer Abschnitte zutage tritt. Zudem ist diese Diatomeenart biostratigrafisch durchgehend seit der Kreidezeit dokumentiert, wodurch ihr die Rolle eines Durchläufers zuteil wird (Abb. 29). Die Präsenz fossiler und rezenter Diatomeen im Pazifischen Ozean soll exemplarisch anhand der Arten *Coscinodiscus radiatus*, *Asteromphalus hookeri*, *Cyclotella stelligera* und *Chaetocerus Ehrenberg* dargestellt werden. Die Schalen dieser Spezies weisen wiederum entsprechende Porenmuster auf, zeichnen sich zudem jedoch durch artspezifische Strukturen aus, welche insbesondere bei *Asteromphalus hookeri* sehr deutlich ausgeprägt sind. Im Gegensatz zu *Actinoptychus senarius* treten die genannten Formen erst seit dem Känozoikum in entsprechenden Sedimentschichten auf und werden in der paläontologischen Wissenschaft als Ergebnis jener in diesem Zeitraum ablauf-

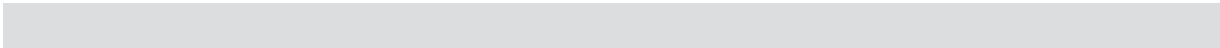


29 | Wichtige centriscche und pennate Vertreter der Diatomeen. 1 – *Auliscus sculptus* (Durchmesser: 50 μm), 2 – *Lyrella lyra* (Länge x Breite: 80 x 30 μm), 3 – *Nitzschia punctata* (Länge x Breite: 45 x 15 μm), 4 – *Dimeregramma* sp. (Länge: 50 μm), 5 – *Cocconeis molesta* var. *crucifera* (Länge x Breite: 30 x 15 μm), 6 – *Actinopterychus senarius* (Durchmesser: 75 μm) (Sturm, 2013b).



30 | Wichtige centriscche und pennate Vertreter der Diatomeen. 1 – *Coscinodiscus radiatus* (Durchmesser: 75 μm), 2 – *Asteromphalus hookeri* (Durchmesser: 76 μm), 3 – *Cyclotella stelligera* (Durchmesser: 27 μm), 4 – *Chaetoceros Ehrenberg* (Durchmesser: 18 μm), 5 – *Stephanopyxis turris* (Länge: 23 μm), 6 – *Eucampia antarctica* (Länge: 26 μm) (Sturm, 2013b).

fenden Diatomeen-Diversifikation betrachtet. Zuletzt seien in dieser kurzen Zusammenschau noch die beiden Spezies *Stephanopyxis turris* und *Eucampia antarctica* genannt, die beide über bizarre, für die Kieselalgen recht untypische Gehäuseformen verfügen. Sie gelten vor allem im atlantischen Raum als vorzügliche Leitfossilien in känozoischen Sedimentschichten (Abb. 30).



8 | Schlussbemerkungen



(*Braarudosphaera bigelowii*, Coccosphäre, Eozän - rezent)



KAPITEL 8

Schlussbemerkungen

Im vorliegenden Buch wurde der Versuch unternommen, die Bedeutung der Mikroskopie in der Paläontologie anhand zahlreicher Beispiele hervorstreichen. Dabei konnte demonstriert werden, dass eine Bearbeitung von Mikrofossilien beziehungsweise Mikroorganismen ohne mikroskopische Einrichtung nahezu unmöglich erscheint; manche Fossilien sind zwar mit freiem Auge recht gut erkennbar, lassen sich jedoch keiner determinativen oder strukturellen Analyse zuführen. Selbst die Quantifizierung einer Spezies darf in den meisten Fällen ohne Mikroskop als ein Ding der Unmöglichkeit bezeichnet werden. Dieser Umstand hat sicherlich auch dazu beigetragen, dass die Befassung mit Mikrofossilien und eine Abschätzung ihres biostratigrafischen Wertes erst nach Etablierung und entsprechender Fortentwicklung der Lichtmikroskopie erfolgen konnten. Erste leistungsfähige Geräte, welche optisch in den Mikrokosmos der Kleinstlebewesen vorzudringen vermochten, wurden ab der Mitte des 19. Jh. hergestellt, wobei insbesondere die Unternehmen von Carl Zeiss in Jena und Ernst Leitz in Wetzlar als Vorreiter in Hinblick auf diese technische Evolution galten.

Mikrofossilien sind – wenn man einmal von einigen seltenen Großformen absieht – stets kleiner als 1 Millimeter, manche von ihnen messen sogar lediglich einige tausendstel Millimeter. Gerade in letzterem Fall, der bei Coccolithen zu Realisation gelangt, stößt die Lichtmikroskopie an ihre Grenzen. Hier ist es nur mithilfe spezieller technischer Verfahren möglich, ein einigermaßen befriedigendes Bild der Untersuchungsobjekte zu gewinnen. Dazu zählt bereits die gezielte Präparation der Proben, anhand derer eine zu

hohe Anzahl an Objekten auf kleinstem Raum und damit eine Beeinträchtigung der Identifikation vermieden werden sollen. In optischen Belangen ist die Zusammensetzung der Nannofossilien aus Kalzit insofern hilfreich, als diese Grundsubstanz über einen Brechungsindex zwischen 1,64 und 1,66 verfügt. Die Einbettung in ein hoch lichtbrechendes Medium bewirkt hier, dass störende anorganische Komponenten mit geringerer Lichtbrechung aus der optischen Analyse ausgeblendet werden können. Die lichtmikroskopischen Techniken zur geeigneten Visualisierung von Nannofossilien gestalten sich wesentlich komplexer als die präparativen. Als Grundvoraussetzung ist hier der Gebrauch eines Ölimmersionsobjektives zu bewerten, welches die Darstellung der Objekte bei maximaler Vergrößerung (1000–1250-fach) gestattet. Eventuelle randliche Unschärfen oder Verzerrungen lassen sich durch spezielle optische Methoden (Interferenzkontrast, Phasenkontrast) in zufriedenstellendem Maße beheben (Sturm, 2012, 2013a, b; 2014a, b; 2015).

Der hohe Aufwand in der Lichtmikroskopie, welcher auch für die Visualisierung von anderen Mikrofossilien zu tätigen ist, resultiert zwar in der Regel darin, dass der Weg der zweifelsfreien Artendetermination beschritten werden kann, jedoch detaillierte Strukturanalysen jenseits der optischen Möglichkeiten bleiben. Hier stellt sich der Gang zum Elektronenmikroskop als unverzichtbarer Schritt dar. Dies bedeutet aber auch, dass die Studie von Mikrofossilien dem Hobbymikroskopiker in den meisten Fällen abhandenkommt und zu einer Form der elitären Wissenschaft gerät. Mittlerweile kann auch in dieser Frage Abhilfe geleistet werden, stellen doch manche universitären Institute Mikroskopierzeit gegen entsprechendes Entgelt zur Verfügung. Hier kann mittels Aufwendung eines mittelhohen Geldbetrages die Anmietung eines Mikroskops inklusive zugehörigem Operator vorgenommen werden.

Die Mikropaläontologie ist mittlerweile zu einem eigenständigen und von vielen Seiten respektierten Wissenschaftszweig avanciert. Die Gründe dafür sind freilich vielfältig und hängen nicht nur mit den Beiträgen dieser Disziplin zur biologischen Taxonomie und Systematik zusammen. Vielmehr weiß man heute, dass Mikrofossilien exzellente Indikatororganismen repräsentieren und somit für die rekonstruktive paläontologische Wissenschaft von unschätzbarem Wert sind. Die genaue Position einzelner Landmassen in den verschiedenen Erdzeitaltern ließe sich wohl ohne jene paläogeographischen Kenntnisse, welche aus der Erforschung der Mikrofossilien gewonnen werden konnten, nicht mit derart hoher Präzision zurückverfolgen. Zudem gelten zahlreiche Mikroorganismen als wichtige Werkzeuge für die Rekonstruktion des globalen Klimas in den jeweiligen Phasen der Erdgeschichte. Gerade die aus dem letztgenannten Prozess gewonnene Information stellt eine essenzielle Grundlage für das Verständnis der klimatischen Entwicklung in jüngster Zeit dar. Klimaschwankungen sind aus erdgeschichtlicher Perspektive keineswegs als Abnormalitäten zu bewerten, sondern traten etwa im Quartär anhand der bekannten Eiszeiten mit gewisser Regelmäßigkeit auf. Dreht man die Zeit noch weiter zurück, so können Perioden mit ausgedehnten Warmklimaten - exemplarisch sei hier das Karbon genannt - von kaltklimatischen Perioden (Devon) unterschieden werden. Kam es im ersten Fall meist zu einem Aufschwung der terrestrischen Tier- und Pflanzenwelt, fand im zweiten Fall eher eine Bevorzugung mariner Lebewesen statt.

Die zukünftigen Forschungsfelder der Mikropaläontologie lassen sich im Wesentlichen in zwei große Bereiche aufteilen: Zum einen besteht die Notwendigkeit, die Systematik der rezenten und fossilen Mikroorganismen nach Neufunden stets auf den neuesten Stand zu bringen; in vielen Fällen bestehen noch Unklarheiten hinsichtlich einer genauen Eingliederung kleinerer oder

größerer Taxa in das biologische System; gerade diese *incerti sedes* aber bedürfen auch in Zukunft einer detaillierten Aufarbeitung. Der andere Bereich betrifft die Suche nach fossilen Rohstoffen, welche in der modernen Zivilisation nach wie vor als unentbehrlich gelten - der Anteil erneuerbarer Energien am Gesamtenergieaufkommen mag hier eine nur allzu deutliche Sprache sprechen. Der stetig steigende Energiebedarf auf der einen Seite und mangelnde Risikobereitschaft zur vollständigen Energieumstellung auf der anderen resultieren in der Suche nach immer neuen Erdöl- und Erdgaslagern - die Mikropaläontologie wird hierzu ihren unverzichtbaren Beitrag leisten.

Die vorliegende Studie gibt schlussendlich sehr klar zu erkennen, dass die Mikropaläontologie ohne der Entwicklung der Mikroskopie niemals jenen Stellenwert erreicht hätte, den sie heute in den modernen Naturwissenschaften besitzt. Die Perfektionierung der lichtmikroskopischen Technik in der zweiten Hälfte des 19. Jh. führte zu einem erstmaligen Aufschwung dieser wissenschaftlichen Disziplin und – als Folge daraus – zur Festlegung jener systematischen Grundlagen, welche bis zum heutigen Tag weitgehend ihre Gültigkeit behalten haben. Das damalige Fehlen jeglicher mikrofotografischer Apparaturen resultierte in der Herstellung naturgetreuer Zeichnungen einzelner Mikrofossilien, welche hinsichtlich ihres Detailreichtums modernen Fotografien um nichts nachstehen und deshalb nach wie vor zahlreiche Lehrbücher zur Thematik zieren. Die Anfertigung solcher Zeichnungen erforderte freilich eine sehr genaue Beobachtungsgabe, die den Wissenschaftlern im Zuge der weiteren Technisierung Großteils abhandengekommen ist. Durch die Entwicklung der Elektronenmikroskopie in der Mitte des 20. Jh. erlebte die Mikropaläontologie einen nochmaligen Aufschwung, welcher auf zweierlei Art und Weise zum Ausdruck gebracht wurde. Zum einen gelang durch die neue mikroskopische Technik der Vorstoß in die Welt der Nannofossilien, der dem

Lichtmikroskopiker – zumindest bei Anwendung optischer Standardmethoden – weitgehend verwehrt blieb; zum anderen gestatteten die elektronenmikroskopischen Studien eine feinere systematische Kategorisierung der Mikrofossilien. Man darf gegenwärtig wohl davon ausgehen, dass der mikroskopische Zugang in der Mikropaläontologie seine weitgehende Ausreizung erfahren hat und eine zusätzliche Charakterisierung der Kleinstorganismen nur mehr unter Entwicklung alternativer Methoden erfolgen kann. Hierzu muss man zukünftige technologische Trends und ihre Etablierung in den Naturwissenschaften abwarten.





LITERATUR

Allgemeine Literatur

- Ager, D. V. (1963). Principles of Paleoecology. McGraw-Hill, New York.
- Brasier, M. D. (1980). Microfossils. George Allen & Unwin, London/Boston/Sidney.
- Gothan, W. & Weyland, H. (1973). Lehrbuch der Paläobotanik. 3. Aufl. BLV, München/Bern/Wien.
- Haeckel, E. (1899-1904). Kunstformen der Natur. Verlag des Bibliographischen Instituts, Leipzig/Wien.
- Hecker, R. F. (1965). Introduction to Paleoecology. Elsevier, New York.
- Krumbiegel, G. & Walther, H. (1977). Fossilien. Enke, Stuttgart.
- Lehmann, U. (1985). Paläontologisches Wörterbuch. 3. Aufl. Enke, Stuttgart.
- Lehmann, U. & Hillmer, G. (1988). Wirbellose Tiere der Vorzeit. Leitfaden der systematischen Paläontologie der Invertebraten. 2. Aufl. Enke, Stuttgart.
- Moore, R. C., Lalicker, C. G., & Fischer, A. G. (1952). Invertebrate Fossils. McGraw Hill, New York/Toronto/London.
- Müller, A. H. (1976-1981). Lehrbuch der Paläozoologie, Allgemeine Grundlagen Bd. I; Invertebraten Bd. II, Teil 1 (1980), Teil 2 (1981), Teil 3 (1978). VEB Gustav Fischer, Jena.
- Thenius, E. (1976). Allgemeine Paläontologie. Prugg-Verlag, Wien/Eisenstadt.
- Thenius, E. (1981). Versteinerte Urkunden. Springer, Berlin/Heidelberg/New York.
- Ziegler, B. (1972-1981). Allgemeine Paläontologie; Einführung in die Paläobiologie, Teil 1 (1972); Spezielle Paläontologie, Teil 2 (1981). Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

Kapitel 1 – Einleitung

- Appelt, H. (1959). Einführung in die mikroskopischen Untersuchungsmethoden. 4. Aufl. Akademische Verlagsgesellschaft Athenaion, Potsdam.
- Burck, H. C. (1988). Histologische Technik. 6. Aufl. Thieme, Stuttgart.
- Ehringhaus, A. & Trapp, E. (1967). Das Mikroskop. 6. Aufl. Teubner, Leipzig.
- Gerlach, D. (1984). Botanische Mikrotechnik. 3. Aufl. Thieme, Stuttgart.
- Gerlach, D. (1985). Das Lichtmikroskop. 2. Aufl. Thieme, Stuttgart.
- Michel, K. (1950). Die Grundlagen der Theorie des Mikroskops. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart.
- Nultsch, W. (1995). Mikroskopisch-Botanisches Praktikum. 10. Aufl. Thieme, Stuttgart.



Kapitel 2 – Coccolithophoriden

- Black, M. (1968). Taxonomic problems in the study of coccoliths. *Palaeontology* 11: 793-813.
- Black, M. & Barnes, B. (1961). Coccoliths and discoasters from the floor of South Atlantic Ocean. *Journal of the Royal Microscopic Society* 80: 137-147.
- Bown, P. (ed.) (1998). *Calcareous nannofossil biostratigraphy*. Chapman & Hall, London.
- Dixon, H. H. (1900). On the structure of coccospheres and the origin of coccoliths. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 64: 305-315.
- Dodge, J. D. (1973). *The fine structure of algal cells*. Academic Press, London.
- Gartner, S. & Burky, D. (1969). Tertiary holococcoliths. *Journal of Palaeontology* 43: 1213-1221.
- Hattner, J. G. & Wise, S. W. (1980). Upper Cretaceous calcareous nannofossil biostratigraphy of South Carolina. *Geology* 24: 41-120.
- Heimdal, B. R. & Gaarder, K. R. (1980). Coccolithophorids from the northern part of the eastern Atlantic (I) Holococcoliths. *"Meteor" Forschungs-Ergebnisse D* 32: 1-14.
- Heimdal, B. R. & Gaarder, K. R. (1981). Coccolithophorids from the northern part of the eastern Atlantic (II) Heterococcoliths. *"Meteor" Forschungs-Ergebnisse D* 33: 37-69.
- Kamptner, E. (1954). Untersuchungen über den Feinbau der Coccolithen. *Archiv für Protistenkunde* 100: 1-90.
- Klaveness, D. & Paasche, E. (1979). Physiology of coccolithophorids. In: Levandowsky, M. & Hunter, S. H. (eds.). *Biochemistry and physiology of protozoa*. 2nd edition. Academic Press, London, 191-213.
- Lohmann, H. (1902). *Die Coccolithophoridae, eine Monographie der Coccolithen bildenden Flagellaten, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Mittelmeerauftriebs*. *Archiv für Protistenkunde* 1: 89-165.
- Morris, I. (ed.) (1980). *The physiological ecology of phytoplankton*. University of California Press, Berkeley.
- Nishida, S. (1979). Atlas of Pacific nanoplanktons. *News of Osaka Micropalaeontologists, Special Paper* 3: 1-26.
- Okada, H. & McIntyre, A. (1977). Modern coccolithophoridae from the Pacific and North Atlantic Oceans. *Micropaleontology* 23: 1-55.
- Paasche, E. (1962). Coccolith formation. *Nature* 193: 1094-1095.
- Paasche, E. (1968). Biology and physiology of coccolithophorids. *Annual Reviews in Microbiology* 22: 71-86.



- Perch-Nielsen, K. (1985a). Mesozoic calcareous nannofossils. In: Bolli, H. M., Saunders, J., & Perch-Nielsen, K. (eds.). *Plankton Stratigraphy*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 329-426.
- Perch-Nielsen, K. (1985b). Cenozoic calcareous nannofossils. In: Bolli, H. M., Saunders, J., & Perch-Nielsen, K. (eds.). *Plankton Stratigraphy*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 427-554.
- Raymont, J. E. G. (1980). *Plankton and productivity in the oceans*. Pergamon, New York.
- Sorby, H. C. (1861). On the organic origin of the so-called 'crystalloids' of the chalk. *Annals & Magazine of Natural History* 8: 193-200.
- Sturm, R. (2008). Nannofossilien - Eine besondere Herausforderung für den Lichtmikroskopiker. *Mikrokosmos* 97: 164-168.
- Sturm, R. (2015). Mikroskopie von Nannofossilien am Beispiel mariner Coccolithen. *Mikroskopie* 2: 2-7.
- Tappan, H. (1980). *The palaeobiology of plant protists*. W. H. Freeman, San Francisco.
- Theodoridis, S. (1984). Calcareous nannofossil biostratigraphy of the Miocene and revision of the helicoliths and discoasters. *Utrecht Micropaleontological Bulletin* 32: 1-271.
- Young, J. R. (1987). Possible functional interpretations of coccolith morphology. *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt* 39: 305-313.

Kapitel 3 – Conodonten

- Aldridge, R. J., Briggs, D. E. G., Smith, M. P., Clarkson, E. N. K., & Clark, N. D. L. (1993). The anatomy of conodonts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 340: 405-421.
- Aldridge, R. J. & Purnell, M. A. (1996). The conodont controversies. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 463-468.
- Bergström, S. M., Carnes, J. B., Ethington, R. L., Votaw, R. B., & Wigley, P. B. (1974). *Appalachignathus*, a new multielement conodont genus from the Middle Ordovician of North America. *Journal of Paleontology* 48: 227-235.
- Briggs, D. E. G., Clarkson, E. N. K., & Aldridge, R. J. (1983). The conodont animal. *Lethaia* 16: 1-14.
- Briggs, D. (1992). Conodonts: a major extinct group added to the vertebrates. *Science* 256: 1285-1286.
- Donoghue, P. C. J., Forey, P. L., & Aldridge, R. J. (2000). Conodont affinity and chordate phylogeny. *Biological Reviews* 75: 191-251.
- Gabbott, S. E., Aldridge, R. J., & Theron, J. N. (1995). A giant conodont with preserved muscle tissue from the Upper Ordovician of South Africa. *Nature* 374: 800-803.



- Knell, S. J. (2012). *The Great Fossil Enigma: The Search for the Conodont Animal*. Indiana University Press, Bloomington.
- Sturm, R. (2014a). Mikrofossilien genauer unter die Lupe genommen. Teil 1: Conodonten. *Mikrokosmos* 103: 92-96.
- Sweet, W. C. & Donoghue, P. C. J. (2001). Conodonts: past, present and future. *Journal of Paleontology* 75: 1174-1184.
- Szaniawski, H. (2002). New evidence for the protoconodont origin of chaetognaths. *Acta Palaeontologica Polonica* 47: 405.
- Turner, S., Burrow, C. J., Schultze, H. P., Blieck, A., Reif, W. E., Rexroad, C. B., Bultynck, P., & Nowlan, G. S. (2010). False teeth: conodont-vertebrate phylogenetic relationships revisited. *Geodiversitas* 32: 545-594.

Kapitel 4 – Ostrakoden

- Fortey, R. A. & Thomas, R. H. (1998). *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London.
- Frenzel, P., Matzke-Karasz, R., & Viehberg, F. A. (2006). Muschelkrebse als Zeugen der Vergangenheit. *Biologie in unserer Zeit* 36: 102-108.
- Hartmann, G. (1966). Ostracoda. In: Gruner, H. E. (Hrsg.). *Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Band 5 (Arthropoda), Abt. 1 (Crustacea), Buch 2*. Geest & Portig, Leipzig, 1-216.
- Horne, D. J., Martens, K., & Koen, M. (1998) An assessment of the importance of resting eggs for the evolutionary success of non-marine Ostracoda (Crustacea). In: Brendonck, L., De Meester, L., & Hairston, N. (eds.). *Evolutionary and ecological aspects of crustacean diapause*. *Advances in Limnology* 52: 549-561.
- Horne, D. J., Cohen, A., & Martens, K. (2002). Taxonomy, Morphology and Biology of Quarternary and Living Ostracoda. In: Holmes, J. A. & Chivas, A. R. (eds.). *The Ostracoda: Applications in Quarternary Research*. American Geophysical Union, Washington, 5-36.
- Martens, K., Halse, S. A., & Schon, I. (2012). Nine new species of *Bennelongia* D Deckker & McKenzie, 1981 (Crustacea, Ostracoda) from Western Australia, with the description of a new subfamily. *European Journal of Taxonomy* 8: 1-56.
- Moore, R. C., Lalicker, G. C., & Fischer, A. (1952). *Invertebrate Fossils*. McGraw Hill, New York.
- Müller, G. W. (1894). *Die Ostracoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte*. R. Friedländer & Sohn, Berlin.
- Müller, G. W. (1912). Ostracoda. In: Schulze, F. E. (Hrsg.). *Das Tierreich*, 31. Lieferung. R. Friedländer & Sohn, Berlin.
- Park, L. E. & Ricketts, R. D. (2003). Evolutionary history of the Ostracoda and the origin of nonmarine faunas. In: Park, L. E. & Smith, A. J. (eds.).



- Bridging the Gap. Trends in the Ostracode Biological and Geological Sciences. The Paleontological Society Papers 9, Tulsa/Okla, 290 pp.
- Siveter, D. J., Briggs, D. E. G., Siveter, D. J., & Sutton, M. D. (2010). An exceptionally preserved myodocopid ostracod from the Silurian of Herefordshire, UK. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 1539-1544.
- Stout, J. D. (1963). The terrestrial plankton. *Tuatara* 11: 57-65.
- Sturm, R. (2014b). Mikrofossilien genauer unter die Lupe genommen. Teil 2: Muschelkrebse. *Mikrokosmos* 103: 167-171.
- Yamaguchi, S. & Endo, K. (2003). Molecular phylogeny of Ostracoda (Crustacea) inferred from 18S ribosomal DNA sequences: implication for its origin and diversification. *Marine Biology* 143: 23-38.

Kapitel 5 – Foraminiferen

- Bernhard, J. M. & Bowser, S. M. (1999). Benthic Foraminifera of dysoxic sediments: chloroplast sequestration and functional morphology. *Earth Science Reviews* 46: 149-165.
- Boardman, R. S., Cheetham, A. H., & Rowell, A. J. (1987). *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publication, Palo Alto.
- Branson, O., Redfern, S. A. T., Tyliczszak, T., Sadekov, A., Langer, G., Kimoto, K., & Elderfield, H. (2013). The coordination of Mg in foraminiferal calcite. *Earth and Planetary Science Letters* 383:134-141.
- Cavalier-Smith, T. (2003). Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa. *European Journal of Protistology* 34: 338-348.
- Giere, O. (2009). *Meiobenthology: the microscopic motile fauna of aquatic sediments*. 2nd ed. Springer, Berlin.
- Gooday, A. J., Todo, Y., Uematsu, K., & Kitazato, H. (2008). New organic-walled Foraminifera (Protista) from the ocean's deepest point, the Challenger Deep (western Pacific Ocean). *Zoological Journal of the Linnean Society* 153: 399-423.
- Lejzerowicz, F., Pawlowski, J., Fraissinet-Tachet, L., & Marmeisse, R. (2010). Molecular evidence for widespread occurrence of Foraminifera in soils. *Environmental Microbiology* 12: 2518-2526.
- Kennett, J. P. & Srinivasan, M. S. (1983). *Neogene planktonic foraminifera: a phylogenetic atlas*. Hutchinson Ross, Stroudsburg.
- Lana, C. (2001). Cretaceous Carterina (Foraminifera). *Marine Micropaleontology* 41:97.
- Langer, M. R., Silk, M. T. B., & Lipps, J. H. (1997). Global ocean carbonate and carbon dioxide production: The role of reef Foraminifera. *Journal of Foraminiferal Research* 27: 271-277.



- Loeblich, A. R. & Tappan, H. (1964). Foraminiferida. Part C, Protista 2. Treatise on Invertebrate Paleontology. Geological Society of America, pp. C55-C786.
- Loeblich, A. R. & Tappan, H. (1987). Foraminiferal genera and their classification. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- Moore, R. C., Lalicker, A. G., & Fischer, C. G. (1952). Chapter 2: Foraminifera and Radiolaria. In: Invertebrate Fossils. McGraw-Hill, New York.
- Postuma, J. A. (1971). Manual of Planktonic Foraminifera. Elsevier, Amsterdam.
- Schaub, H. (1981). Nummulites et Assilines de la Tethys paleogene: Taxonomie, phylogenese et biostratigraphie. Schweizerische Paläontologische Abhandlungen 104-106: 333 pp.
- Sen Gupta, B. K. & Barun, K. (2002). Modern Foraminifera. Springer, New York.
- Sturm, R. (2013a). Aquatische Einzeller genauer unter die Lupe genommen. Teil 1: Foraminiferen. Mikrokosmos 102: 20-25.
- Tollmann, A. (1960). Die Foraminiferenfauna des Oberconiac aus der Gosau des Ausseer Weissenbachtals in der Steiermark. Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt 103: 133-203.
- Weidich, K. F. (1990). Die kalkalpine Unterkreide und ihre Foraminiferenfauna. Zitteliana 17: 312 pp.
- Wood, K. C., Miller, K. G., & Lohmann, G. P. (1985). Middle Eocene to Oligocene benthic Foraminifera from the ocean formation, Barbados. Micropaleontology 31: 181-196.
- Yassini, I. & Jones, B. G. (1995). Foraminiferida and Ostracoda from estuarine and shelf environments on the southeastern coast of Australia. University of Wollongong Press, Wollongong.

Kapitel 6 – Radiolarien

- Adl, S. M., Simpson, A. G., Farmer, W. A., et al. (2005). The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. Journal of Eukaryotic Microbiology 52: 399-451.
- Braun, X., Chen, X., Waloszek, X., & Maas, X. (2007). First Early Cambrian Radiolaria. In: Vickers-Rich, P. & Komarower, P. (eds.). The Rise and Fall of the Ediacaran Biota. Special Publication 286. Geological Society, London, pp. 143-149.
- Cavalier-Smith, T. (1993). Kingdom Protozoa and its 18 phyla. Microbiological Reviews 57: 953-994.
- Cavalier-Smith, T. (1999). Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: euglenoid, dinoflagellate, and sporozoan



- plastid origins and the eukaryote family tree. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 46: 347-366.
- Decelle, J., Suzuki, N., Mahé, F., de Vargas, C., & Not F. (2012). Molecular phylogeny and morphological evolution of the Acantharia (Radiolaria). *Protist* 163: 435-450.
- Haeckel, E. (2005). *Art Forms from the Ocean: The Radiolarian Atlas from 1862*. Prestel-Verlag, München/London.
- López-García, P., Rodríguez-Valera, F., & Moreira, D. (2002). Toward the monophyly of Haeckel's radiolaria: 18s rRNA environmental data support the sisterhood of polycystinea and acantharea. *Molecular Biology & Evolution* 19: 118-121.
- Müller, J. (1858). Über die Thalassicollen, Polycystinen und Acanthometren des Mittelmeeres. *Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften*, Berlin.
- Nikolaev, S. I., Berney, C., Fahrni, J. F., et al. (2004). The twilight of Heliozoa and rise of Rhizaria, an emerging supergroup of amoeboid eukaryotes. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.* 101: 8066-8071.
- Not, F., Gausling, R., Azam, F., Heidelberg, J. F., & Worden, A. Z. (2007). Vertical distribution of picoeukaryotic diversity in the Sargasso Sea. *Environmental Microbiology* 9: 1233-1252.
- Pawlowski, J. & Burki, F. (2009). Untangling the phylogeny of amoeboid protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 56: 16-25.
- Riedel, W. R. (1957). Radiolaria: a preliminary stratigraphy. In: Pettersson, H. (ed.). *Reports of the Swedish Deep-Sea Expedition 1947-48*, Vol. 6, pp. 59-96.
- Sturm, R. (2012). Aquatische Einzeller genauer unter die Lupe genommen. Teil 2: Radiolarien. *Mikrokosmos* 101: 91-96.
- Yuasa, T., Takahashi, O., Honda, D., & Mayama, S. (2005). Phylogenetic analysis of the polycystine Radiolaria based on 18s rDNA sequences of the Spumellarida and the Nassellarida. *European Journal of Protistology* 41: 287-298.
- Zettler, L. A., Sogin, M. L., & Caron, D. A. (1997). Phylogenetic relationships between the Acantharea and the Polycystinea: A molecular perspective on Haeckel's Radiolaria. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.* 94: 11411-11416.

Kapitel 7 – Diatomeen

- Barron, J. A. (2003). Appearance and extinction of planktonic diatoms during the past 18 m. y. in the Pacific and Southern oceans. *Diatom Research* 18: 203-224.



- Bidle, K. D. & Azam, F. (1999). Accelerated dissolution of diatom silica by marine bacterial assemblages. *Nature* 397: 508-512.
- Bradbury, J. (2004). Nature's nanotechnologists: unveiling the secrets of diatoms. *PLoS Biology* 2: 1512-1515.
- Canter-Lund, H. & Lund, J. W. G. (1995). *Freshwater algae: their microscopic world explained*. Biopress Limited, Bristol.
- Drebes, G. (1977). Sexuality. In: Werner, D. (ed.). *The Biology of Diatoms*. Volume 13 of Botanical Monographs. University of California Press, Stanford, pp. 250-283.
- Drum, R. W. & Gordon, R. (2003). Star Trek replicators and diatom nanotechnology. *Trends Biotechnology* 21: 325-328.
- Dugdale, R. C. & Wilkerson, F. P. (1998). Silicate regulation of new production in the equatorial Pacific upwelling. *Nature* 391: 270-273.
- Engler, A. & Gilg, E. (1919). *Syllabus der Pflanzenfamilien: Eine Übersicht über das gesamte Pflanzensystem mit besonderer Berücksichtigung der Medizinal- und Nutzpflanzen, nebst einer Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde zum Gebrauch bei Vorlesungen und Studien über spezielle und medizinisch-pharmazeutische Botanik*. 8. Auflage. Gebr. Bornträger, Berlin.
- Furnas, M. J. (1990). In situ growth rates of marine phytoplankton: approaches to measurement, community and species growth rates. *Journal of Plankton Research* 12: 1117-1151.
- Harper, H. E. & Knoll, A. H. (1975). Silica, diatoms, and Cenozoic radiolarian evolution. *Geology* 3: 175.
- Harwood, D. M., Nikolaev, V. A., & Winter, D. M. (2007). Cretaceous record of diatom evolution, radiation, and expansion. *Paleontological Society Papers* 13: 33-59.
- Hasle, G. R., Syvertsen, E. E., Steidinger, K. A., & Tangen, K. (1996). Marine Diatoms. In: Tomas, C. R. (ed.), *Identifying Marine Diatoms and Dinoflagellates*. Academic Press, London, pp. 5-385.
- Horner, R. (2002). A taxonomic guide to some common marine phytoplankton. Biopress, 25-30.
- Kidder, D. L. & Gierlowski-Kordesch, E. H. (2005). Impact of grassland radiation on the nonmarine silica cycle and Miocene diatomite. *PALAIOS* 20: 198-206.
- Lazarus, D., Renaudie, J., Diver, P., Türke, A., et al. (2014). Cenozoic planktonic marine diatom diversity and correlation to climate change. *PLoS ONE* 9: 1-18.
- Maldonado, M., Carmona, M. C., Uriz, J. M., & Cruzado, A. (1999). Decline in Mesozoic reef-building sponges explained by silicate limitation. *Nature* 401: 785-788.



- Mann, D. G. (1989). The species concept in diatoms: Evidences for morphologically distinct, sympatric gamodemes in four epipelagic species. *Plant Systematics and Evolution* 164: 215-237.
- Medlin, L. K., Kooistra, W. H. C. F., Gersonde, R., Sims, P. A., & Wellbrock, U. (1997). Is the origin of the diatoms related to the end-Permian mass extinction? *Nova Hedwigia* 65: 1-11.
- Medlin, L. K. & Kaczmarek, I. (2004). Evolution of the diatoms: V. Morphological and cytological support for the major clades and a taxonomic revision. *Phycologia* 43: 245-270.
- Milligan, A. J. & Morel, F. M. M. (2002). A proton buffering role for silica in diatoms. *Science* 297: 1848-1850.
- Moustafa, A., Beszteri, B., Maier, U. G., Bowler, C., Valentin, K., & Bhattacharya, D. (2009). Genomic footprints of a cryptic plastid endosymbiosis in diatoms. *Science* 324: 1724-1726.
- Rabenhorst, L. (1864). *Flora europaea algarum aquae dulcis et submarinae. Sectio I. Algae diatomaceae complectens, cum figuris generum omnium xylographice impressis*. Apud Eduardum Kummerum, Lipsiae.
- Raven, J. A. (1983). The transport and function of silicon in plants. *Biological Reviews* 58: 179-207.
- Round, F. E., Crawford, R. M., & Mann, D. G. (1990). *The Diatoms: Biology & Morphology of the Genera*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Scherer, R. P., Gladenkov, A. Y., & Barron, J. A. (2007). Methods and applications of Cenozoic marine diatom biostratigraphy. *Paleontological Society Papers* 13: 61-83.
- Simonsen, R. (1979). The diatom system: ideas on phylogeny. *Bacillaria* 2: 9-71.
- Smetacek, V. S. (1985). Role of sinking in diatom life-history cycles: Ecological, evolutionary and geological significance. *Marine Biology* 84: 239-251.
- Stoermer, E. F. & Smol, J. P. (1999). *The diatoms. Applications for the environmental and earth sciences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sturm, R. (2013b). Aquatische Einzeller genauer unter die Lupe genommen. Teil 3: Diatomeen. *Mikrokosmos* 102: 148-152.
- Van Den Hoek, C., Mann, D. G., & Jahns, H. M. (1995). *Algae: An Introduction to Phycology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Yool, A. & Tyrrell, T. (2003). Role of diatoms in regulating the ocean's silicon cycle. *Global Biogeochemical Cycles* 17: 1103-1124.





